



HAL
open science

Biofilms, tapis et agrégats microbiens : vers une vision unificatrice

Cédric Hubas

► **To cite this version:**

Cédric Hubas. Biofilms, tapis et agrégats microbiens : vers une vision unificatrice. Microbiologie et Parasitologie. Muséum National d'Histoire Naturelle, 2018. tel-04002009

HAL Id: tel-04002009

<https://hal.science/tel-04002009>

Submitted on 23 Feb 2023

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - ShareAlike 4.0 International License

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

HABILITATION À DIRIGER LES RECHERCHES (HDR)

Biofilms, tapis et agrégats microbiens : vers une vision unificatrice

Cédric Hubas

Date de soutenance : 07/12/2018

Jury :

Pr. Philippe GRELLIER (MNHN) : rapporteur
Dr. Francis ORVAIN (Université de Caen) : rapporteur
Dr. Vona MELEDER (Université de Nantes) : rapporteure
Pr. Christine DUPUY (Université de La Rochelle) : examinatrice
Pr. Koen SABBE (Université de Gand) : examinateur
Dr. Nicolas SPILMONT (Université de Lille) : examinateur



MUSÉUM
NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Table des matières

1 Synthèse des travaux	4
1.1 Introduction	4
1.1.1 Avant propos	4
1.1.2 Définitions : biofilms vs. tapis microbiens	5
1.2 Métabolisme et croissance	7
1.2.1 Photoprotection chez les diatomées	7
1.2.2 Métabolisme benthique et bilans de carbone en milieu intertidal	9
1.2.3 Fixation de carbone et d'azote à nanoéchelle	10
1.3 Biofilms et tapis microbiens : unicité et unité	13
1.3.1 Rôle central des polymères extracellulaires (EPS)	16
1.3.2 Facilitation écologique et relations trophiques	18
1.4 Interactions microbiennes et valeur adaptative	21
1.4.1 Effets synergiques et antagonistes	22
1.4.2 Communication entre les bactéries	23
1.4.3 Autres formes de communication	26
1.4.4 Virulence et défense	26
1.4.5 Le concept de phycosphère et son application aux biofilms	28
1.4.6 Conclusion sur les interactions	30
1.5 Ecotoxicologie des biofilms	30
1.5.1 Impact du Triclosan sur des biofilms marins	30
1.5.2 Les biofilms aquatiques comme bio-indicateurs	32
1.6 Conclusion : le stragulum microbien	32

2	Perspectives de recherche	52
2.1	La chimie analytique au service de l'écologie microbienne	53
2.1.1	A la recherche de bon marqueurs biologiques	53
2.1.2	Les métabolites primaires et secondaires	55
2.2	Interactions dans les écosystèmes microbiens	57
2.2.1	Interactions chimiques au sein d'un holobionte	57
2.2.2	Kléptoplastie	59
2.2.3	Lien entre micro-topographie des matériaux et biofilms marins	60
2.3	Les biofilms aquatiques au service de l'expertise	61
2.3.1	Les biofilms comme indicateurs DCE	61
2.3.2	Les biofilms face aux nouveaux polluants	63
3	CV détaillé	65
3.1	État civil	65
3.2	Situation professionnelle	65
3.3	Expérience professionnelle	65
3.4	Publications et production scientifique	65
3.4.1	Articles publié ou acceptés	65
3.4.2	Chapitres d'ouvrage	71
3.4.3	Conférences	71
3.5	Enseignements	74
3.6	Collection	74
3.7	Rayonnement	75
3.7.1	Arbitrage d'articles pour les revues	75
3.7.2	Arbitrage Programmes de financements	77
3.7.3	Invitations à des conférences/workshops	77
3.7.4	Autres invitations	78
3.7.5	Interactions avec l'environnement socio-économique	79
3.8	Diffusion des connaissances	79
3.9	Responsabilités diverses	80
3.10	Programmes de recherche en cours ou passés	80
3.11	Thèses et postdocs (co)encadrées	82
3.12	Masters et Licences encadrés	82

<i>TABLE DES MATIÈRES</i>	3
3.13 Classes préparatoires BCPST	84

1

Synthèse des travaux

1.1 Introduction

1.1.1 Avant propos

MES recherches sont axées depuis 2003 sur l'étude des biofilms et tapis microbiens naturels (principalement photosynthétiques) et leurs rôles dans le fonctionnement des écosystèmes. Cependant, ma façon d'aborder ces assemblages microbiens a évolué au fil du temps. Pour être tout à fait honnête, je dois avouer, qu'au départ, je n'avais pas vraiment conscience que ce que nous appellerons dans ce document biofilms ou tapis microbiens étaient des objets d'étude à part entière. En réalité, obnubilé que j'étais par la compréhension de leurs rôles dans les flux de carbone et leur devenir dans les réseaux trophiques, ils m'apparaissaient alors comme un compartiment, une boîte noire, à l'origine de flux biogéochimiques dont la composition fine et la diversité ne parvenaient pas vraiment

à éveiller ma curiosité¹. Mon intérêt pour eux se limitait donc initialement à des questions purement fonctionnelles. Puis, avec l'essor des méthodes moléculaires (et surtout leur démocratisation) ainsi que l'accumulation des preuves montrant les liens entre la diversité des communautés et leur fonctionnement, mon indifférence initiale s'est progressivement muée en intérêt affirmé ; et je me suis naturellement préoccupé de la diversité de ces assemblages. En passant de l'écosystème aux gènes en passant par les assemblages et les individus, j'ai rencontré de nombreux collègues et nos échanges m'ont révélés que j'avais à nouveau omis d'étudier un élément important. Je me suis, en effet, rendu compte que les communautés microbiennes étaient certes caractérisées par des assemblages complexes d'espèces et ex-

1. A l'attention des lecteurs atteints de monomanie : ceci n'est pas un exemple à suivre. Il convient au contraire de lutter de toute ses forces contre le fait qu'une seule idée puisse s'imposer à nous et *in fine* absorber toutes les facultés de notre intelligence

trêmement variables, mais que ces constatations étaient aussi vraies pour leurs sécrétions (aussi appelées : substances polymériques extracellulaires ou EPS). En creusant, il m'est apparu que celles-ci étaient au moins aussi importantes dans le fonctionnement des communautés microbiennes que les micro-organismes eux-mêmes ; et notamment dans le maintien d'un certain nombre de fonctions et services écosystémiques liés aux sédiments marins. Ces constatations m'ont donc, à nouveau, amené à repenser ma façon d'aborder les biofilms aquatiques en prenant en compte à la fois la diversité des micro-organismes qui s'y développent mais également leurs sécrétions qui ont des rôles essentiels et sont paradoxalement peu étudiées.

“ Dans la littérature scientifique, ces consortiums portent différents noms ; si bien qu’il est parfois difficile de s’y retrouver ”

1.1.2 Définitions : biofilms vs. tapis microbiens

La microbiologie s'était jusqu'à récemment principalement attachée à étudier la diversité des assemblages microbiens (principalement via

des approches moléculaires) relativement indépendamment de leur environnement. Elle intègre désormais de plus en plus des notions d'écologie des communautés (théorie neutre, règles d'assemblages, etc ...), des notions d'interactions des micro-organismes avec le milieu, et entre micro-organismes. Ceux-ci ont, en effet, la capacité de coloniser différents types de milieux et d'interagir les uns avec les autres, formant des communautés plus ou moins complexes. Les tapis microbiens ou biofilms qui se développent dans différents lieux géographiques sont un exemple remarquable de ces interactions et représentent des habitats singuliers uniques, et manipulables dont l'étude permet de mieux comprendre les paysages microbiens.

Ils se trouvent, par exemple, dans les récifs coralliens, les étangs et les lacs, les marais salins, des sources hydrothermales, dans la glace sous la banquise ou encore dans les sédiments côtiers [1]. Dans ces derniers, ils se développent à l'interface sédiment-eau dans des environnements peu profonds comme les estuaires, zones intertidales, plages de sable et les marais hypersalins [2, 1, 3, 4]. Les tapis microbiens côtiers sont principalement habités par des bactéries hétérotrophes, autotrophes et chimiotrophes ainsi que des microalgues eucaryotes comme les diatomées benthiques ou les chlorophycées. Dans la littérature scientifique, ces consortiums sont souvent désignés comme des tapis microbiens, communautés microbiennes stratifiées, microphyto-benthos, simplement biofilms ou une combinai-

son de ces différents termes ; si bien qu'il est parfois difficile de s'y retrouver. Dans tous les cas cependant, les termes décrivent des assemblages complexes de micro-organismes caractérisés par la sécrétion de substances extracellulaires adhésives et protectrices (EPS) qui renforcent ces assemblages. Cependant, alors que certaines définitions insistent sur le fait de considérer à la fois les acteurs du biofilm (i.e. les micro-organismes) et leurs sécrétions, d'autres semblent plus insister sur l'organisation des micro-organismes dans l'espace (en feuillets, multicouches) selon un axe vertical. Il est ainsi généralement admis que les biofilms couvrent des surfaces solides, alors que les tapis microbiens reposent sur des sédiments. Les biofilms sont généralement très fins (de l'ordre de quelques centaines de microns voir de l'ordre de grandeur du millimètre) alors que les tapis microbiens ont une épaisseur de plusieurs centimètres. Nous adopterons donc cette vision des choses pour désigner nos assemblages microbiens (voir [5, 6] pour plus de détails).

Définition 1

Un tapis microbien est un assemblage multicouches de micro-organismes. La plupart du temps les premiers millimètres sont colonisés par des organismes autotrophes. De plusieurs centimètres d'épaisseur, ils sont caractérisés par des gradients physico-chimiques intenses, et sont généralement constitués de couches de micro-organismes étroitement apparentés qui peuvent se nourrir de (ou du moins tolèrent) divers produits chimiques dominants. Dans des conditions humides ces tapis sont habituellement maintenus ensemble par des substances polymériques sécrétées par les micro-organismes, et dans de nombreux cas, certains des micro-organismes forment un réseau de filaments entremêlés qui renforcent la cohésion du tapis.

sont pour la plupart photosynthétiques et sont composés de plusieurs groupes fonctionnels complémentaires de micro-organismes dont la composition peut varier considérablement en fonction de l'énergie et des sources de nutriments disponibles. La structure des communautés ainsi que les environnements physico-chimiques des tapis ont été bien étudiés et ont fait l'objet de nombreux articles de synthèse [7, 8, 1, 9]. Les cyanobactéries sont souvent les organismes pionniers et dominent la couche supérieure. Selon les gradients chimiques disponibles, elles peuvent, par exemple, être suivies par des bactéries aérobies ou facultatives hétérotrophes, les bactéries phototrophes anoxygéniques (pourpres et vertes) et des bactéries sulfato-réductrices, formant un véritable mille-feuille de micro-organismes. Cette zonation peut être très facilement mise en évidence à partir d'un échantillon de sol ou de sédiment par une colonne de Vinogradsky (fig. 1.1)

Définition 2

Un biofilm est une communauté multicellulaire plus ou moins complexe, souvent symbiotique, de micro-organismes (bactéries, champignons, algues ou protozoaires), adhérant entre eux et à une surface, et marquée par la sécrétion d'une matrice adhésive et protectrice. Il se forme généralement dans l'eau ou en milieu aqueux.

Dans les zones côtières, les tapis microbiens

1.2 Métabolisme et croissance

1.2.1 Photoprotection chez les diatomées

Dans les tapis microbiens intertidaux, les diatomées (formant une partie du microphyto-benthos) possèdent des mécanismes de photoprotection physiologiques et comportementaux leur permettant de lutter contre les fortes irradiances. J'ai eu la chance d'étudier ces mécanismes avec des collègues de l'Université de Lisbonne et de l'Université de Nantes dans des sédiments vaseux et sableux respectivement dominés par de assemblages épipeliques et épipsamiques [10] (thèse en cours d'Antoine Prins- projet BIO-TIDE). Les diatomées qui se développent dans des sédiments vaseux - appelés épipeliques - sont connues pour présenter des rythmes migratoires verticaux partiellement endogènes synchronisés avec les cycles diurne et de marée [11, 12, 13]. Ces microalgues s'accumulent à la surface des sédiments pendant les marées basses diurnes, formant des tapis denses et hautement productifs, visibles à l'œil nu. Elles migrent vers le bas avant l'inondation par la marée (fig.1.2).

A l'inverse, les diatomées se développant dans les sédiments sableux - appelées épipsamiques - ne semblent pas montrer de tels schémas migratoires [11, 14] (fig.1.2).

La migration verticale a été bien étudiée mais reste un phénomène relativement mystérieux. Il s'agit principalement d'une réponse à l'irradiance mais elle est également très fortement couplée au



FIGURE 1.1 – Dessin d'une colonne de Vinogradsky. Un échantillon de sédiment ou de sol est prélevé et amendé. Il est placé dans un tube transparent hermétique et placé à la lumière. La zonation devient observable après plusieurs semaines. Figure adaptée de <https://imgur.com/yyFP9hm>

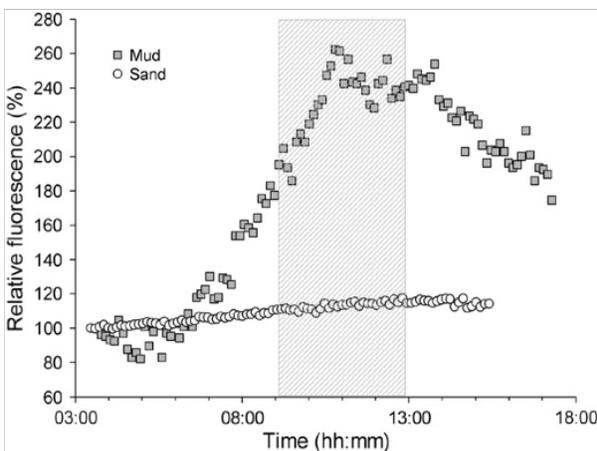


FIGURE 1.2 – Mesure de fluorescence de la chlorophylle *a* à la surface des sédiments pendant un cycle de marée dans des sédiments vaseux (Mud) et sableux (Sand). La zone grise correspond à la période d’émersion. L’augmentation de la fluorescence dans les sédiments vaseux est due à la migration des diatomées en surface. A noter : la fluorescence dans les sédiments vaseux commence à diminuer avant la fin de la période d’émersion [10]

rythme des marées. Ainsi des tapis microbiens reconstitués en laboratoire à partir de diatomées épipéliques récoltées sur le terrain, garderont un rythme de migration parfaitement synchronisé avec le cycle de marée pendant plusieurs jours (Jesus, comm. pers.).

Les mécanismes cellulaires qui permettent le maintien de ce rythme endogène sont encore inconnus. La réponse au stress lumineux est, elle, mieux comprise. Les diatomées se positionnent à une profondeur optimale dans le sé-

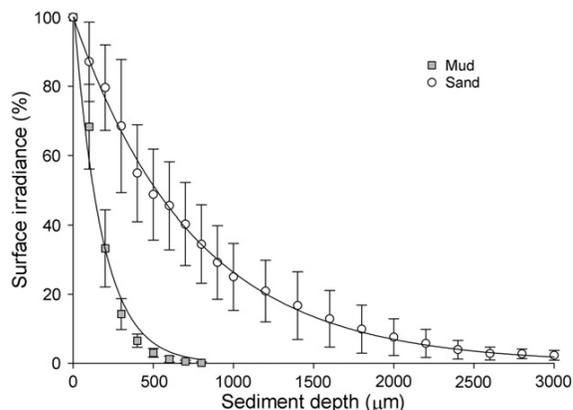


FIGURE 1.3 – Mesure de la quantité de lumière (irradiance) pénétrant dans les 3 premiers mm des sédiments vaseux (Mud) et sableux (Sand). On remarque que la lumière pénètre plus profondément dans les sédiments sableux que dans les sédiments vaseux. On suppose que la plus grande porosité des sédiments sableux, leur faible teneur en matière organique et la réflexion de la lumière sur les grains de sables favorisent cet environnement très lumineux. Dans un tel environnement, la migration devient inutile et les mécanismes de photo-protections physiologiques sont primordiaux.

diment leur permettant d’effectuer la photosynthèse (donc dans un environnement suffisamment lumineux) tout en évitant les phénomènes de photo-inhibition. On parle alors de photoprotection comportementale [11, 15, 16, 17]. Ce mécanisme de photoprotection peut, en outre, être complété par un mécanisme de photoprotection physiologique consistant en la dé-époxydation réversible de caroténoïdes comme la diadinoxanthine (DD) dans une forme dissipatrice d’éner-

gie : la diatoxanthine (DT). Ce deuxième mécanisme de photoprotection est appelé cycle des xanthophylles. Ce mécanisme de désactivation non photochimique (ou Non Photochemical Quenching - NPQ) agit comme un extincteur en détournant l'énergie lumineuse excessive des centres de réaction du photosystème II ; limitant les dommages aux appareils photosynthétiques (voir l'étude de Goss et Jakob [18]). Nous avons eu l'occasion de comparer les mécanismes de photoprotection physiologiques et comportementaux des communautés de diatomées épipéliques et épipsamiques (fig.1.3). Pour cela, nous avons utilisé une toxine (Latrunculin A) qui empêche la polymérisation des filaments d'actines associés au cytosquelette des diatomées et inhibe leurs migrations verticales. Dans cette étude, nous avons pu clairement démontrer les différentes stratégies photorégulatrices des deux communautés de diatomées [10].

1.2.2 Métabolisme benthique et bilans de carbone en milieu intertidal

A l'échelle cellulaire, nous interprétons les mécanismes de photoprotectons comme une réponse ou une adaptation à un environnement changeant et potentiellement limitant pour la croissance des microorganismes et la diversité des communautés. A l'échelle moléculaire, nous nous posons alors la question de savoir quelles molécules permettent aux microorganismes de perce-

voir ces changements et quels gènes sont impliqués dans la perception et la mise en place d'une réponse adaptée. En prenant un peu de recul (et j'aurais tendance à ajouter, par esprit de provocation, de hauteur), nous pourrions, sans complexe, ignorer tous ces mécanismes fins et nous appliquer à déterminer les flux d'énergie et de matière qui transitent par les microorganismes et les replacer dans un bilan plus large à l'échelle d'un écosystème.

Or, la place réelle d'un individu, ou d'un groupe d'individus, dans un écosystème (i.e. son rôle ou ce qu'il est convenu d'appeler sa fonction ou encore les services écosystémiques qu'il nous rend) ne nous apparaît jamais vraiment clairement car, de manière pragmatique, nous avons pris l'habitude de découper notre objet d'étude selon ses divers niveaux d'organisation. Comme le fait judicieusement remarquer Michel Loreau [19], ces divisions arbitraires sont utiles car chaque degré d'organisation est caractérisé par un certain nombre de contraintes et de lois mais elles s'opposent, de fait, à l'émergence de théories unificatrices.

The traditional slicing of ecology into autoecology, population ecology, ... has strong limitations because it tends to perpetuate arbitrary divisions and hamper the emergence of unifying perspectives

Michel Loreau, 2010

C'est un véritable challenge que d'explorer différentes voies car le risque de s'engouffrer dans

des impasses s'en trouve multiplié et le chemin peut parfois s'avérer plus long que prévu (notamment si celui-ci nécessite d'acquérir de nouvelles compétences méthodologiques). Mais c'est une démarche qui est toujours intellectuellement enrichissante.

Par exemple, les mécanismes fins de photoprotection précédemment décrit ont un rôle central dans le fonctionnement des sédiments intertidaux. Ils assurent la protection des cellules et le maintien des processus physiologiques dans un état optimal et participent, à l'échelle de l'écosystème, au métabolisme benthique et aux bilans de carbone (notamment la production primaire brute induite par l'activité photosynthétique des diatomées).

Pendant ma thèse [20], j'ai passé beaucoup de temps à mesurer ces processus à marée basse sur divers sites contrastés le long des côtes de la Manche (sédiments sableux et vaseux impactés ou non par divers types d'efflorescences algales, [21, 22, 23, 24, 25, 26, 27]). Ces mesures étaient effectuées *in situ* à l'échelle des assemblages à l'interface air-sédiment à l'aide de chambres benthiques (mesure de la pression partielle de CO_2 dans l'air à l'aide d'un analyseur infra-rouge, voir figure 1.4). Ces mesures permettent d'accéder aux échanges de CO_2 entre l'air et le sédiment et ainsi d'en déduire des taux de production primaire brute (PPB) et de respiration des communautés benthiques (RCB). Ce qui est frappant au premier coup d'œil c'est que les flux de carbone sont très liés au rythme de marée qui im-

prime un rythme bimensuel bien visible sur les figures 1.5 et 1.7. Mais j'ai également pu montrer que les micro-organismes contribuent majoritairement par leurs activités à la production primaire et à la respiration des sédiments intertidaux. Dans l'Aber de Roscoff, la production des microalgues et des bactéries représente respectivement jusqu'à 88 et 81 % de la production primaire et de la production secondaire totale annuelle. Les micro-organismes jouent donc un rôle prépondérant dans les réseaux trophiques benthiques. Ce rôle varie en fonction du gradient sédimentaire. L'influence du compartiment bactérien sur la production globale du système diminue avec l'envasement [24].

Du reste, mes collègues des stations biologiques de Roscoff et de Wimereux, ont pu déterminer que les phénomènes de migration précédemment décrits avaient une importance capitale dans les bilans de carbone des zones intertidales. Quand ils sont pris en compte dans les modèles, ils modifient de 35 à 50% les bilans annuels des sites considérés (voir figure 1.6 et 1.7).

1.2.3 Fixation de carbone et d'azote à nanoéchelle

Les diatomées dominent généralement les sédiments intertidaux et il est admis qu'elles sont responsables en grande partie de la fixation du carbone et des bilans décrits précédemment. Cependant, de nombreuses bactéries marines photosynthétiques participent activement à ces processus



FIGURE 1.4 – Exemple de mesure de la respiration des sédiments à l'aide d'une chambre benthique. Le dôme peut être soit opaque (comme ici) pour la mesure de la respiration, soit transparent pour la mesure de la production primaire nette.

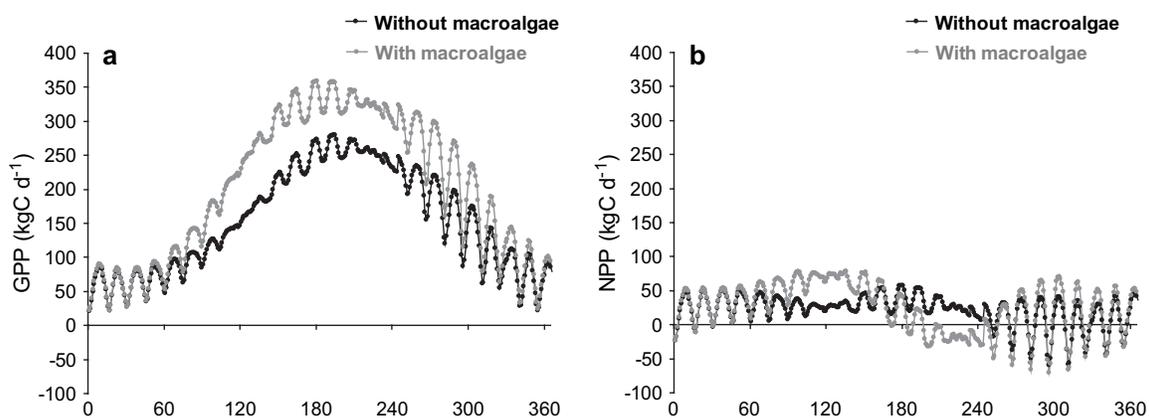


FIGURE 1.5 – Bilan de carbone d'un petit estuaire (Aber de Roscoff) en prenant en compte l'effet (with) ou non (without) de la prolifération d'algues vertes sur le production primaire brute (GPP) et nette (NPP). Ces bilan ont été calculés à partir de mesures in situ de flux de CO_2 , à l'aide de chambres benthiques.

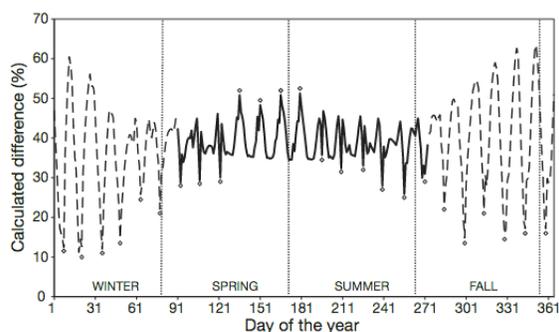


FIGURE 1.6 – Différences journalières entre un bilan de carbone ne prenant pas en compte la migration des diatomées [28] et un bilan corrigé [29].

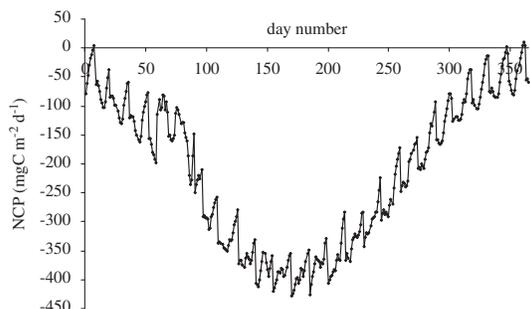


FIGURE 1.7 – Bilan de carbone en Baie du Mont St Michel représentant la production nette annuelle du site considéré - i.e. le bilan entre les flux de CO_2 entrants et les flux sortants du sédiment - en prenant en compte les variations de respiration entre l'émergence et l'immersion, l'irradiance corrigée par la couverture nuageuse et la migration du microphytobenthos dans les sédiments

et leur rôle réel est aujourd'hui très probablement sous estimé. C'est le cas des bactéries anoxygéniques qui possèdent un arsenal impressionnant de voies métaboliques. Celles-ci leur confèrent la possibilité de se disperser et de se développer n'importe où massivement, ce qui peut avoir une forte implication sur les fonctions importantes de l'écosystème et des services écosystémiques de régulation (i.e. du climat) et de soutien (i.e. grands cycles biogéochimiques, production primaire).

J'ai donc examiné avec, l'aide de mes collègues de la station biologique de Roscoff, différents types de biofilms, différemment touchés par le développement des bactéries pourpres en utilisant un ensemble de marqueurs taxonomiques (acides gras, pigments photosynthétiques, ADN et ARN 16S et *pufM*) ainsi que leur fonctionnement (la cohésion des sédiments, les flux de carbone et d'azote) afin de mieux comprendre l'influence des bactéries anoxygéniques sur des fonctions écosystémiques importantes. Nous avons développé de nouvelles techniques d'étude telle que la réflectance spectrale appliquée aux biofilms à bactéries pourpres [30] et démontré, pour la première fois, que les assemblages dominés par les bactéries anaérobies pourpres (*Chromatiaceae*) sont de grands producteurs d'exopolymères et que leur potentiel de biostabilisation des sédiments est significatif. Ces sécrétions sont concomitantes avec des taux de respiration élevés, ce qui indique que, à la faveur de forts apports de matières organiques et de haute disponibilité en lumière, ces *Chromatiaceae* favorisent des voies métaboliques

hétérotrophes aux métabolismes phototrophes ; et ce, en dépit d'une production de pigment photosynthétique importante [31]. Il semblerait donc que malgré une capacité importante à fixer du CO₂ dissous (fabrication de pigments, présence de gènes de la Rubisco), ces bactéries privilégient d'autres voies métaboliques.

Ces résultats obtenus à l'échelle des communautés bactériennes ont été confirmés par des mesures à l'échelle des cellules, mettant en évidence le rôle jusqu'alors insoupçonné des bactéries pourpres dans le cycle du carbone des zones intertidales [32]. En effet, nous avons mené une étude combinée incluant des analyses moléculaires ainsi qu'une technique d'imagerie isotopique haute résolution (Nanoscale Secondary Ion Mass Spectrometry – NanoSIMS , voir fig. 1.8). Pour déterminer la dynamique de l'assimilation du carbone et de l'azote par les bactéries pourpres (fig. 1.9), nous avons effectué une expérience de marquage isotopique et avons recherché le marquage dans les acides gras par chromatographie en phase gaz et spectrométrie de masse isotopique. Les bactéries ont été incubées en conditions *in situ* avec de l'acétate, du pyruvate, du bicarbonate et de l'ammonium marqués (¹³C- ou ¹⁵N-). Nos résultats ont clairement montré que l'acide vaccenic (18:1 ω 7), un acide gras majoritaire des bactéries pourpres, était clairement enrichi en ¹³C lorsque l'acétate était utilisé comme substrat de croissance, et que cette incorporation n'était pas dépendante de lumière. L'analyse génétique a montré que ces bactéries

étaient reliées au genre *Thiohalocapsa*.

1.3 Biofilms et tapis microbiens : unicité et unité

L'étude des biofilms et tapis microbien est rendue complexe par le fait que les assemblages qui se développent sont très divers. La nature du substrat sur lequel ils se développent, l'environnement physico-chimique, la rugosité de la surface, les fluctuations saisonnières sont autant de paramètres qui déterminent les interactions et rendent chaque assemblage unique. La complexité des mécanismes qui sous tendent la fixation et l'installation des micro-organismes est telle qu'il est bien souvent impossible de prédire quelle communauté microbienne va s'installer. Cependant, cette unicité des biofilms et tapis microbiens n'est qu'apparente. En effet, quelque soit la nature du biofilm considéré, sa structure sera invariablement la même. Tous les biofilms et tapis microbiens sont composés de micro-organismes qui se protègent et assurent des fonctions vitales à leur fonctionnement et au fonctionnement de la communauté toute entière, en sécrétant de nombreux polymères extracellulaires (EPS). Sous cet angle, on s'aperçoit que les biofilms et les tapis microbiens sont finalement peu différents puisqu'ils partagent de grandes caractéristiques communes.

En milieu terrestre aride et semi-aride, il existe des biofilms soumis à des conditions très diffé-

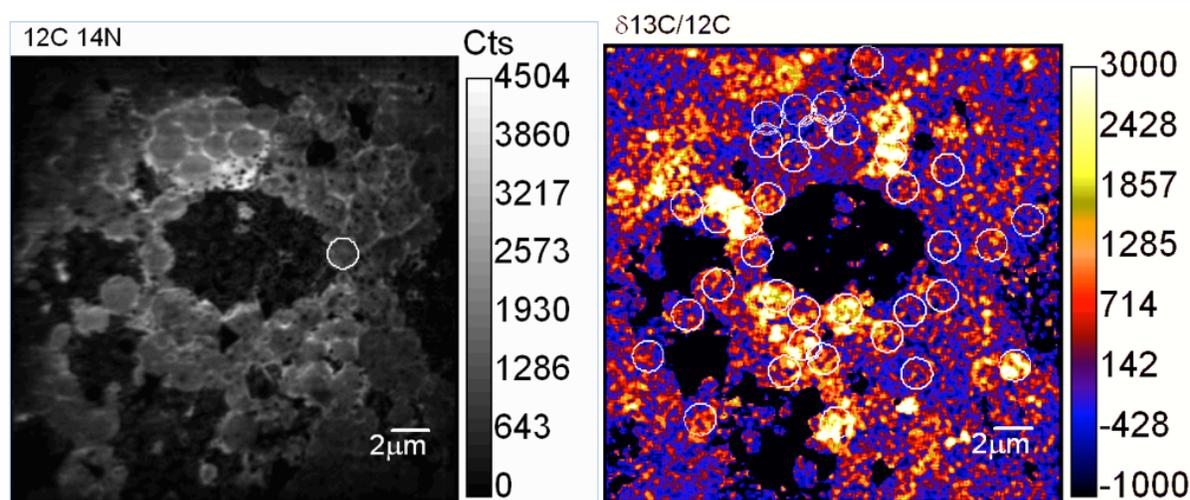


FIGURE 1.8 – Cartographie isotopique d'un tapis bactérien composé de bactéries pourpres sulfureuses (l'image est reconstituée à partir de 25 plans successifs réalisés sur la même zone). A gauche (en noir et blanc) : sur le canal $^{12}\text{C}^{14}\text{N}$ représentant l'azote, on remarque bien les bactéries par leur forme cocoïde. Chaque bactérie est alors sélectionnée (rond blanc) ce qui permet (à droite en couleur) de calculer le rapport isotopique du carbone pour chaque bactérie. Sur cette figure, certaines bactéries apparaissent marquées par le composé utilisé (acétate marqué au ^{13}C) alors que d'autres (parfois contiguës) n'ont pas assimilé le composé.

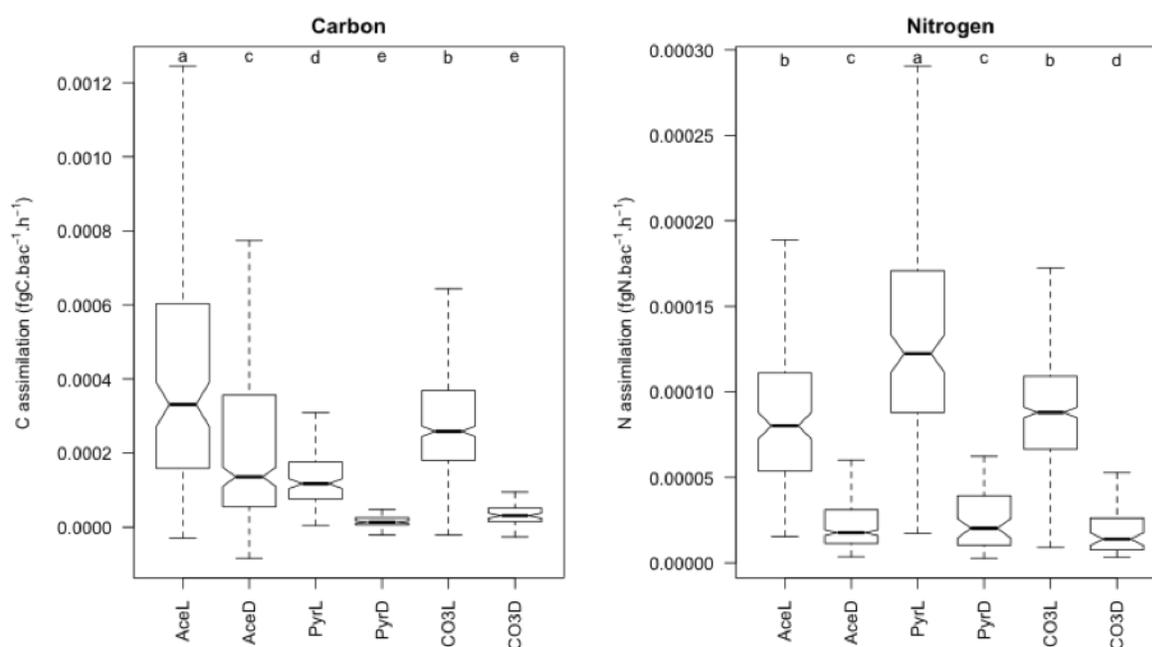


FIGURE 1.9 – Taux d’assimilation du carbone et de l’azote à l’échelle d’une cellule en fonction de différents traitements. Ace, Pyr et CO₃ correspondent respectivement à l’ajout de ¹³C-acétate, ¹³C-pyruvate et ¹³C-bicarbonate dans le sédiment. Les lettres “L” et “D” correspondent aux traitements lumière et obscurité, respectivement. Des différences significatives entre les traitements ont été mises en évidence à l’aide du test de Van der Waerden (les traitements avec la même lettre ne sont pas significativement différents).

rentes de celles des écosystèmes aquatiques marins et dulçaquicoles. Les microorganismes (souvent des cyanobactéries) de ces assemblages que l'on appelle les croûtes de sols (soil crust) doivent s'adapter à des conditions extrêmes telles que l'absence d'eau et des rayonnements UV importants [33, 34]. Cependant, alors qu'ils peuvent nous apparaître comme diamétralement opposés aux biofilms aquatiques au premier regard, on s'aperçoit rapidement qu'un certain nombre de contraintes sont communes.

Il s'agit également d'une mosaïque complexe de microorganismes (cyanobactéries, algues vertes, champignons et autres bactéries). Les filaments de cyanobactéries et fongiques se répandent dans les quelques premiers millimètres de sol, collent les particules minérales ensemble et forment une matrice qui stabilise et protège le sol des forces érosives [35, 36].

Tous les biofilms sont donc soumis à des contraintes d'attachement et de dispersion qui nécessitent de s'adapter à la dynamique des fluides (air pour les soil crust, hydrodynamisme pour les biofilms aquatiques), et toutes les communautés doivent se protéger d'agressions extérieures (pollution de l'eau ou de l'air, température, salinité ou dessalure, rayonnement UV et irradiance, ...) en favorisant la production d'exopolymères. La topographie, le broutage par des protozoaires (ou des métazoaires), le quorum sensing sont autant de facteurs qui influencent l'hétérogénéité spatiale des biofilms et tapis microbiens et façonnent les assemblages à partir de

processus initialement purement stochastiques (mort, reproduction, immigration à partir d'un assemblage source). D'un point de vue conceptuel, tous les biofilms sont donc comparables puisqu'ils forment des micro-paysages similaires (fig. 1.10).

1.3.1 Rôle central des polymères extracellulaires (EPS)

La matrice du biofilm est composée d'une grande diversité de molécules de haut poids moléculaire appelées substances polymériques extracellulaires (EPS, 1.11). Les EPS microphytobenthiques sont principalement composés de sucres, de protéines et d'autres molécules. Ils contiennent également de l'ADN qui, comme les autres composants des EPS, est excrété activement à l'extérieur de la cellule par des microorganismes [38]. Les exopolymères sont également capables d'absorber une grande diversité de petites molécules et d'ions, ce qui augmente également la diversité moléculaire de la matrice du biofilm [39]. Les EPS bactériens contiennent plus de protéines et ont une plus grande diversité de composants [40]. Les sucres produits par le microphytobenthos sont principalement des hétéropolymères, avec une grande diversité de monomères utilisés [40]. Ils sont de divers poids moléculaires, des hydrates de carbone contenant quelques sucres aux molécules hautement complexes ; la proportion relative des différentes fractions déterminera la structure physico-chimique



FIGURE 1.10 – Parallèle entre un biofilm colonisant un épithélium pulmonaire (à gauche) et un substrat meuble sédimentaire (à droite). Ceux-ci se distinguent nettement par leurs assemblages microbiens spécifiques, les processus biochimiques en jeu, leur structure générale. Cependant, des flux hydrodynamiques comparables se mettent en place et structurent les assemblages. Les biofilms coalescent et accumulent de la biomasse quand le flux est faible (1), développent des filaments quand il s'accélère (2) tandis que la micro-topographie des substrats induit des flux turbulents et des vortex qui sont des vecteurs importants de dispersion et de colonisation des habitats (3) [37].

de la matrice [41]. Par exemple, la plupart des molécules complexes forme une capsule autour de la cellule et sont associées à la paroi cellulaire et donc au cytosquelette interne de la cellule. Les EPS liés se trouvent plus loin de la cellule, où ils forment un réseau dense. Les EPS colloïdaux forment un réseau lâche autour des cellules et des grains de sédiments ; leur composition est très diversifié.

Ils peuvent être extrait par simple agitation dans l'eau, tandis que les EPS liés auront besoin d'eau chaude ou de bicarbonate [41]. Cependant, ces protocoles favorisent la libération de matériel intracellulaire [43]. Plus récemment, une nouvelle méthode a été développée en utilisant une résine cationique : au cours de l'extraction, cette résine piège les cations bivalents reliant les molécules ensemble, rendant ainsi possible l'extraction des EPS liés dans l'eau [44]. L'addition d'un volume croissant d'éthanol dans l'extrait peut alors précipiter les molécules d'EPS de poids moléculaire faible à élevé [41].

La composition des EPS dépend de l'état physiologique des cellules, du stade de croissance, des conditions environnementales (température par exemple) et des concentrations d'ions et de nutriments [40, 45]. Comme le montre la figure 1.12, la diversité des EPS peut aussi être liée à la diversité des assemblages producteurs [40, 46, 47]. Les sucres des fractions colloïdales sont souvent plus riches en glucose que ceux des EPS liée (respectivement 82 et 37 % de glucose, [48]). Ces auteurs ont identifié 7 principaux monosaccharides

neutres dans les deux fractions : le glucose, le rhamnose, le galactose, le xylose, le fucose et le mannose.

Lors d'études menées sur des sédiments intertidaux (thèse de Claire Passarelli) nous avons également retrouvé ces composés ainsi que de l'acide glucuronique, de l'acide galacturonique, du myo- et du scyllo-inositol [45, 49].

Une forte proportion de glucose dans les glucides est généralement associée à une forte production photosynthétique [50]. À l'échelle saisonnière, il semble que les paramètres environnementaux contrôlant la photosynthèse soient des facteurs principaux régissant la composition des EPS [49]. En particulier, le glucose s'accumule en été, tandis que les sucres présentent une plus grande diversité en termes de monomères le reste de l'année. Il a également été démontré que les concentrations en éléments nutritifs dans l'eau interstitielle et l'exposition à la lumière influent la composition des EPS [51, 45]. Dans les milieux naturels, les EPS sont également dégradés par les bactéries et/ou consommés, ce qui affecte à la fois leur concentration et leur composition.

1.3.2 Facilitation écologique et relations trophiques

L'importance des interactions facilitatrices (ou facilitation) et notamment le rôle des organismes ingénieurs de l'écosystème dans l'établissement des structures des communautés est de plus en plus reconnue dans différents écosystèmes. Ce-

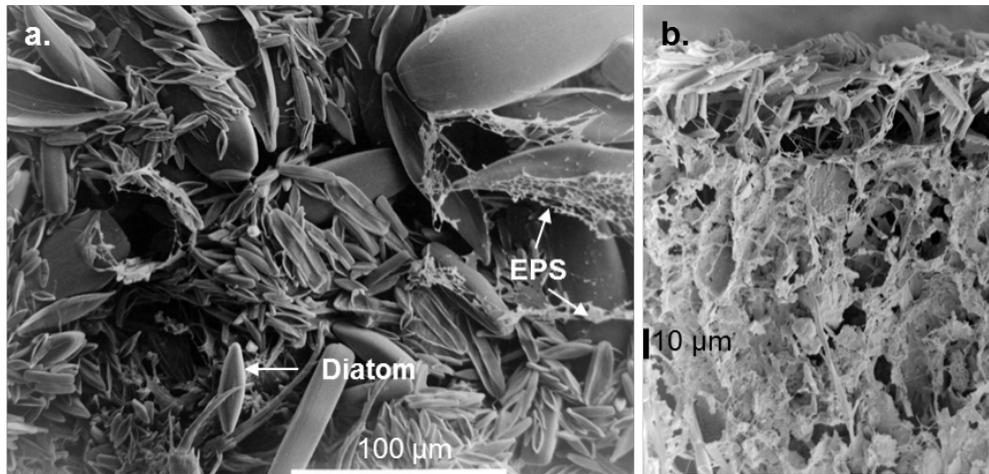


FIGURE 1.11 – Images d'un tapis microphytobenthique prises au LTSEM (Low Temperature Scanning Electron Microscopy). Les images montrent des EPS (déshydratés pendant la préparation) qui relient les particules de sédiments entre elles. a : Surface du tapis microbien. b : image d'une fracture (coupe verticale) ; la surface du sédiment est située en haut. Adapté de [42].

pendant, le manque de données est particulièrement criant lorsque l'on s'intéresse aux interactions entre deux ou plus ingénieurs de l'écosystème. Au cours de la thèse de Claire Passarelli [52, 53, 42, 49], nous avons eu l'occasion d'étudier celles-ci dans des sédiments intertidaux qui abritent une très grande diversité d'ingénieurs de l'écosystème.

En effet, la présence d'un organisme ingénieur peut parfois dépendre de la présence d'un autre, formant ce que l'on appelle une cascade d'habitat [54, 55]. Une espèce permet, par la modification de son habitat, le développement d'une autre créant ainsi des espaces libres pour le développement d'autres espèces. Par exemple, Altieri et al. [54] ont démontré que les spartines stabi-

lisent les sédiments par leurs racines, réduisent l'impact des vagues et de la houle et créent des abris qui favorisent le développement d'un assemblage diversifié d'organismes benthiques tel que la moule qui, en retour, fournit un substrat et des espaces physiques pour d'autres organismes comme les balanes et les amphipodes. Dans les années 1980, Eckman et al. [56] montrèrent que les tubes d'annélides impactent les communautés bactériennes des sédiments et leurs sécrétions (EPS) et que le recrutement des organismes benthiques s'en trouve affecté par un effet cascade.

Des interactions non-hiérarchiques entre les ingénieurs de l'écosystème ont également été démontrées. Les études montrent des effets non additifs quand deux ingénieurs influencent le même

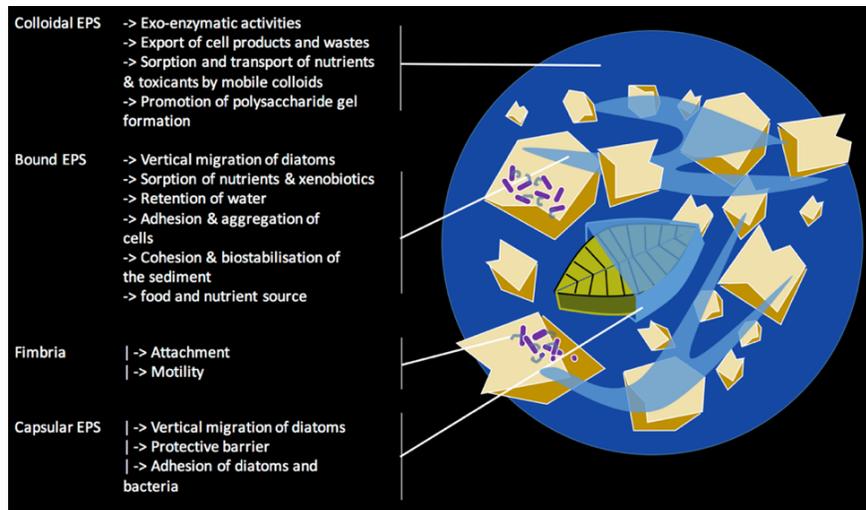


FIGURE 1.12 – Différents types d’EPS dans les tapis microphytobenthiques des vasières intertidales et leurs rôles associés. Adapté aux vasières à partir de (Haber and Brenner 1993 ; Decho 2000 ; Flemming and Wingender 2010)

habitat ou la même ressource [57]. Par exemple, Boyer et al [58] ont étudié l’effet combiné de *Cerithidea californica* et du crabe *Pachygraspus crassipes* sur le couvert végétal dans des marais salés. Ils ont démontré que les crabes seuls diminuent le couvert végétal alors que les gastéropodes seuls avaient tendance à l’augmenter. De manière surprenante, le couvert végétal était complètement nul lorsque les deux ingénieurs étaient présents en même temps ce qui montre que l’effet combiné de deux ingénieurs n’est pas toujours prévisible à partir de la connaissance des effets individuels. Ces effets non additifs influencent les assemblages benthiques et sont probablement courants dans les écosystèmes naturels [57]. De plus, il a été montré que ces effets non additifs pou-

vaient varier en fonction des conditions environnementales [59, 60]. Par exemple, l’interaction entre trois organismes bioturbateurs change en fonction du volume de sédiment disponible et des variations temporelles de ces interactions ont également été démontrées [61].

L’importance fondamentale des interactions non trophiques dans la structuration des réseaux a également été démontré. En créant des conditions favorables dans des environnements stressants, les ingénieurs des écosystèmes créent des refuges, augmentent le recrutement, la croissance et la survie des organismes associés ; cela alimente les réseaux trophiques et promeut la production à l’échelle de l’écosystème. Par exemple, en zone intertidale, Eriksson et al [62] montrent

que les ingénieurs des écosystèmes (ici la coque et l'arénicole) influencent l'efficacité d'absorption des ressources et l'accumulation d'algues dans le tapis microbiens. Ils montrent que des ajouts artificiels de nutriments augmentent les concentrations de chlorophylle *a* dans les sédiments de 90%, mais seulement dans les parcelles où ont été également introduites des densités élevées (2000 par m²) de coques. Ces lits de coques artificiels ont augmenté l'efficacité d'absorption des nutriments du biofilm et favorisé l'accumulation de sédiments indiquant que les interactions écologiques, plutôt que la disponibilité des nutriments en soi, fixent les limites de la production.

Faisant le constat d'un manque de données dans ce domaine, nous avons donc tenté de formaliser et de caractériser les différents types d'interactions entre les ingénieurs de l'écosystème et leurs effets sur la composition de communautés benthiques [52, 42]. Nous avons choisi d'étudier une association entre l'annélide polychète *Lanice conchilega* et les diatomées benthiques des tapis microbiens à travers une étude expérimentale *in situ*. Nous avons testé l'effet des tubes de polychètes sur le développement des tapis microbiens et sur la stabilité des sédiments.

Nos résultats montrent deux processus différents qui sont résumés dans la figure 1.13. Premièrement, les tubes offrent un refuge et favorisent le développement du tapis microbien et la sécrétion de polymères extracellulaires (EPS) par les diatomées. Cette sécrétion accrue induit une meilleure cohésion des particules sédimentaires

et une augmentation des propriétés adhésives du sédiment, donc une plus grande stabilité de celui-ci. Les tapis microbiens stabilisent le sédiment et facilitent le développement d'une communauté benthique spécifique des récifs formés par les tubes de polychètes. Les polychètes et les tapis microbiens forment donc une cascade d'habitats. Dans un deuxième temps, il est intéressant de noter que la stabilité du sédiment est également affectée par l'hydrodynamisme. Dans notre exemple, en ralentissant l'hydrodynamisme, les tubes ralentissent l'érosion des sédiments, favorisent l'agrégation de particules dans la colonne d'eau et le dépôt de celles-ci et augmentent ainsi également la stabilité des sédiments par des processus purement physiques. Ces deux ingénieurs associés (i.e. vers polychète et tapis microbiens) bien que différents en terme d'organisation, de phylogénie agissent en coopération ce qui a pour effet accroître significativement l'effet ingénieur. Nous avons donc proposé le concept de "cooperative ecosystem engineers" (CEE) et formulons l'hypothèse que de telles interactions sont communes dans les écosystèmes naturels.

1.4 Interactions microbiennes et valeur adaptative

Ce passage est tiré d'un chapitre d'ouvrage intitulé *Microphytobenthic biofilms : composition and interactions* par Hubas C, Passarelli C, Patterson DM dédié aux tapis microbiens des va-

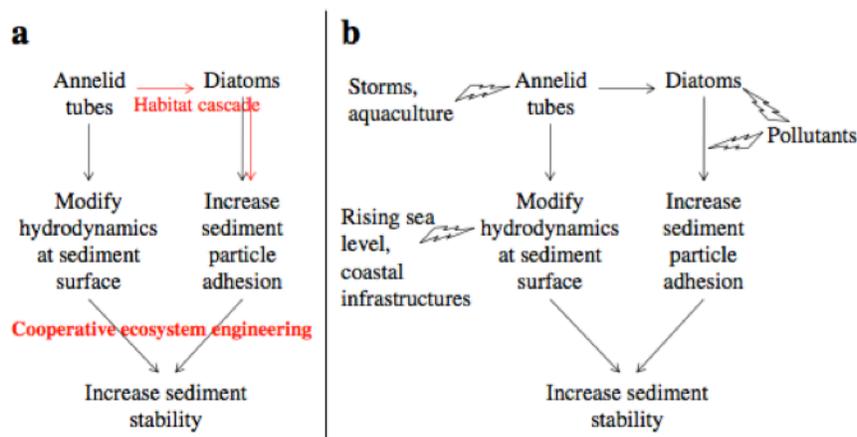


FIGURE 1.13 – a) Cascade d’habitats (flèches rouges) et concept de “cooperative ecosystem engineering” (CEE, flèches noires) illustrés par l’interaction entre les structures biogéniques des annélides polychètes et les tapis microbiens des sédiments [52]; b) Menaces potentielles sur ces espèces et leurs processus liés au changement global.

sières intertidales. Le but de ce chapitre est de constituer un état de l’art et une réflexion sur les notions d’interactions dans les biofilms des vasières intertidales et d’alerter sur le manque de connaissances actuel. Le rôle central des EPS y est exposé.

1.4.1 Effets synergiques et antagonistes

Les tapis microbiens de vasières sont caractérisés par des assemblages complexes d’espèces microbiennes, et les interactions entre ces microorganismes influencent de manière critique le développement et la forme de la communauté entière. Dans les biofilms, les interactions interspécifiques impliquent une communication, une

coopération métabolique ou une compétition. Ces interactions peuvent donc être de nature synergique (lorsque l’interaction entre les cellules microbiennes induit un effet total - i.e. dégradation de la matière organique, production primaire - supérieur à la somme des effets individuels) ou au contraire antagoniste (telles que la compétition pour les nutriments, la virulence, ...) qui limite en fin de compte la croissance d’une ou de plusieurs espèces. Les exemples incluent la formation de biofilms par agrégation, à travers la production d’EPS (coopération métabolique, [63]), ou la coordination pour mieux utiliser les nutriments ou résister à des conditions difficiles.

Une amélioration de la condition de tous les partenaires est généralement observée à la suite

d'un effet synergique. Une telle coopération peut apparaître si les intérêts de différents partenaires sont en phase [64]. Par exemple, la production d'EPS peut non seulement aider à établir le biofilm, mais on observe généralement une plus grande croissance dans les assemblages multispécifiques que monospécifiques, suggérant que les cellules favorisent non seulement leur propre adhérence, migration et croissance, mais aussi celles des autres espèces microbiennes. Ceci a été suggéré par Lubarsky et al. [65]. Dans cette étude, nous avons montré que la capacité d'adhérence, la force de cohésion des assemblages microbiens ainsi que les concentrations d'exopolymères étaient significativement plus élevés lorsque des bactéries et des diatomées axéniques étaient co-cultivées, par rapport aux cultures uniques. Dans une autre étude [66] relative à l'impact des nématodes bactériovores sur les tapis microbiens, la complexité des assemblages a été identifiée comme une force potentielle de bio-stabilisation dans les sédiments marins. Nous avons montré que la complexité des assemblages benthiques, plutôt que la présence d'un organisme particulier, influe fortement sur la structure du biofilm, à la fois en termes d'abondance/biomasse microbienne et de teneur en exopolymères (fig.1.14). Avec une complexité croissante, le nombre d'interactions potentielles augmente également, conduisant à une amélioration générale de la diversité des liens trophiques et des voies de transferts énergétiques. Ce qui, *in fine*, permet à la communauté de mieux résister aux

perturbations externes [67].

Cependant, la plupart des études visant à étudier les interactions dans les assemblages microbiens examine des cultures monospécifiques [63]; un nombre très limité d'études porte sur des biofilms naturels. Les interactions dans les communautés naturelles sont beaucoup plus complexes que celles observées dans des conditions de monoculture contrôlées, et impliquent souvent des boucles de rétroaction négatives et/ou positives ainsi que des effets indirects. Ensemble, ces processus influencent les réponses complexes des communautés aux perturbations externes [68]. De plus, l'expression de nombreux gènes dans les biofilms est dépendante de la densité des microorganismes et de ce que l'on appelle le quorum (i.e. le nombre minimum de membres d'une espèce donnée nécessaire pour conduire la fonction de ce groupe). Ceci module l'amplitude et la direction (i.e. négatif vs. positif) de ces boucles de rétroaction. Dans ce contexte, la compréhension des interactions dans les biofilms de vasières (et donc, comment la diversité du biofilm affecte son fonctionnement général) et si ces interactions sont intrinsèquement synergiques ou antagonistes est une question éminemment complexe.

1.4.2 Communication entre les bactéries

La communication entre les microorganismes prend généralement la forme de quorum sensing (QS), un comportement social qui permet des

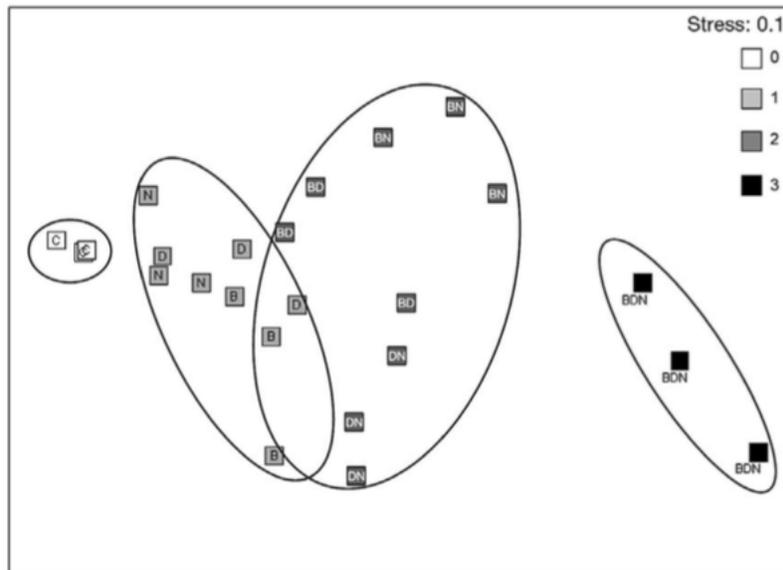


FIGURE 1.14 – Analyse par positionnement multidimensionnel non-métrique (NMDS) utilisant des données d’abondance bactérienne, de concentration en chlorophylle a , en protéines et sucres extracellulaires (EPS) à l’issue d’une étude expérimentale sur l’effet des nématodes bactérivores sur les tapis microbiens (voir Hubas et al. [66] pour plus de détails). Les groupes font apparaître la complexité des assemblages via le nombre de niveaux trophiques impliqués dans chaque traitement. B pour bactéries, D pour diatomées, N pour nématodes

interactions entre les membres des communautés microbiennes. La détection de quorum repose sur la production et la libération de molécules de signalisation appelées autoinducteurs, qui augmentent en concentration en fonction de la densité cellulaire [69]. La détection de ces autoinducteurs implique souvent une diffusion dans les cellules et une liaison à des récepteurs spécifiques, permettant aux bactéries d’exprimer des gènes spécifiques de manière coordonnée [70, 71]. Le développement de biofilms et le QS sont des

processus étroitement interconnectés, en particulier par la production d’EPS [72, 73], bien que l’effet de QS puisse varier de manière opposée (amélioration ou inhibition) selon les espèces considérées et les conditions environnementales. Les voies de signalisation de détection de quorum sont très complexes et plusieurs types de métabolites secondaires ont été identifiés comme des molécules du QS [74]. Dans *Pseudomonas aeruginosa*, par exemple, trois circuits QS complets (impliquant des molécules de signa-

lisation N-Acyl homosérine lactone), LasI/LasR, RhlI/RhlR et PqsABCDH/PqsR sont impliqués dans la régulation de la production d'EPS, le circuit LasI/R étant positionné hiérarchiquement en amont du circuit RhlI/R [73]. Les facteurs de transcription LasR, RhlR et PqsR détectent leurs molécules de signal respectives, conduisant à une boucle d'auto-induction ainsi qu'à une régulation positive ou négative de la transcription du gène cible. Un niveau de complexité supplémentaire apparaît dans les assemblages microbiens lorsqu'on considère que certains systèmes de détection de quorum sont utilisés principalement pour la communication intraspécifique, tandis que d'autres soutiennent la communication interspécifique [75].

Les autoinducteurs de type 2 (AI-2) sont considérés comme universels et peuvent médier la communication interspécifique, tandis que d'autres molécules de signalisation telles que les autoinducteurs de type 1 (AI-1) sont principalement utilisées dans la communication intraspécifique. Les N-Acyl homosérine lactones (AHL ou AI-1) sont des amides d'acides gras de longueur de chaîne variable (C4 à C18) ou leurs dérivés oxygénés avec la 3-amino-gama-butyrolactone (N-acyl homosérine lactones) et leur composition exacte donne au signal sa spécificité. De nombreux autres types de métabolites ont été identifiés, tels que les p-coumaroyl homosérine lactones [76], le furanosyl diester borate (AI-2), [77], les quinolones [78], les peptides. et gama-butyrolactones [79]. Les AI-2 sont tous dérivés

d'un précurseur commun, la 4,5-dihydroxy-2,3-pentanedione (DPD), le produit de l'enzyme S-ribosylhomocystéine (LuxS), qui se cyclise spontanément pour produire une collection de stéréoisomères susceptibles de permettre aux bactéries de répondre à la fois aux IA-2 endogènes et allogènes. Dans la nature, une grande diversité de molécules QS se trouve dans les tapis microbiens [80, 81]. On suppose que les voies de signalisation pourraient être modifiées en raison de modifications géochimiques et/ou biologiques des molécules de signalisation. Cette modification pourrait entraîner une interruption de la communication initiale si les signaux ne sont plus reconnus ou bien *a contrario* une activation d'une autre voie de communication entraînant l'expression d'un gène différent si un signal modifié est toujours capable d'interagir avec un récepteur. Il existe clairement un manque d'études sur les biofilms et tapis microbiens marins pour valider ou invalider de telles hypothèses. Comme mentionné ci-dessus, la plupart des études ont porté sur des biofilms de laboratoire monospécifiques ou, au mieux, multispécifiques ; les investigations environnementales naturelles sont encore très rares [82]. Le développement de ce domaine d'étude est clairement un enjeu majeur dans la compréhension du fonctionnement des biofilms et tapis microbiens en milieu naturel.

1.4.3 Autres formes de communication

Les bactéries ne sont pas les seuls microbes capables de communiquer entre individus. Des preuves croissantes suggèrent que les diatomées produisent des molécules de signalisation cellulaire (principalement des phéromones impliquées dans la reproduction sexuée), qui partagent de nombreuses caractéristiques avec des molécules sensibles au quorum (hydrophobes, diffusion à travers les membranes cellulaires et probablement coordination de l'expression génique entre les gamètes). Plusieurs types de molécules sont produites par les diatomées d'eau douce et marines. Des exemples comprennent l'homosirene, la dictyoptérine A et le finavarrène, qui sont produits par *Gomphonema parvulum* [83]; le fucoserratène, qui est produit par *Asterionella formosa* [84]; l'ectocarpène, qui est produit par *Skeletonema sp.* [85]; ou encore des phéromones sexuelles non identifiées [86]. Les diatomées benthiques produisent aussi des phéromones. Chez la diatomée benthique *Seminavis robusta*, les phéromones déclenchent le passage de la mitose à la méiose du type opposé, l'induction transcriptionnelle des gènes de biosynthèse de la proline et à la libération de la phéromone d'attraction dérivée de la proline [87]. Cependant, il y a une fois de plus un manque d'informations provenant des assemblages naturels, et encore une fois, le développement de ce domaine est nécessaire afin de mieux comprendre le fonctionnement des bio-

films naturels. Par exemple, le modèle de migration observé dans les biofilms de vasières est-il modulé d'une manière ou d'une autre par la production de molécules de signalisation? Ces découvertes récentes en écologie chimique ont apporté un éclairage nouveau sur la façon dont les microbes peuvent interagir dans les assemblages naturels. En effet, nous les considérons maintenant comme un groupe social qui répond aux stimuli environnementaux d'une manière coordonnée. Il est donc probable que la manifestation macroscopique d'activités microbiennes tels que la migration verticale des diatomées ou le développement de tapis massifs de bactéries visibles à l'œil nu [31] puisse être régulé par des molécules de signalisation 1.15.

1.4.4 Virulence et défense

Dans les biofilms, les interactions interspécifiques impliquent la communication et la coopération métabolique, mais aussi la compétition pour les nutriments et l'espace. Un nombre croissant d'études indique que les microbes benthiques produisent des facteurs de défense et de virulence. Dans une étude récente, Doghri et al. [88] ont démontré que les EPS de diatomées benthiques peuvent inhiber la formation de biofilms de certaines souches bactériennes, tout en favorisant la formation chez d'autres. Les EPS colloïdaux et liés sécrétés par les cultures axéniques de *Navicula phyllepta* ont été testés pour leurs effets sur la formation *in vitro* de biofilms par trois

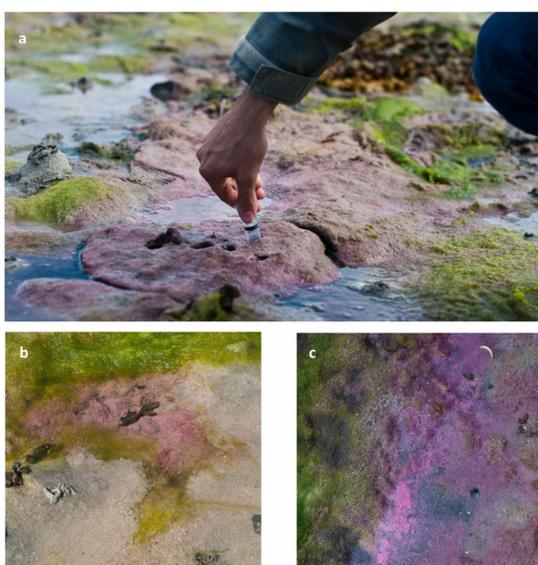


FIGURE 1.15 – Une prolifération massive de bactéries anoxygéniques anaérobies à la surface de sédiments intertidaux. Voir Hubas et al.[31] pour plus de détails

bactéries marines, dont une provenant d'une vasière intertidale française atlantique connue pour sa forte capacité de formation de biofilms *in vitro*. Les EPS liés à *Navicula phyllepta*, synthétisés au cours de la phase stationnaire, inhibent spécifiquement la formation de biofilms par la bactérie *Flavobacterium sp.*, alors qu'elles stimulent le développement du biofilm par deux autres souches bactériennes. Il a été montré que l'activité haloperoxydase des diatomées induisait une perte de l'activité QS des bactéries en générant des dérivés d'AHL hologénés [89]. Cette observation confirme l'hypothèse de Decho et al. [81] selon laquelle des activités microbiennes spécifiques pourraient modifier les voies de signalisation QS et entraîner une interruption ou une modification de la communication prévue initialement. De même, de nombreuses diatomées sécrètent des acides gras libres (AGL) et des esters pouvant agir comme des composés antibactériens et influencer la structure de la communauté bactérienne. Les AGL présentent un large spectre d'activité allant de l'inhibition de la croissance (inhibition de l'activité enzymatique ou de l'absorption des nutriments) à la lyse cellulaire directe [90]. Cependant, les effets antibactériens des acides gras libres sont fréquemment observés lors d'essais biologiques utilisant des extraits bruts provenant de divers organismes, et aucune étude à ce jour n'a tenté de déterminer la diversité des AGL dans les tapis microbiens. Le rôle des AGL eucaryotes contre les bactéries est mal connu, mais Desbois et Smith [90] ont pro-

posé une hypothèse intéressante. Dans les communautés de microalgues, certaines cellules se sacrifient. Ceci confère une certaine protection à l'ensemble de la population. Les AGL libérés par une microalgues endommagée agissent sur les agents pathogènes dans le voisinage, réduisant leur nombre. En effet, les acides gras sont abondants dans les phospholipides qui constituent la membrane cellulaire. Si les microalgues sont lysées en raison de l'activité de broutage ou de la virulence des pathogènes, on s'attend à ce qu'une grande quantité d'AGL soit libérée des membranes cellulaires. On sait que ces AGL sont toxiques pour les invertébrés se nourrissant de diatomées épilithiques [91], mais ils pourraient potentiellement offrir une protection similaire contre les bactéries ou les virus pathogènes.

1.4.5 Le concept de phycosphère et son application aux biofilms

La phycosphère est une région où les interactions médiées par les EPS entre les bactéries et les diatomées ont lieu. Le terme phycosphère correspond à une région située à proximité d'une cellule ou d'une colonie de microalgues. Ce terme a été introduit au début des années 1970 par Bell et Mitchell [92] comme équivalent de la rhizosphère des écosystèmes terrestres. Le concept stipule qu'il existe une région s'étendant de la paroi externe des microalgues vers l'extérieur, pour une distance indéfinie, dans laquelle la croissance

bactérienne est stimulée par les produits extracellulaires (EPS, TEP) de l'algue. Depuis l'introduction de ce concept, de nombreuses études ont démontré que cet environnement riche en nutriments crée un microbiome attaché avec des groupes phylogénétiques significativement différents des populations bactériennes libres. Cependant, la question de savoir si les compositions des communautés bactériennes sont strictement spécifiques aux espèces de micro-algues (c'est-à-dire spécifiques à l'hôte) est encore en discussion. Selon Bruckner et al. [93], les diatomées peuvent être considérées généralement comme un microhabitat auquel les *Protéobactéries* et les *Bacteroidetes* se sont particulièrement adaptés, que les diatomées soient planctoniques ou benthiques, d'eau douce ou salée ou terrestres. Il semble en effet que la qualité et la quantité des exsudats de microalgues constituent le moteur le plus important de la structuration de la diversité bactérienne phycosphérique [94].

Il existe également des preuves solides que la détection du quorum se produit dans les communautés microbiennes qui habitent la phycosphère et que les AHL à longue chaîne (plus de 8 carbones dans la chaîne latérale acyle) sont le mode de communication dominant chez les bactéries associées au phytoplancton (avant les AI-2 et d'autres molécules de signalisation [95]). Les rôles de la détection du quorum (QS) dans la phycosphère sont nombreux et parfois contradictoires. De manière générale, le QS est reconnu comme un moyen efficace de réguler l'attache-

ment des cellules à un substrat et le développement des biofilms à travers la production de molécules EPS ainsi que la dispersion des cellules par la production de rhamnolipides tensioactifs [96, 72, 37, 97]; ce qui suggère que ce système devrait jouer un rôle clé dans la colonisation de la phycosphère par les bactéries.

Il est également bien établi que QS est impliqué dans la biosynthèse de composés antimicrobiens (voir paragraphe précédent sur la virulence) et devrait donc avoir un fort impact sur la population bactérienne, à la fois dans la phycosphère et sur l'hôte algal. Divers algicides et antibiotiques, tels que les protéases, ont été identifiés à partir de bactéries qui habitent la phycosphère [98, 95]. De plus, certaines bactéries pathogènes sont également connues pour entrer dans la phycosphère et lyser les diatomées. Par exemple, *Saprospira sp.* peut induire la lyse cellulaire de *Chaetoceros ceratosporum* par contact direct. Les bactéries se déplacent par glissement vers la diatomée et induisent la lyse par la production de microtubules [99]. En réponse aux pathogènes, les algues produisent des composés antibactériens tels que les AGL (voir précédemment) ou effectuent une extinction du quorum (interférence QS), ce qui réduit la virulence [95].

Les études traitant des diatomées benthiques et de leur microbiome associé sont encore très rares, et les lacunes dans les connaissances actuelles sont encore plus frappantes pour les biofilms naturels. De plus, dans le contexte des tapis microbiens des vasières intertidales, il convient

de noter que la sécrétion de produits extracellulaires n'est pas limitée au voisinage immédiat de la cellule, et peut s'étendre beaucoup plus loin formant une matrice cohérente. La question se pose donc de savoir si le concept de phycosphère est entièrement applicable aux diatomées de ces écosystèmes (cf 1.16). Si c'est le cas, alors nous devrions nous attendre à ce que les assemblages bactériens qui se développent près des microalgues soient intrinsèquement différents en termes de diversité et de fonctionnement que ceux qui se développent sur les EPS liés aux particules de sédiments. Considérant que les compositions d'EPS sont différentes entre les différentes fractions d'EPS [100, 49] et que les bactéries pathogènes et les virus se développent à proximité des micro-algues, il est probable que les assemblages bactériens soient différents. Par ailleurs, des transferts de cellules, de gènes ou même de molécules de signalisation entre les deux compartiments sont possibles, ce qui pourrait réduire la dissemblance entre les assemblages microbiens. Dans une étude récente, Leinweber et Kroth [101] ont combiné la microscopie électronique à balayage et la spectroscopie EDX (Energy-Dispersive X-ray) pour révéler que l'EPS capsulaire de la diatomée benthique d'eau douce *Achnanthes minutissimum* se développait à partir de précurseurs fibrillaires. Les bactéries s'attachent préférentiellement à des diatomées encapsulées plutôt qu'à des diatomées non encapsulées. Ceci supporte l'idée de l'existence d'une phycosphère médiée par l'EPS capsulaire des di-

atomées benthiques. Alternativement, les EPS liés aux particules de sédiment et sécrétés abondamment à travers tout le biofilm pourraient représenter une extension de la phycosphère : un endroit où des bactéries pathogènes dormantes et des virus seraient protégés dans un environnement riche en nutriments, en attendant la possibilité d'infecter un hôte (cf 1.16).

1.4.6 Conclusion sur les interactions

La diversité du microphytobenthos (MPB) et les interactions entre micro-algues et bactéries se révèlent extrêmement complexes. La compréhension des interactions microbiennes au sein des biofilms naturels est un champ d'étude émergent. Que ces interactions soient "directes" (i.e. communication chimique, virulence) ou "indirectes" (via la production d'exopolymère de haut poids moléculaire conférant une protection aux cellules, une source de nourriture et de nutriment pour d'autres organismes), les résultats les plus récents nous invitent à considérer que les molécules extra cellulaires (EPS, métabolites secondaires, ...) jouent un rôle central en tant que médiateur des fonctions microbiennes, et donc des services écosystémiques associés.

1.5 Ecotoxicologie des biofilms

1.5.1 Impact du Triclosan sur des biofilms marins

L'accumulation massive de produits antibactériens et anti-fongiques dans les cours d'eau pose nécessairement la question de l'influence de ces polluants sur les biofilms. Ces questions sont généralement abordées via des expériences en laboratoire et les études vont rarement au delà de la simple observation des effets des polluants au niveau moléculaire, cellulaire, physiologique ou morphologique. Avec des collègues de l'Université de St Andrews, nous avons alors décidé de vérifier l'hypothèse selon laquelle les polluants pouvaient être un frein au développement des biofilms et à leur fonctionnement [102]. Nous nous sommes focalisés sur leur capacité de biostabilisation de leur support de croissance (i.e. les sédiments), un service écosystémique rendu par ces organismes en milieu naturel. Le développement d'assemblages bactériens naturels (isolés de sédiments de l'estuaire de l'Eden - Ecosse) exposés à des concentrations croissantes de Triclosan (un traitement contrôle, 2 – 100 mg.L⁻¹) a été observé sur des substrats non cohésifs (billes de verre calibrées de 63 µm de diamètre). En parallèle, l'abondance bactérienne, la production bactérienne (division cellulaire), la composition des communautés (par DGGE) et les concentrations en EPS (sucres et protéines) furent déterminées. Les résultats furent surprenants car alors que l'exposition au Triclosan ne semblait pas induire

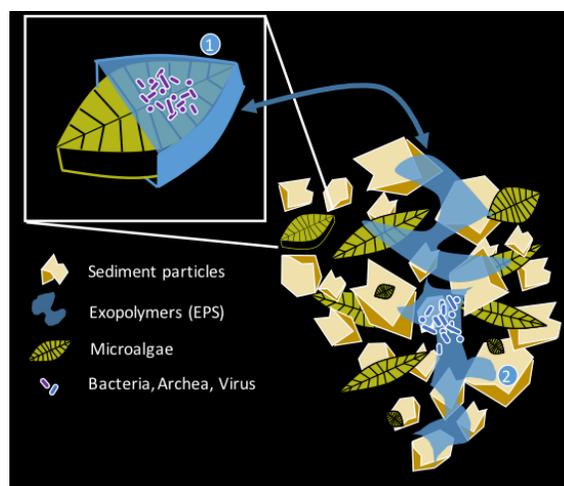


FIGURE 1.16 – Où est la phycosphère dans les vasières ? Les biofilms des vasières sont composés d'un mélange complexe de particules minérales, de microorganismes et d'exopolymères. Par analogie avec le phytoplancton, il est attendu qu'un assemblage bactérien spécifique (par rapport à des cellules bactériennes libres) se développe à proximité des microalgues. Mais il est aussi attendu que la production élevée d'exopolymères par les diatomées sur plusieurs centaines de microns pendant leur migration verticale crée un habitat favorable à la croissance d'assemblages microbiens spécifiques. Que ces assemblages soient intrinsèquement différents en terme de diversité et/ou de fonctionnement demeure une question ouverte.

de modification dans l'attachement des bactéries aux billes de verre, le développement et le fonctionnement du biofilm s'en est trouvé grandement inhibé. La capacité d'adhésion de surface de l'assemblage (mesurée à l'aide d'un prototype nouvellement créé à l'époque : Magnetic Particle Induction : MagPI [103]) ainsi que la quantité et la qualité des EPS sécrétés par les microorganismes ont été grandement affectés par l'exposition au Triclosan. Nous avons également montré que le polluant avait une influence significative sur la composition de la communauté bactérienne

et sa diversité. Cette étude montrait pour la première fois l'effet délétère des polluants sur la capacité de biostabilisation des substrats par les microorganismes. Les taux utilisés dans l'étude étant relativement bas, ces résultats devaient servir d'alerte dans la mesure où les communautés microbiennes augmentent de manière significative la résistance des sédiments à l'érosion (et notamment les sédiments marins côtiers). Ce service écosystémique est crucial pour la dynamique des sédiments et la dispersion des polluants dans les eaux.

1.5.2 Les biofilms aquatiques comme bio-indicateurs

Les expériences sur le Triclosan, réalisées dans le passé, m'ont convaincu que les biofilms naturels pouvaient être de bons indicateurs biologiques de diverses perturbations.

Un projet ANR en Guadeloupe (2012-2015) porté par Dominique Monti sur la problématique du chlordécone (polluant organique) est venu renforcer cette thématique. Dans les Antilles, l'utilisation massive en agriculture d'un produit organochloré (Chlordécone ou Kepone® interdite en 1990) pose un problème de santé publique. Le produit persiste dans les sols et les biofilms des rivières notamment et se transmet dans les réseaux trophiques via les micro-organismes. Le rôle des micro-organismes dans la dégradation des polluants et son transfert dans la chaîne trophique fut étudié dans ce projet à l'aide de traceurs biogéochimiques (isotope stable du carbone et de l'azote) et de marqueurs chimiques (acides gras, pigments, exo-polymères), de marqueurs génétiques (T-RFLP et séquençage : ADN 16S, bactéries et archées, micro-eucaryotes) et d'approches morphologiques (taxonomie des diatomées).

Le rôle du polluant sur les assemblages microbiens a ainsi été étudié. Des résultats ont été obtenus sur plusieurs stations différemment impactées par les apports en chlordécone (figure 1.17). Ces résultats sont particulièrement novateurs. Ils montrent que le gradient de pollution au chlor-

décone impacte fortement la diversité des assemblages microbiens ainsi que la quantité et la qualité des exo-polymères sécrétés. Le but sera de définir des combinaisons de marqueurs reflétant la contamination par le pesticide.

De même, dans le cadre de la thèse d'Elisabeth Riera, nous avons également identifié des différences entre les biofilms s'installant sur divers substrats (béton, ciment Sorel de dolomite, roche naturelle) utilisés pour la conception de récifs artificiels 3D (fig.1.18). Au delà des différences enregistrées en terme de composition des communautés, les variations enregistrées en terme de quantité et de qualité des polymères extracellulaires sécrétés (voir figure 1.19) par les microorganismes (notamment le rapport sucres / protéines) sont potentiellement déterminantes dans le recrutement de larves d'invertébrés et dans le régime alimentaire des brouteurs [104]. Ces résultats montrent que les biofilms (et plus particulièrement leurs sécrétions) constituent des bioindicateurs utiles dans la mesure où ils se développent rapidement et donnent une estimation rapide de la qualité des substrats sur lesquels ils s'installent.

1.6 Conclusion : le stragulum microbien

Comme nous l'avons vu, les termes *biofilm* et *tapis microbien* peuvent désigner des assemblages très divers et il n'y a pas à l'heure actuelle

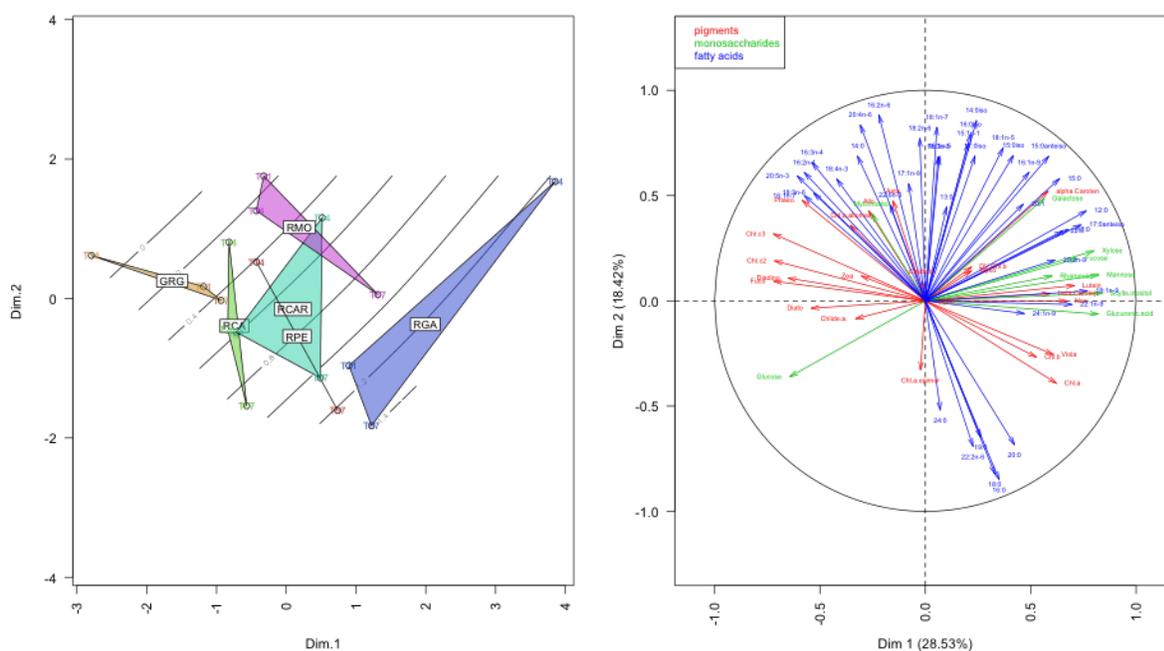


FIGURE 1.17 – Utilisation de différents marqueurs chimiques pour mettre en évidence la réponse des biofilms épilithiques de rivière à un gradient de chlordécone (représenté par les isolignes sur le graphique de gauche). Les stations d'échantillonnage sont bien séparées les unes des autres le long du gradient de pollution et sont caractérisées par des cortèges spécifiques d'acides gras, de monosaccharides et de pigments qui sont utilisés pour déduire des informations sur l'effet du polluant sur les communautés et leur fonctionnement



FIGURE 1.18 – Illustration d’un récif artificiel imprimé en 3D. a : vue d’ensemble, b : immersion du récif dans la réserve du Larvotto à Monaco

de cohérence au niveau de ces différents termes. Cependant, qu’il s’agisse d’un *film*, d’une *croûte* ou encore d’un *tapis*, nous avons constaté que la structure générale de ces consortium comportait un certain nombre d’éléments de similarité avec, en premier plan, la sécrétion de polymères extracellulaires (EPS). Ces sécrétions soutiennent un nombre important de fonctions et de services écosystémiques qui sont communs aux divers assemblages considérés (cf fig 1.12). Outre les similarités en terme de fonctionnement des communautés, ces divers assemblages ou encroûtements biologiques se développent en adhérant à un substrat et en s’y étendant, sur une épaisseur plus ou moins variable (cette épaisseur étant souvent dictée par la nature du substrat colonisé). De plus, ces assemblages sont tous caractérisés par un haut niveau de complexité et de coopération entre les différents membres qui le composent : ce que Van Gernerden désignait alors en 1993 comme une “joint venture” [105].

La figure 1.20 propose une hiérarchisation de ces assemblages en partant des structures les plus épaisses (i.e. les tapis microbiens) vers les plus fines (i.e. les croûtes de sol). Cette tentative de classification des assemblages microbiens que nous appellerons *stragulum microbien* nous permet de mettre en lumière le fait que les divers forçages environnementaux (i.e. le manque d’eau, l’exposition aux rayonnements, l’existence de gradients chimiques et énergétiques plus ou moins prononcés) obligent les micro-organismes à s’organiser dans l’espace (comme, par exemple,

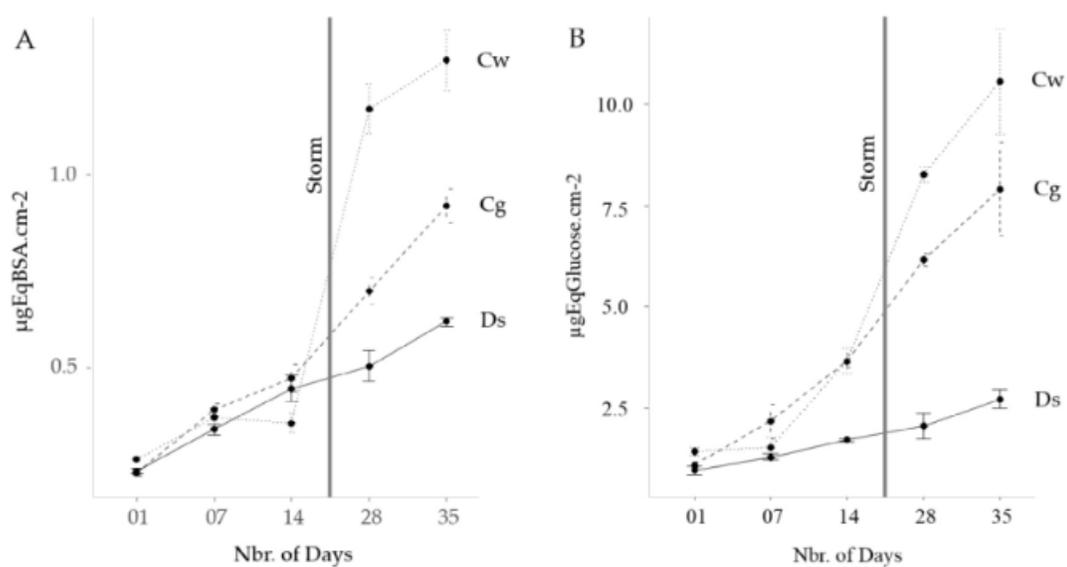


FIGURE 1.19 – Variation des concentrations en sucre (A : équivalent glucose) et en protéines (B : équivalent BSA) au cours du temps dans des biofilms se développant sur des substrats différents (ligne pointillée : béton gris Cg, ligne pleine : ciment Sorel de dolomite Ds, ligne pointillée : béton blanc Cw).

en feuillets dans certains tapis microbiens - laminated microbial mats), à s'exclure mutuellement (i.e. les croûtes de sol, les stromatolithes) ou au contraire à s'associer étroitement (i.e. les lichens). Le terme *stragulum* désigne un tapis, une couverture, une housse en latin et est dérivé de *strāgulus* et *sternō* qui signifie *que l'on étend*. Le terme semble parfaitement adapté pour désigner n'importe quelle communauté microbienne recouvrante et protectrice. Il apparaît en effet nécessaire de trouver un terme générique pour désigner ces assemblages car non seulement ils partagent des caractéristiques communes, comme cité précédemment, mais ils sont également extrêmement dynamiques et peuvent constamment évoluer d'un état à un autre au sein de cette classification au gré des fluctuations des paramètres environnementaux. Les tapis à bactéries pourpres sont un bon exemple de ce changement d'état.

En effet, lors d'épisodes de prolifération d'algues vertes [31], le sédiment devient progressivement anoxique au fur et à mesure du dépôt et de la dégradation des algues. Les gradients biogéochimiques sont peu à peu modifiés jusqu'à ce que le sulfure d'hydrogène devienne dominant en surface (voir fig.1.21). Des biofilms très fins et quasiment monospécifiques s'installent alors en surface composés de *Chromatiacés* de type *Thiohalocapsa*. Ces bactéries qui sont d'ordinaire présentes plus en profondeur dans le sédiment (à un endroit où la quantité de lumière et la concentration en H_2S sont en quantité suffisante)

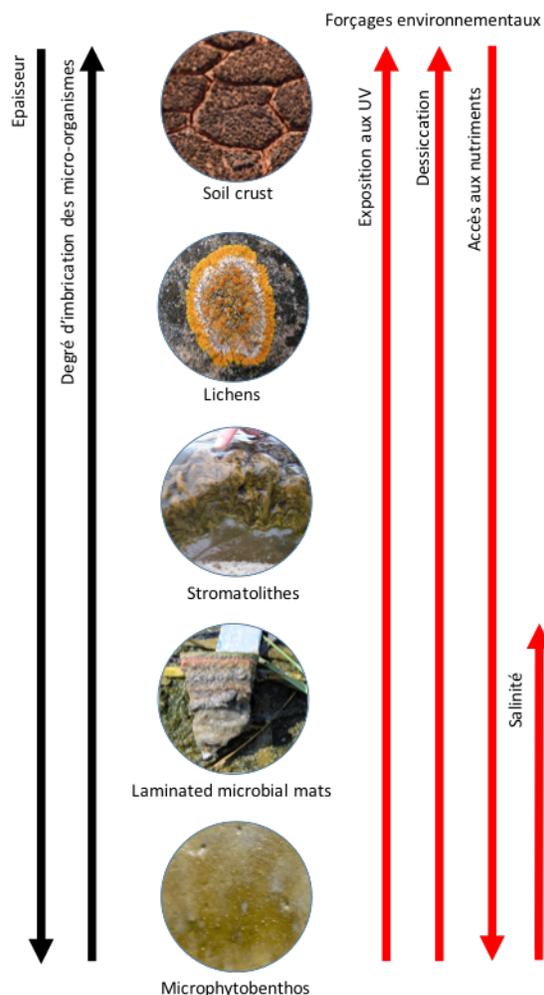


FIGURE 1.20 – Le stragulum microbien : schéma proposant une hiérarchisation conceptuelle des biofilms et tapis microbiens

peuvent alors proliférer massivement en surface. Après la dégradation complète des algues vertes, on observe généralement une disparition des biofilms à *Thiohalocapsa* et un retour progressif à des tapis microbiens classiques des zones intertidales sablo-vaseuses, dominés par des diatomées en surface.

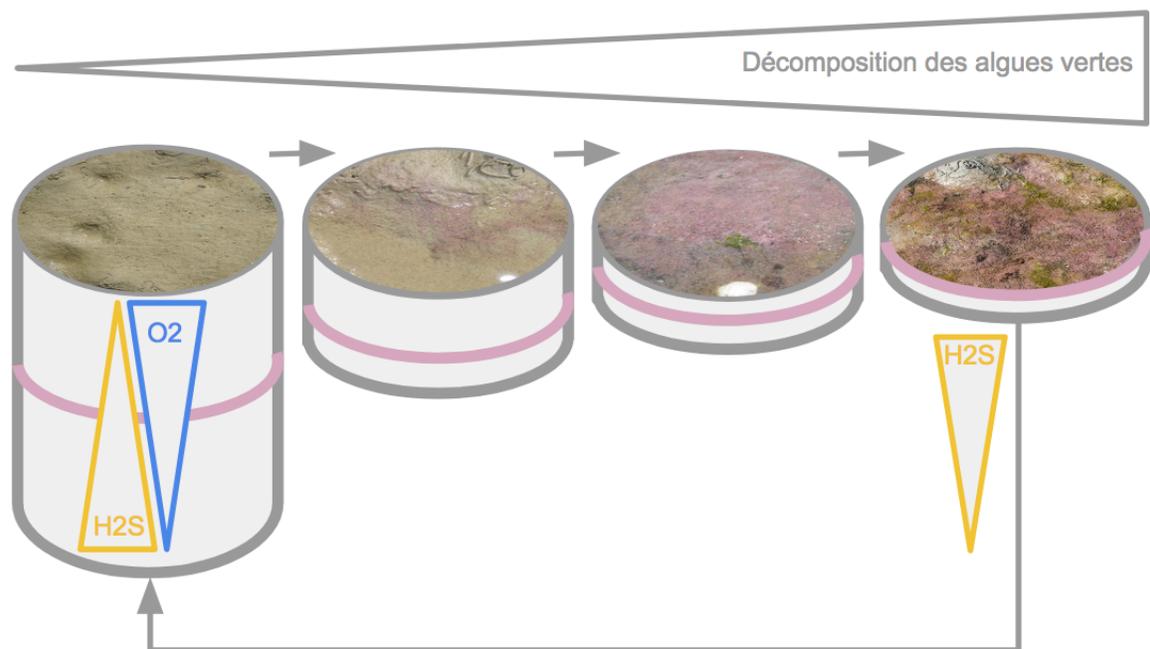


FIGURE 1.21 – Évolution saisonnière d’une communauté microbienne photosynthétique. La communauté passe d’un tapis microphytobenthique à un biofilm à bactéries pourpres anoxygéniques. De gauche à droite, les images représentent l’évolution de la surface du sédiment de l’hiver (à gauche) jusqu’à la fin de l’été (à droite). Le trait rose indique la position approximative des bactéries pourpres anoxygéniques dans la carotte de sédiment. La taille de la carotte est proportionnelle à l’épaisseur occupée par les organismes photosynthétiques

Bibliographie

- [1] P Stal Lucas J Caumette, editor. *Microbial Mats : Structure, Development and Environmental Significance*. Springer ; Softcover reprint of the original 1st ed. 1994 edition, 1994.
- [2] R A Herbert. Development of mass blooms of photosynthetic bacteria on sheltered beaches in Scapa Flow, Orkney Islands. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences*, 87(1-2) :15–25, 1 1985.
- [3] H van Gemerden, R de Wit, Caroline S Tughan, and R A Herbert. Development of mass blooms of *Thiocapsa roseopersicina* on sheltered beaches on the Orkney Islands. *FEMS Microbiology Letters*, 62(2) :111–118, 1989.
- [4] H van Gemerden, Caroline S Tughan, R de Wit, and R A Herbert. Laminated microbial ecosystems on sheltered beaches in Scapa Flow, Orkney Islands. *FEMS Microbiology Letters*, 62(2) :87–101, 1989.
- [5] Dirk de Beer and Michael Kühl. Interfacial microbial mats and biofilms. In B P Boudreau and B B Jørgensen, editors, *The benthic boundary layer*, chapter 15, pages 374–394. Oxford University Press, New York, 2001.
- [6] J W Costerton, Z Lewandowski, D De Beer, D Caldwell, D Korber, and G James. Biofilms, the Customized Microniche. *Journal of Bacteriology*, 176(8) :2137–2142, 1994.
- [7] Jonathan Franks and John F Stolz. Flat laminated microbial mat communities. *Earth-Science Reviews*, 96(3) :163–172, 10 2009.
- [8] Hans W Paerl and James L Pinckney. A mini-review of microbial consortia : their roles in aquatic production and biogeochemical cycling. *Microbial ecology*, 31(3) :225–247, 1996.
- [9] Hans van Gemerden. Microbial mats : A joint venture. *Marine Geology*, 113(1-2) :3–25, 1993.
- [10] P Cartaxana, M Ruivo, C Hubas, I Davidson, J Serôdio, and B Jesus. Physiological versus behavioral photoprotection in intertidal epipellic and epipsammic benthic diatom communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 405(1-2) :120–127, 2011.

- [11] W Admiraal. The ecology of estuarine sediment-inhabiting diatoms. *Progress in Phycological Research*, 3 :269–322, 1984.
- [12] M Consalvey, D M Paterson, and G J C Underwood. The ups and downs of life in a benthic biofilm : migration of benthic diatoms. *Diatom Research*, 19(2) :181–202, 2004.
- [13] J Serôdio, J Marques da Silva, and F Catarino. Nondestructive tracing of migratory rythms of intertidal benthic microalgae using in vivo chlorophyll a fluorescence. *Journal of Phycology*, 33 :542–553, 1997.
- [14] B Jesus, V Brotas, L Ribeiro, C R Mendes, P Cartaxana, and D M Paterson. Adaptations of microphytobenthos assemblages to sediment type and tidal position. *Continental Shelf Research*, 29(13) :1624–1634, 2009.
- [15] Jacco Kromkamp, Christiane Barranguet, and Jan Peene. Determination of microphytobenthos PSII quantum efficiency and photosynthetic activity by means of variable chlorophyll fluorescence. *Mar Ecol Prog Ser*, 162 :45–55, 1998.
- [16] R G Perkins, G J C Underwood, V Brotas, G C Snow, B Jesus, and L Ribeiro. Responses of microphytobenthos to light : primary production and carbohydrate allocation over an emersion period. *Marine Ecology Progress Series*, 223 :101–112, 11 2001.
- [17] João Serôdio, Helena Coelho, Sónia Vieira, and Sónia Cruz. Microphytobenthos vertical migratory photoresponse as characterised by light-response curves of surface biomass. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 68(3) :547–556, 2006.
- [18] Reimund Goss and Torsten Jakob. Regulation and function of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in algae. *Photosynthesis Research*, 106(1-2) :103–122, 11 2010.
- [19] Michel Loreau. Linking biodiversity and ecosystems : towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365 :49–60, 2010.
- [20] Cédric Hubas. *Rôle des microorganismes dans les flux de matière et d'énergie des sédiments meubles intertidaux*. PhD thesis, Univeristé du Littoral Côte d'Opale, 2006.
- [21] C Hubas and D Davoult. Does seasonal proliferation of *Enteromorpha* sp. affect the annual benthic metabolism of a small macrotidal estuary? (Roscoff Aber Bay, France). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 70(1-2) :287–296, 10 2006.
- [22] Cédric Hubas, Dominique Davoult, Thierry Cariou, and Luis Felipe Artigas. Factors controlling benthic metabolism during low tide along a granulometric gradient in an intertidal bay (Roscoff Aber Bay, France). *Marine Ecology Progress Series*, 316 :53–68, 2006.

- [23] C Hubas, D Lamy, L F Artigas, and D Davoult. Seasonal variability of intertidal bacterial metabolism and growth efficiency in an exposed sandy beach during low tide. *Marine Biology*, 151(1) :41–52, 9 2007.
- [24] C Hubas, Lf F Artigas, and D Davoult. Role of the bacterial community in the annual benthic metabolism of two contrasted temperate intertidal sites (Roscoff Aber Bay, France). *Marine Ecology Progress Series*, 344 :39–48, 2007.
- [25] A Migné, N Spilmont, G Boucher, L Denis, C Hubas, M.-A. Janquin, M Rauch, and D Davoult. Annual budget of benthic production in Mont Saint-Michel Bay considering cloudiness, microphytobenthos migration, and variability of respiration rates with tidal conditions. *Continental Shelf Research*, 29(19) :2280–2285, 10 2009.
- [26] D Davoult, A Migné, A Créach, F Gévaert, C Hubas, N Spilmont, and G Boucher. Spatio-temporal variability of intertidal benthic primary production and respiration in the western part of the Mont Saint-Michel Bay (Western English Channel, France). *Hydrobiologia*, 620(1) :163–172, 10 2009.
- [27] N Spilmont, L Denis, L F Artigas, F Caloin, L Courcot, A Créach, N Desroy, F Gévaert, P Hacquebart, C Hubas, M.-A. Janquin, Y Lemoine, C Luczak, A Migné, and D Davoult. Impact of the *Phaeocystis* glabrosa spring bloom on the intertidal benthic compartment in the eastern English Channel : A synthesis. *Marine Pollution Bulletin*, 58(1) :55–63, 1 2009.
- [28] A Migné, N Spilmont, and D Davoult. In situ measurements of benthic primary production during emersion : seasonal variations and annual production in the Bay of Somme (eastern English Channel, France). *Continental Shelf Research*, 24 :1437–1449, 2004.
- [29] Nicolas Spilmont, A. Migné, Laurent Seuront, and Dominique Davoult. In situ measurements of primary production of intertidal microphytobenthos displaying vertical migration and implication in annual budget calculations. *Marine Ecology Progress Series*, (33) :95–101, 2007.
- [30] Cédric Hubas, Bruno Jesus, Claire Passarelli, and Christian Jeanthon. Tools providing new insight into coastal anoxygenic purple bacterial mats : review and perspectives. *Research in microbiology*, 162(9) :858–868, 11 2011.
- [31] C Hubas, B Jesus, M Ruivo, T Meziane, N Thiney, D Davoult, N Spilmont, D M Paterson, and C Jeanthon. Proliferation of purple sulphur bacteria at the sediment surface affects intertidal mat diversity and functionality. *PLoS ONE*, 8(12), 2013.
- [32] Cédric Hubas, Dominique Boeuf, Bruno Jesus, Najet Thiney, Yann Bozec, and

- Christian Jeanthon. A nanoscale study of carbon and nitrogen fluxes in mats of purple sulfur bacteria : implications for carbon cycling at the surface of coastal sediments. *Frontiers in Microbiology*, 8 :1995, 2017.
- [33] Kimball T. Harper and James R. Marble. A role for nonvascular plants in management of arid and semiarid rangelands. In *Vegetation science applications for rangeland analysis and management*, pages 135–169. Springer Netherlands, Dordrecht, 1988.
- [34] Neil E. West. Structure and Function of Microphytic Soil Crusts in Wildland Ecosystems of Arid to Semi-arid Regions. *Advances in Ecological Research*, 20 :179–223, 1 1990.
- [35] R Cameron and GR Blank. *Desert algae : soil crusts and diaphanous substrata as algal habitats*. Jet Propulsion Laboratory California Institute of Technology, Pasadena, 1966.
- [36] E. I. FRIEDMANN and R. OCAMPO. Endolithic Blue-Green Algae in the Dry Valleys : Primary Producers in the Antarctic Desert Ecosystem. *Science*, 193(4259) :1247–1249, 9 1976.
- [37] Tom J Battin, William T Sloan, Staffan Kjelleberg, Holger Daims, Ian M Head, Tom P Curtis, and Leo Eberl. Microbial landscapes : new paths to biofilm research. *Nature reviews. Microbiology*, 5(1) :76–81, 2007.
- [38] C B Whitchurch, Tim Tolker-Nielsen, Paula C Ragas, and John S Mattick. Extracellular DNA Required for Bacterial Biofilm Formation. *Science*, 295(5559) :1487, 2002.
- [39] R S Wotton. The ubiquity and many roles of exopolymers (EPS) in aquatic systems. *Scientia Marina*, 68 :13–21, 2004.
- [40] A W Decho and D J W Moriarty. Bacterial exopolymer utilization by a harpacticoid copepod : a methodology and results. *Limnology and Oceanography*, 35(5) :1039–1049, 1990.
- [41] Graham J C Underwood and David M Paterson. The importance of extracellular carbohydrate production by marine epipelagic diatoms. volume 40 of *Advances in Botanical Research*, pages 183–240. Academic Press, 2003.
- [42] C Passarelli, F Olivier, D M Paterson, T Meziane, and C Hubas. Organisms as cooperative ecosystem engineers in intertidal flats. *Journal of Sea Research*, 92, 2014.
- [43] Anthony Chiovitti, Paul Molino, Simon a Crawford, Rongwei Teng, Timothy Spurck, and Richard Wetherbee. The glucans extracted with warm water from diatoms are mainly derived from intracellular chrysolaminaran and not extracellular polysac-

- charides. *European Journal of Phycology*, 39(2) :117–128, 2004.
- [44] Eri Takahashi, Jérôme Ledauphin, Didier Goux, and Francis Orvain. Optimising extraction of extracellular polymeric substances (EPS) from benthic diatoms : comparison of the efficiency of six EPS extraction methods. *Marine and Freshwater Research*, 60(12) :1201, 2009.
- [45] Graham J C Underwood, Matthew Boulcott, Christine A Raines, and Keith Waldron. Environmental effects on exopolymer production by marine benthic diatoms : dynamics, changes in composition, and pathways of production. *Journal of Phycology*, 40(2) :293–304, 2004.
- [46] Kyle D Hoagland, James R Rosowski, Michael R Gretz, and Stephen C Roemer. Diatom extracellular polymeric substances : function, fine structure, chemistry, and physiology. *Journal of Phycology*, 29(5) :537–566, 10 1993.
- [47] Joanne M Oakes, Bradley D Eyre, Jack J Middelburg, and Henricus T S Boschker. Composition, production, and loss of carbohydrates in subtropical shallow subtidal sandy sediments : Rapid processing and long-term retention revealed by ^{13}C -labeling. *Limnology and Oceanography*, 55(5) :2126–2138, 2010.
- [48] I S Taylor, D M Paterson, and A Mehlert. The quantitative variability and monosaccharide composition of sediment carbohydrates associated with intertidal diatom assemblages. *Biogeochemistry*, (45) :303–327, 1999.
- [49] C Passarelli, T Meziane, N Thiney, D Boeuf, B Jesus, M Ruivo, C Jeanthon, and C Hubas. Seasonal variations of the composition of microbial biofilms in sandy tidal flats : Focus of fatty acids, pigments and exopolymers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 153(0) :29–37, 2015.
- [50] A R M Hanlon, B Bellinger, K Haynes, G Xiao, T A Hofmann, M R Gretz, A S Ball, A M Osborn, and G J C Underwood. Dynamics of extracellular polymeric substance (EPS) production and loss in an estuarine, diatom-dominated, microalgal biofilm over a tidal emersion-immersion period. *Limnology and Oceanography*, 51(1) :79–93, 1 2006.
- [51] Jody F C De Brouwer and Lucas J Stal. Daily fluctuations of exopolymers in cultures of the benthic diatoms *Cylindrotheca closterium* and *Nitzschia* sp. (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 38(3) :464–472, 2002.
- [52] C Passarelli, F Olivier, D M Paterson, and Cédric Hubas. Impacts of biogenic structures on benthic assemblages : microbes, meiofauna, macrofauna and related ecosystem functions. *Marine Ecology Progress Series*, 465 :85–97, 9 2012.

- [53] Claire Passarelli. *Composition, rôles et devenir des exopolymères dans les biofilms des sédiments marins côtiers*. PhD thesis, Muséum National d'Histoire Naturelle, 2013.
- [54] A H Altieri, B R Silliman, and M D Bertness. Hierarchical organization via a facilitation cascade in intertidal cordgrass bed communities. *American Naturalist*, 169 :195–206, 2007.
- [55] M S Thomsen, T Wernberg, A Altieri, F Tuya, D Gulbransen, K J McGlathery, M Holmer, and Silliman BR. Habitat cascades : The conceptual context and global relevance of facilitation cascades via habitat formation and modification. *Integrative and Comparative Biology*, 50 :158–175, 2010.
- [56] J E Eckman, A R M Nowell, and P A Jumars. Sediment Destabilization by Animal Tubes. *Journal of Marine Research*, 39(2) :361–374, 1981.
- [57] Mark C. Emmerson, Martin Solan, Chas Emes, David M. Paterson, and Dave Raffaelli. Consistent patterns and the idiosyncratic effects of biodiversity in marine ecosystems. *Nature*, 411(6833) :73–77, 5 2001.
- [58] Katharyn E. Boyer and Peggy Fong. Co-occurrence of habitat-modifying invertebrates : effects on structural and functional properties of a created salt marsh. *Oecologia*, 143(4) :619–628, 5 2005.
- [59] Mark T. Bulling, Martin Solan, Kirstie E. Dyson, Gema Hernandez-Milian, Patricia Luque, Graham J. Pierce, Dave Raffaelli, David M. Paterson, and Piran C. L. White. Species Effects on Ecosystem Processes Are Modified by Faunal Responses to Habitat Composition.
- [60] Adriano Caliman, Luciana S. Carneiro, Reinaldo L. Bozelli, Vinicius F. Farjalla, and Francisco A. Esteves. Bioturbating space enhances the effects of non-additive interactions among benthic ecosystem engineers on cross-habitat nutrient regeneration. *Oikos*, 120(11) :1639–1648, 11 2011.
- [61] Katrin Berkenbusch and Ashley A. Rowden. An examination of the spatial and temporal generality of the influence of ecosystem engineers on the composition of associated assemblages. *Aquatic Ecology*, 41(1) :129–147, 1 2007.
- [62] Britas Klemens Eriksson, Joëlle Westra, Imke van Gerwen, Ellen Weerman, Els van der Zee, Tjisse van der Heide, Johan van de Koppel, Han Olf, Theunis Piersma, and Serena Donadi. Facilitation by ecosystem engineers enhances nutrient effects in an intertidal system. *Ecosphere*, 8(12) :e02051, 2017.
- [63] Sivan Elias and Ehud Banin. Multi-species biofilms : Living with friendly neighbors. *FEMS Microbiology Reviews*, 36(5) :990–1004, 2012.

- [64] A Buckling and M A Brockhurst. Kin selection and the evolution of virulence. *Heredity*, 100(5) :484–488, 2008.
- [65] H V Lubarsky, C Hubas, M Chocholek, F Larson, W Manz, D M Paterson, and S U Gerbersdorf. The Stabilisation Potential of Individual and Mixed Assemblages of Natural Bacteria and Microalgae. *PLoS ONE*, 5(11) :e13794, 1 2010.
- [66] C Hubas, C Sachidhanandam, H Rybarczyk, H Lubarsky, A Rigaux, T Moens, and D M Paterson. Bacterivorous nematodes stimulate microbial growth and exopolymer production in marine sediment microcosms. *Marine Ecology Progress Series*, 419 :85–94, 11 2010.
- [67] R T Paine. A Note on Trophic Complexity and Community Stability. *The American Naturalist*, 103(929) :91–93, 1969.
- [68] Boris Worm and J. Emmett Duffy. Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(12) :628–632, 2003.
- [69] A Camilli and Bonnie L Bassler. Bacterial Small-Molecule Signaling Pathways. *Science*, 311(5764) :1113–1116, 2006.
- [70] M B Miller and B L Bassler. Quorum sensing in bacteria. *Annual Review of Microbiology*, 55(55) :165–199, 10 2001.
- [71] Christopher M Waters and Bonnie L Bassler. Quorum sensing : cell-to-cell communication in bacteria. *Annual review of cell and developmental biology*, 21 :319–346, 1 2005.
- [72] Steven S Branda, Shild Vik, Lisa Friedman, and Roberto Kolter. Biofilms : the matrix revisited. *Trends in microbiology*, 13(1) :20–26, 1 2005.
- [73] Cristina Solano, Maite Echeverz, and Iñigo Lasa. Biofilm dispersion and quorum sensing. *Current Opinion in Microbiology*, 18(1) :96–104, 2014.
- [74] Laurent Keller and Michael G Surette. Communication in bacteria : an ecological and evolutionary perspective. *Nature Reviews Microbiology*, 4(4) :249–258, 2006.
- [75] Bonnie L Bassler and Richard Losick. Bacterially Speaking. *Cell*, 125(2) :237–246, 2006.
- [76] Amy L Schaefer, E P Greenberg, Colin M Oliver, Yasuhiro Oda, Jean J Huang, Gili Bittan-Banin, Caroline M Peres, Silke Schmidt, Katarina Juhaszova, Janice R Sufirin, and Caroline S Harwood. A new class of homoserine lactone quorum-sensing signals. *Nature*, 454(7204) :595–599, 2008.
- [77] Xin Chen, Stephan Schauder, Noelle Potier, Alain Van Dorselaer, István Pelczar, Bonnie L Bassler, and Frederick M Hughson. Structural identification of a bacterial quorum-sensing signal containing boron. *Nature*, 415(6871) :545–549, 1 2002.
- [78] E C Pesci, J B Milbank, J P Pearson, S McKnight, A S Kende, E P Greenberg,

- and B H Iglewski. Quinolone signaling in the cell-to-cell communication system of *Pseudomonas aeruginosa*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(20) :11229–11234, 9 1999.
- [79] H Onaka, N Ando, T Nihira, Y Yamada, T Beppu, and S Horinouchi. Cloning and characterization of the A-factor receptor gene from *Streptomyces griseus*. *Journal of bacteriology*, 177(21) :6083–6092, 11 1995.
- [80] Alan W Decho, Pieter T Visscher, John Ferry, Tomohiro Kawaguchi, Lijian He, Kristen M Przekop, R Sean Norman, and R Pamela Reid. Autoinducers extracted from microbial mats reveal a surprising diversity of N-acylhomoserine lactones (AHLs) and abundance changes that may relate to diel pH. *Environmental microbiology*, 11(2) :409–420, 2009.
- [81] Alan W Decho. Overview of biopolymer-induced mineralization : What goes on in biofilms? *Ecological Engineering*, 36(2) :137–144, 2010.
- [82] S U Gerbersdorf and S Wieprecht. Biostabilization of cohesive sediments : revisiting the role of abiotic conditions, physiology and diversity of microbes, polymeric secretion, and biofilm architecture. *Geobiology*, 13(1) :68–97, 1 2015.
- [83] Georg Pohnert and Wilhelm Boland. Biosynthesis of the algal pheromone hormosirenene by the fresh-water diatom *Gomphonema parvulum* (Bacillariophyceae). *Tetrahedron*, 52(30) :10073–10082, 1996.
- [84] Marc Hombeck and Wilhelm Boland. Biosynthesis of the algal pheromone fucoserratene by the freshwater diatom *Asterionella formosa* (Bacillariophyceae). *Tetrahedron*, 54(37) :11033–11042, 9 1998.
- [85] Jens B Derenbach and Danielle Pesando. Investigations into a small fraction of volatile hydrocarbons : III. Two diatom cultures produce ectocarpene, a pheromone of brown algae. *Marine Chemistry*, 19(4) :337–341, 9 1986.
- [86] Shinya Sato, Gordon Beakes, Masahiko Idei, Tamotsu Nagumo, David G Mann, and O R Anderson. Novel Sex Cells and Evidence for Sex Pheromones in Diatoms. *PLoS ONE*, 6(10) :e26923, 10 2011.
- [87] Sara Moeys, Johannes Frenkel, Christine Lembke, Jeroen T F Gillard, Valerie Devos, Koen Van den Berge, Barbara Bouillon, Marie J J Huysman, Sam De Decker, Julia Scharf, Atle Bones, Tore Brembu, Per Winge, Koen Sabbe, Marnik Vuylsteke, Lieven Clement, Lieven De Veylder, Georg Pohnert, and Wim Vyverman. A sex-inducing pheromone triggers cell cycle arrest and mate attraction in the diatom *Seminavis robusta*. *Scientific Reports*, 6(1) :19252, 2016.

- [88] Ibtissem Doghri, Johann Lavaud, Alain Dufour, Alexis Bazire, Isabelle Lanneluc, and Sophie Sablé. Cell-bound exopolysaccharides from an axenic culture of the intertidal mudflat *Navicula phyllepta* diatom affect biofilm formation by benthic bacteria. *Journal of Applied Phycology*, 29(1) :165–177, 2017.
- [89] Michail Syrpas, Ewout Ruysbergh, Lander Blommaert, Bart Vanelslander, Koen Sabbe, Wim Vyverman, Norbert De Kimpe, and Sven Mangelinckx. Haloperoxidase mediated quorum quenching by *Nitzschia cf pellucida* : study of the metabolization of N-acyl homoserine lactones by a benthic diatom. *Marine drugs*, 12(1) :352–367, 1 2014.
- [90] Andrew P Desbois and Valerie J Smith. Antibacterial free fatty acids : activities, mechanisms of action and biotechnological potential. *Applied microbiology and biotechnology*, 85(6) :1629–1642, 2010.
- [91] Friedrich Jüttner. Liberation of 5,8,11,14,17-eicosapentaenoic acid and other polyunsaturated fatty acids from lipids as a grazer defense reaction in epilithic diatom biofilms. *Journal of Phycology*, 37(5) :744–755, 10 2001.
- [92] Wayne Bell and Ralph Mitchell. Chemotactic and growth responses of marine bacteria to algal extracellular products. *The Biological Bulletin*, 143(2) :265–277, 10 1972.
- [93] Christian G Bruckner, Rahul Bahulkar, Monali Rahalkar, Bernhard Schink, and Peter G Kroth. Bacteria Associated with Benthic Diatoms from Lake Constance : Phylogeny and Influences on Diatom Growth and Secretion of Extracellular Polymeric Substances. *Appl. Environ. Microbiol.*, 74(24) :7740–7749, 2008.
- [94] Melanie Sapp, Anne S Schwaderer, Karen H Wiltshire, Hans-Georg Hoppe, Gunnar Gerdt, and Antje Wichels. Species-Specific Bacterial Communities in the Phycosphere of Microalgae? *Microbial Ecology*, 53(4) :683–699, 2007.
- [95] Jean Luc Rolland, Didier Stien, Sophie Sanchez-Ferandin, and Raphaël Lami. Quorum Sensing and Quorum Quenching in the Phycosphere of Phytoplankton : a Case of Chemical Interactions in Ecology. *Journal of Chemical Ecology*, 42(12) :1201–1211, 2016.
- [96] Mark Pasmore and J William Costerton. Biofilms, bacterial signaling, and their ties to marine biology. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, 30(7) :407–413, 2003.
- [97] Hans-curt Flemming, Jost Wingender, Ulrich Szewzyk, Peter Steinberg, Scott A Rice, and Staffan Kjelleberg. Biofilms : an

- emergent form of bacterial life. *Nature Reviews Microbiology*, 14(9) :563–575, 2016.
- [98] Shady a Amin, Micaela S Parker, and E Virginia Armbrust. Interactions between diatoms and bacteria. *Microbiology and molecular biology reviews : MMBR*, 76(3) :667–684, 9 2012.
- [99] Gou Furusawa, Takeshi Yoshikawa, Akihiro Yasuda, and Taizo Sakata. Algicidal activity and gliding motility of *Saprospira* sp. SS98-5. *Canadian Journal of Microbiology*, 49(2) :92–100, 2003.
- [100] Alan W Decho, R Sean Norman, and Pieter T Visscher. Quorum sensing in natural environments : emerging views from microbial mats. *Trends in microbiology*, 18(2) :73–80, 2010.
- [101] Katrin Leinweber and Peter G Kroth. Capsules of the diatom *Achnanthes minutissimum* arise from fibrillar precursors and foster attachment of bacteria. *PeerJ*, 3 :e858, 1 2015.
- [102] Helen V Lubarsky, Sabine U Gerbersdorf, Cédric Hubas, Sebastian Behrens, Francesco Ricciardi, and David M Paterson. Impairment of the bacterial biofilm stability by triclosan. *PloS one*, 7(4) :e31183, 1 2012.
- [103] Fredrik Larson, Helen Lubarsky, Sabine U Gerbersdorf, and David M Paterson. Surface adhesion measurements in aquatic biofilms using magnetic particle induction : MagPI. *Limnology and Oceanography : Methods*, 7 :490–497, 2009.
- [104] E. Riera, D. Lamy, C. Goulard, P. Francour, and C. Hubas. Biofilm monitoring as a tool to assess the efficiency of artificial reefs as substrates : Toward 3D printed reefs. *Ecological Engineering*, 120, 2018.
- [105] Hans van Gemerden. Microbial mats : A joint venture. *Marine Geology*, 113(1-2) :3–25, 7 1993.
- [106] Nicole a. Dijkman, Henricus T S Boscher, Lucas J Stal, and Jacco C Kromkamp. Composition and heterogeneity of the microbial community in a coastal microbial mat as revealed by the analysis of pigments and phospholipid-derived fatty acids. *Journal of Sea Research*, 63(1) :62–70, 1 2010.
- [107] Sharon A. Cantrell, Lilliam Casillas-Martínez, and Marirosa Molina. Characterization of fungi from hypersaline environments of solar salterns using morphological and molecular techniques. *Mycological Research*, 110(8) :962–970, 8 2006.
- [108] Pål Axel Olsson and Anders Johansen. Lipid and fatty acid composition of hyphae and spores of arbuscular mycorrhizal fungi at different growth stages. *Mycological Research*, 104(4) :429–434, 4 2000.
- [109] Jarunan Pratoomyot, Piyawan Srivilas, and Thidarat Noiraksar. Fatty acids composition of 10 microalgal species. *Songkla-*

- nakarin J. Sci. Technol.*, 27(6) :1179–1187, 2005.
- [110] Toshi Kaneda. Iso- and anteiso-fatty acids in bacteria : biosynthesis, function, and taxonomic significance. *Microbiological reviews*, 55(2) :288–302, 1991.
- [111] Paulina Kuczynska, Malgorzata Jemiola-Rzeminska, and Kazimierz Strzalka. Photosynthetic Pigments in Diatoms. *Marine Drugs*, 13(9) :5847–5881, 9 2015.
- [112] F.C. Pennington, F.T. Haxo, G. Borch, and S. Liaaen-Jensen. Carotenoids of cryptophyceae. *Biochemical Systematics and Ecology*, 13(3) :215–219, 1 1985.
- [113] V Brotas and M R Plante-Cuny. Identification and quantification of chlorophyll and carotenoid pigments in marine sediments. A protocol for HPLC analysis. *Oceanologica acta*, 19(6) :623–634, 1996.
- [114] D. Viličić, S. Terzić, M. Ahel, Z. Burić, N. Jasprica, M. Carić, K. Caput Mihalić, and G. Olujić. Phytoplankton abundance and pigment biomarkers in the oligotrophic, eastern Adriatic estuary. *Environmental Monitoring and Assessment*, 142(1-3) :199–218, 7 2008.
- [115] Per Foss, Robert R.L. Guillard, and Synnøve Liaaen-Jensen. Prasinoxanthin—a chemosystematic marker for algae. *Phytochemistry*, 23(8) :1629–1633, 1 1984.
- [116] a Gloe, N Pfennig, H Brockmann, and W Trowitzsch. A new bacteriochlorophyll from brown-colored Chlorobiaceae. *Archives of microbiology*, 102(2) :103–109, 1 1975.
- [117] Carles M Borrego, Juan B Arellano, Carles A Abella, Tomas Gillbro, and Jesús Garcia-Gil. The molar extinction coefficient of bacteriochlorophyll e and the pigment stoichiometry in Chlorobium phaeobacteroides. *Photosynthesis Research*, 60 :257–264, 1999.
- [118] A W Decho. Microbial biofilms in intertidal systems : an overview. *Continental Shelf Research*, 20 :1257–1273, 2000.
- [119] Hugh L. MacIntyre, Richard J. Geider, and Douglas C. Miller. Microphytobenthos : The Ecological Role of the ‘Secret Garden’ of Unvegetated, Shallow-Water Marine Habitats. I. Distribution, Abundance and Primary Production. *Estuaries*, 19(2) :186, 6 1996.
- [120] A Agasse, C Boyen, P Durand, and M Chaussade. Polysaccharides marins pour les santes vegetale, animale et humaine. In *Proceedings du colloque Polymérix, 28-29 mai*, 2015.
- [121] Harin Kanani, Panagiotis K Chrysanthopoulos, and Maria I Klapa. Standardizing GC–MS metabolomics. *Journal of Chromatography B*, 871(2) :191–201, 2008.
- [122] Martina Strittmatter, Laura J. Grenville-Briggs, Lisa Breithut, Pieter Van West, Claire M. M. Gachon, and Frithjof C. Küp-

- per. Infection of the brown alga *Ectocarpus siliculosus* by the oomycete *Eurychasma dicksonii* induces oxidative stress and halogen metabolism. *Plant, Cell & Environment*, 39(2) :259–271, 2 2016.
- [123] Soizic Prado, Martina Strittmatter, J Dupont, Cédric Hubas, Marine Vallet, Pedro Murua, Sandrine Lacoste, Gang Hoon Kim, and Claire Gachon. Chemically-mediated interactions between macroalgae, their fungal endophytes, and protistan pathogens. *Frontiers in Microbiology*, submitted, 2018.
- [124] Katharina Händeler, Yvonne P Grzybowski, Patrick J Krug, and Heike Wägele. Functional chloroplasts in metazoan cells - a unique evolutionary strategy in animal life. *Frontiers in zoology*, 6 :28, 12 2009.
- [125] Mary E Rumpho, Jared M Worful, Jungho Lee, Krishna Kannan, Mary S Tyler, Debashish Bhattacharya, Ahmed Moustafa, and James R Manhart. Horizontal gene transfer of the algal nuclear gene *psbO* to the photosynthetic sea slug *Elysia chlorotica*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(46) :17867, 11 2008.
- [126] P Watnick and R Kolter. Biofilm, city of microbes. *Journal of bacteriology*, 182(10) :2675–9, 5 2000.
- [127] Sarah J. Edwards and Birthe V. Kjellerup. Applications of biofilms in bioremediation and biotransformation of persistent organic pollutants, pharmaceuticals/personal care products, and heavy metals. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 97(23) :9909–9921, 12 2013.
- [128] Gail M Teitzel and Matthew R Parsek. Heavy metal resistance of biofilm and planktonic *Pseudomonas aeruginosa*. *Applied and environmental microbiology*, 69(4) :2313–20, 4 2003.
- [129] Oluwadara Oluwaseun Alegbeleye, Beatrice Oluwatoyin Opeolu, and Vanessa Angela Jackson. Polycyclic Aromatic Hydrocarbons : A Critical Review of Environmental Occurrence and Bioremediation. *Environmental Management*, 60(4) :758–783, 10 2017.
- [130] Robert Duran and Cristiana Cravo-Laureau. Role of environmental factors and microorganisms in determining the fate of polycyclic aromatic hydrocarbons in the marine environment. *FEMS microbiology reviews*, 40(6) :814–830, 2016.
- [131] Marc W. Cadotte and Caroline M. Tucker. Should Environmental Filtering be Abandoned? *Trends in Ecology & Evolution*, 32(6) :429–437, 6 2017.
- [132] Nathan J. B. Kraft, Peter B. Adler, Oscar Godoy, Emily C. James, Steve Fuller, and Jonathan M. Levine. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29(5) :592–599, 5 2015.

- [133] BE Beisner, DT Haydon, and K. Cuddington. Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(7) :376–382, 9 2003.

2

Perspectives de recherche

Depuis mon recrutement en 2008, j'ai eu à cœur de développer mes recherches sur les biofilms et tapis microbiens en partenariat avec mes collègues du MNHN et d'autres universités. Cette période fut riche en événements sur le plan scientifique.

Après avoir co-encadré une thèse sur les biofilms intertidaux (Claire Passarelli) qui a été soutenue avec brio en 2013, j'ai pu développer d'autres aspects de l'écologie des biofilms via l'obtention de divers financements.

J'ai, dans un premier temps, tourné mes efforts vers le développement de travaux pluridisciplinaires en m'associant avec des collègues chimistes (Soizic Prado) et physiciens (Nelly Henry, Philippe Thomen). J'ai ainsi découvert de nouvelles approches méthodologiques et/ou conceptuelles en étudiant, par exemple, les interactions entre les laminaires et leurs champignons endophytes (Projet EC2CO ISLAY 2013-2015, projet PEPS-Exomod ENDOKELP, 2016-2017) ou

encore l'apport de la micro- et mili-fluidique pour étudier l'effet de la dynamique des fluides sur les communautés microbiennes (Projet Emergence@SU, MicroBE, 2015).

Dans un deuxième temps, j'ai mis à profit les bons résultats de la thèse de Claire Passarelli pour continuer à travailler sur les biofilms et tapis microbiens des sédiments intertidaux. J'ai ainsi pu être invité à participer à un projet géré par mes collègues de l'Ifremer Brest (Fondation Total, TRECH, 2016-2019) visant à révéler les effets de l'espèce invasive et ingénieuse *Crepidula fornicata* sur les biofilms des sédiments marins. J'ai également continué mes recherches en milieu intertidal via un projet européen visant à déterminer les relations entre diversité en fonctionnement des écosystèmes et les impacts sur les services écosystémiques (Biodiversa, BIO-TIDE, 2017-2020). A ce projet, s'ajoute un autre, financé par la région Bretagne (SAD Volet2, META-TIDE, 2018-2018) qui visera à dé-

velopper une approche de métabolomique sur les biofilms intertidaux par GC-MS et LC-MS.

Ce dernier projet tentera de faire le pont entre mes compétences "historiques" et celles que j'ai pu acquérir via mes collaborations avec mes collègues chimistes.

2.1 La chimie analytique au service de l'écologie microbienne

2.1.1 A la recherche de bons marqueurs biologiques

Comme précisé plus haut, depuis 2008, ma vision des biofilms aquatiques a changé sensiblement. J'ai en effet réalisé qu'il était nécessaire de s'intéresser à tous les composants des biofilms, pour bien comprendre la structure, la diversité et le fonctionnement de ceux-ci. J'ai donc été amené naturellement à intégrer des informations à la fois sur la diversité des micro-organismes qui s'y développent mais également sur leurs sécrétions.

Les métabolites primaires sont des molécules directement impliquées dans la croissance, le développement et la reproduction d'un organisme ou d'une cellule. Ces composés ont généralement une fonction physiologique intrinsèque nécessaire au bon fonctionnement des cellules et sont donc partagés par de nombreux organismes phylogénétiquement éloignés. Ce constat pose donc nécessairement la question de leur utilité comme marqueurs taxonomiques et donc, à fortiori, de leur

pertinence pour mettre en évidence des changements au sein des communautés microbiennes. Cette question m'a beaucoup préoccupé ces dernières années car l'expérience montre que certains métabolites primaires se révèlent étrangement efficaces [106] pour détecter des évolutions des communautés qui pourraient être (ou sont) par ailleurs mises en évidence via des marqueurs moléculaires (séquençage, ...)

En effet, les acides gras sont couramment utilisés comme indicateurs de micro-organismes dans les systèmes aquatiques. Ils sont traditionnellement extraits de molécules lipidiques plus complexes (triglycérides, phospholipides, ...) par saponification puis purifiés et quantifiés par chromatographie (GC). Par exemple, certains polyinsaturés tels que l'acide linoléique (18:2*w*6) et l'acide oléique (18:1*w*9) sont utilisés pour identifier la présence de champignons dans certains écosystèmes [107]. D'autres acides gras tel que le polyinsaturé 16:1*w*5 sont particulièrement abondants dans les champignons myco-hiziens arbusculaires et sont traditionnellement utilisés comme des biomarqueurs dans les sols [108]. Dans les sédiments marins, les acides gras 20:5*w*3 et 16:1*w*7 sont généralement indicateurs de la présence de microalgues telles que les diatomées [109] et les acides gras ramifiés (AG iso et anteiso) sont traditionnellement utilisés comme marqueurs de bactéries hétérotrophes [110]. Cependant, ces composés sont rarement spécifiques d'un seul type de micro-organismes et leur interprétation comme marqueurs biologiques dans des

systèmes naturels se révèle souvent hasardeuse et doit nécessairement s'appuyer sur d'autres paramètres. En effet, les micro-organismes présentent des différences structurales (phospholipides, lipides, pigments photosynthétiques, glucides) et sécrètent abondamment des polymères extracellulaires (glucides et protéines) qui varient d'un type de micro-organisme à un autre.

Les pigments lipophiles sont depuis longtemps utilisés comme marqueurs chemotaxonomiques de certains micro-organismes photosynthétiques (notamment dans les écosystèmes pélagiques). Ces pigments sont traditionnellement identifiés et quantifiés par chromatographie en phase liquide (HPLC). Par exemple, la présence de fucoxanthine est souvent interprétée comme indicateur de diatomées dans certains environnements [106, 111], l'alloxanthine est couramment utilisée comme bio-indicateur de cryptophytes [112, 113, 114], la prasinoxanthine comme marqueur de prasinophytes [115] ou encore la bactériochlorophylle comme marqueur de bactéries anoxygéniques [116, 117]. Cependant, comme pour les acides gras, ces composés ne sont pas tous spécifiques d'un seul groupe taxonomique et ils n'apportent de renseignements que sur les organismes photosynthétiques des biofilms.

Les polymères extracellulaires (sécrétés par les micro-organismes à l'extérieur de la cellule) sont structurellement très variés et ont des activités très différentes. Ceux-ci sont principalement composés de glucides et protéines dans les biofilms et ont un rôle de protection contre

les changements environnementaux (e.g. rayonnement UV, température, acidification etc ...), de locomotion, ils aident à la fixation sur les surfaces et de communication entre les cellules (e.g. molécules du quorum sensing telles que homosérine lactone). Les monosaccharides sont à la base du glycome et correspondent à des monomères de glucides pouvant être liés entre eux (oligosides et polysides), à des protéines (glycoprotéines) ou à des lipides (glycolipides). Ils sont obtenus par hydrolyse à partir des molécules plus complexes citées ci-dessus et identifiés et quantifiés par GC ou HPLC [48]. Ces composés ne sont vraisemblablement pas indicateurs de groupes taxonomiques microbiens (quoique leur potentiel dans ce domaine reste à découvrir) mais leurs variations reflètent des différences de sécrétions et sont donc indicateurs de la structure du biofilm. Par exemple, le myo-inositol et son dérivé le scyllo-inositol sont nécessaires à la croissance de nombreux eukaryotes et représentent des facteurs de croissance pour divers organismes. Les acides uroniques (ac. Glucuronique ou ac. Galacturonique) comportent des groupes acides (par oxydation d'un groupe alcool) qui favorisent la fixation des cellules. Les déoxyoses sont impliqués dans la biostabilisation du biofilm par leur caractère hydrophobe [40, 118].

2.1.2 Les métabolites primaires et secondaires

En s'intéressant à divers métabolites primaires (monosaccharides, acides gras, pigments, acides aminés, polysaccharides), apportant chacun des informations complémentaires, on constate qu'il est possible de décrire relativement finement une communauté microbienne, son fonctionnement et son évolution.

Ces métabolites sont identifiés et quantifiés sur divers biofilms afin de définir des combinaisons de marqueurs permettant de déterminer de potentielles différences entre sites, habitats, traitements expérimentaux. Cette approche de fingerprinting chimique est rendue possible grâce à des outils d'exploration de données et de statistique décisionnelle (e.g. analyse factorielle multiple, fig. 1.17 et fig. 2.1). Mon projet sera donc de continuer à définir des empreintes chimiques des biofilms à partir de marqueurs uniques ou des combinaisons de marqueurs chimiques comparables aux empreintes génétiques couramment obtenues par diverses techniques. Mon but sera également de développer de nouveaux marqueurs et de coupler les données obtenues afin d'obtenir des informations sur la taxonomie, la qualité trophique, le fonctionnement et la structure chimique des biofilms.

Le but final de cette approche est de permettre d'aborder les biofilms comme des paysages singuliers et de tester et d'élaborer des concepts écologiques sur ces communautés à l'aide d'outils

d'écologie numérique. A plus long terme, cette approche devrait logiquement aboutir vers un couplage de données de métagénomique et de métabolomique afin de comprendre la structure et la fonctionnalité des assemblages microbiens, les modes de dispersion des micro-organismes et les flux de gènes et de matières entre assemblages microbiens. Parmi les marqueurs d'intérêt, divers métabolites primaires et secondaires seront étudiés tels que les acides gras, les pigments photosynthétiques, les mono et polysaccharides, les acides aminés, les molécules de défense et communication, les composés organiques volatiles . . .

Comme le montre la figure 1.17, cette approche est particulièrement prometteuse dans le cadre des recherches en écotoxicologie. La caractérisation fine de la matière organique du biofilm permet de définir des bioindicateur de pollution.

Dans les axes précédents, l'accent a été mis principalement sur les métabolites primaires (monosaccharides, acides gras et pigments). Ceux-ci sont directement impliqués dans la croissance, le développement et la reproduction des cellules et ont une fonction physiologique importante. Cependant, comme précisé plus haut, il apparaît que la plupart de ces composés sont présents dans des organismes taxonomiquement éloignés. A l'inverse, les métabolites secondaires ne sont pas directement impliqués dans ces processus physiologiques fondamentaux et sont bien souvent présents dans des ensembles taxonomiques restreints. Il apparaît donc important de développer également des recherches sur ces com-

environnementaux (dessiccation, rayonnements UV, température, ...). Ils assurent un certain nombre de services écosystémiques car ils offrent un habitat favorable pour la fixation de larves d'invertébrés dont les espèces à intérêt commercial (huîtres, Saint Jacques). En outre, comme mis en évidence dans le rapport AllEnvi du CNRS sur les polysaccharides marins [120], ils constituent potentiellement une réserve importante d'éco-produits et de matériaux bio-sourcés (alginates, biocarburants, composés pour la nutrition animale et la santé humaine).

Mon projet sera donc de caractériser le plus finement possible ces composés dans les buts 1/ d'évaluer leur diversité dans des sédiments marins contrastés (sables, vases), 2/ de déterminer leur potentiel dans le maintien des grandes fonctions écosystémiques face aux changements globaux (i.e. eutrophisation, acidification, ...) et 3/ d'identifier des composés d'intérêt (bioprospection) pour la valorisation comme ressources biologiques marines.

Afin de satisfaire cet objectif, nous utiliserons les outils de chimie analytique les plus perfectionnés afin de caractériser le métabolome des biofilms des vasières intertidales. La spectrométrie de masse couplée à la chromatographie liquide (LC-MS et LC-MS/MS) nous permettra de déterminer la diversité des métabolites des biofilms. Nous développerons également dans le cadre de ce projet une approche innovante de métabolomique [121] par chromatographie gazeuse (GC-MS).

2.2 Interactions dans les écosystèmes microbiens

Comme nous avons pu le voir dans la section 1.4, il est urgent de mettre en place des recherches sur les notions d'interactions dans les assemblages microbiens et de définir le rôle des EPS dans ces interactions. Le chantier est vaste et le plus dur est peut être de savoir par où commencer. En comprenant mieux les mécanismes moléculaires impliqués dans la mise en place des phénomènes de symbiose, de kleptoplastie et d'endophytisme mon but est de mieux appréhender en retour les interactions et les mécanismes à l'origine de l'imbrication des différents microorganismes dans les biofilms et tapis au sein du *stragulum microbien*. Deux projets portés par des collègues du Muséum National d'Histoire Naturelle (Soizic Prado), de l'université de Nantes (Bruno Jesus), et d'Aveiro (Sonia Cruz et Ricardo) soutiennent actuellement cet axe de recherche. De plus, il paraît également nécessaire de s'intéresser aux interactions entre les microorganismes et leur substrats afin de mieux comprendre le déterminisme de la fixation et du développement des biofilms.

2.2.1 Interactions chimiques au sein d'un holobionte

Je travaille en association avec Soizic Prado (MNHN) depuis plusieurs années sur cette thématique qui vise à identifier et cartographier

les interactions chimiques entre l'algue brune *Saccharina latissima* et son microbiote associé au moyen d'approches pluridisciplinaires et intégratives. En effet, la structure et les fonctions du microbiome associé aux macro-algues marines est une thématique de recherche émergente. Les macro-algues vivent en association avec des microorganismes, bactéries ou eucaryotes, épi-phytes ou endophytes, qui peuvent entretenir des relations variées allant de la symbiose au parasitisme et qui sont souvent médiées par la production de composés chimiques [122].

Par le passé, nous avons beaucoup travaillé sur les mécanismes de défense des champignons endophytes associés aux algues brunes *Pelvetia canaliculata*, *S. latissima* et *Laminaria digitata*; Soizic apportant son expertise dans l'identification et la quantification des métabolites secondaires, j'ai pu proposer mon aide dans le traitement et l'analyse des données de métabolomique [123].

Le résultat majeur concerne les champignons filamenteux qui colonisent les tissus internes des macroalgues. Leurs rôles écologiques restent largement sous-explorés et nous avons décidé de tester si les métabolites produits par les endophytes fongiques représentaient une quelconque protection pour leur hôte contre un large spectre phylogénétique d'agents pathogènes; leur conférant ainsi un avantage sélectif. Les métabolites fongiques ont été testés pour leur capacité à réduire l'infection par des agents pathogènes. Les composés qui se sont révélés les plus efficaces contre

les oomycètes *Eurychasma dicksonii* et *Anisoldium ectocarpii* et le parasite *Maullinia ectocarpii* ont été caractérisés chimiquement. Plusieurs pyrénocines isolées de l'endophyte *Phaeosphaeria sp* ont efficacement inhibé l'infection par les agents pathogènes mentionnés ci-dessus. Il est intéressant de noter qu'ils ont également inhibé l'infection de l'algue rouge *Pyropia yezoensis* contre ses deux pathogènes oomycètes les plus dévastateurs, *Olpidiopsis pyropiae* et *Pythium porphyrae*. Nous démontrons ainsi que les endophytes fongiques associés aux algues brunes produisent des métabolites bio-actifs susceptibles de conférer à leur hôte une protection contre les infections par des agents pathogènes. Ces résultats, en cours de publication [123], mettent en évidence le potentiel des métabolites secondaires à moduler les interactions microbiennes et à augmenter la valeur adaptative de l'algue hôte.

De telles interactions existent probablement dans les biofilms et tapis microbiens. Au sein du *stragulum microbien*, certains biofilms tels que les lichens peuvent être clairement considérés comme des holobiontes car ils forment une entité écologique multipartite (champignons, eucaryotes unicellulaires, procaryotes, ...). Pour d'autres, tels que les tapis microbiens des vasières intertidales ou les biofilms qui se développent spontanément sur tous types de surfaces, les choses sont moins claires car les différents acteurs qui composent ces assemblages présentent des degrés d'imbrication moins élevés. Cependant, nous avons bien vu que les EPS confèrent une cer-

taine structure à ces différentes communautés et que le haut degré de coopération entre les différents membres a été démontré à de nombreuses reprises. Dès lors, le concept d'holobionte peut également s'appliquer aux autres assemblage du *stragulum microbien* à partir du moment où le consortium tout entier peut être défini comme une entité écologique.

2.2.2 Kléptoplastie

Certaines associations échappent au concept de symbiose et d'holobionte. C'est le cas, par exemple, des interactions facilitatrices décrites dans la partie 1.3.2 ou de la coopération entre des espèces ingénieuses d'une même communauté.

Chez certaines limaces de mer Sacoglosses (Gastéropodes, Opisthobranches), la rétention de chloroplastes fonctionnels dérivés de l'alimentation est un phénomène connu (nommé kléptoplastie) qui suscite depuis longtemps l'intérêt, compte tenu de ses implications pour la compréhension de l'endosymbiose. Certaines espèces se nourrissent, en effet, d'algues et séquestrent leurs chloroplastes. Ceux-ci peuvent être maintenus photosynthétiquement actifs dans les diverticules de leur cellules digestives (kleptoplastes) pour des périodes de temps variables [124]. Il a été suggéré que la photosynthèse dans le kléptoplaste constitue une source nutritionnelle dans les périodes de famine. Cependant, cette association unique au sein des métazoaires est loin d'être totalement comprise. Des recherches ré-

centes soulignent l'absence de preuves du transfert de métabolites de la photosynthèse entre le kléptoplaste et l'hôte animal. Il a, en outre, été montré que la photosynthèse n'est pas nécessairement essentielle à la survie des animaux en l'absence de nourriture. Une hypothèse alternative suggère que les kléptoplastes agissent uniquement comme des réserves de carbone.

La photosynthèse dans les kléptoplastes peut être maintenue pendant plusieurs mois après la séparation de cet organite de l'algue mère, bien que de nombreux composants fonctionnels soient rapidement dégradés. Il a donc été suggéré que les gènes nucléaires des algues ont été transférés à l'animal au cours de l'évolution [125], mais cette hypothèse est plutôt controversée. Des hypothèses alternatives soutiennent la robustesse du chloroplaste comme explication principale. La rétention des kléptoplastes fonctionnels résulterait d'une combinaison de plusieurs mécanismes physiques et moléculaires qui restent encore à décrire.

Notre objectif est donc de mieux comprendre le rôle des kléptoplastes dans le métabolisme animal et de déterminer les mécanismes responsables de la survie des kléptoplastes dans les cellules animales. Nous aborderons les questions relatives au devenir du carbone fixé via la photosynthèse dans les cellules animales et aux mécanismes de photoprotection.

2.2.3 Lien entre micro-topographie des matériaux et biofilms marins

En milieu marin, la colonisation des surfaces (coque des bateaux, roches, ...) commence par celle du biofilm, avec l'établissement de colonies pionnières de microorganismes. Ceux-ci secrètent alors une matrice d'EPS [126] sur laquelle vont ultérieurement s'installer des macroorganismes (ou biofouling). Cependant, les facteurs qui influencent la fixation des microorganismes sur des surfaces (les faisant passer d'une vie planctonique à une vie benthique) sont très mal connus [6]. Les principales hypothèses placent les structures chimiques des surfaces et leur micro-topographie comme des facteurs essentiels mais il n'est pas encore certain que la fixation des microorganismes et surtout leur développement sont déterminés par ces facteurs ou bien par des mécanismes purement stochastiques.

Mon objectif est donc de déterminer et comparer la diversité des communautés du biofilm et d'apprécier la qualité de la matrice EPS pour différents sites, différents temps de maturation et différents matériaux. Un projet préliminaire réalisé dans le cadre de l'appel d'offre ATM 2018 (projet LiMiT) nous permet de appréhender un peu mieux les interactions complexes qui se mettent en place entre les microorganismes et leur substrat.

Nous avons testé la fixation et l'adhésion de biofilms marins sur des substrats présentant des niveaux de rugosité différents (béton, roche na-

turelle, ciment Sorel de dolomite). Nous souhaitons particulièrement, dans le cadre de ce projet, mettre l'accent sur le lien entre microtopographie des surfaces et diversité des assemblages microbiens. Pour cela, nous avons utilisé 3 techniques d'imagerie, à très fine échelle empruntées aux sciences des matériaux, à la microbiologie et à la télédétection.

Nous avons tout d'abord scanné en 3D les divers substrats (voir fig. 2.2) que nous avons ensuite immergés en mer. Après une phase de colonisation des substrats par le biofilm, nous avons réalisé des mesures d'abondance et d'activité des microorganismes par des techniques de télédétection (imagerie hyperspectrale, imagerie PAM). L'imagerie hyperspectrale permet de collecter et traiter des informations provenant du spectre électromagnétique. Alors que l'œil humain voit la couleur de la lumière visible dans la plupart des trois bandes (rouge, vert et bleu), l'imagerie spectrale divise le spectre en beaucoup plus de bandes. En imagerie hyper-spectrale, les spectres enregistrés ont une résolution de longueur d'onde fine et couvrent une large gamme de longueurs d'onde mesurant des bandes spectrales contiguës (par opposition à l'imagerie multispectrale qui mesure des bandes spectrales espacées). Ces propriétés nous ont permis de mettre en évidence la micro-répartition spatiale des microorganismes (diatomées, cyanobactéries, chlorophycées) de manière non intrusive et de corréler cette répartition à la microtopographie du substrat (voir figure 2.3). L'imagerie PAM a per-

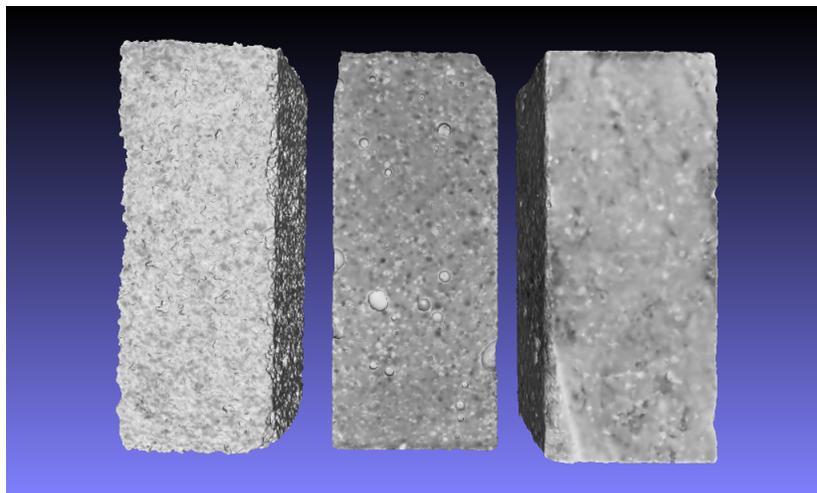


FIGURE 2.2 – Substrats utilisés dans l’expérience : ciment Sorel de dolomite, béton et roche naturelle (de gauche à droite). Les images numériques ont été obtenues à l’aide d’un scanner surfacique de la plate-forme de morphométrie du MNHN

mis d’obtenir des images de l’activité photosynthétique des microalgues présentes sur les substrats. Cette deuxième technique a permis de réaliser des images de différents paramètres physiologiques tels que le rendement quantique du photosystème II, les rendements quantiques de la dissipation d’énergie régulée et non régulée (non photochemical quenching), des images normalisées du taux de transport d’électrons photosynthétiques.

Ces travaux très prometteurs seront poursuivis afin de mieux comprendre comment la microtopographie influence le développement des biofilms et quels sont les rôles des polymères extracellulaires dans la relation entre le substrat et les biofilms naturels.

2.3 Les biofilms aquatiques au service de l’expertise

Mes précédentes expériences en matière d’écotoxicologie des biofilms m’ont convaincu que les biofilms et tapis microbiens représentent des modèles prometteurs dans le domaine de la bioindication.

2.3.1 Les biofilms comme indicateurs DCE

Avec l’aide de collègues de l’UMR BOREA, de l’Université de Marseille, de Bretagne Ouest, et de l’office de l’eau, nous avons mis en place un projet (porté par Guillaume Dirberg) visant à développer des outils de bioindication de l’éco-

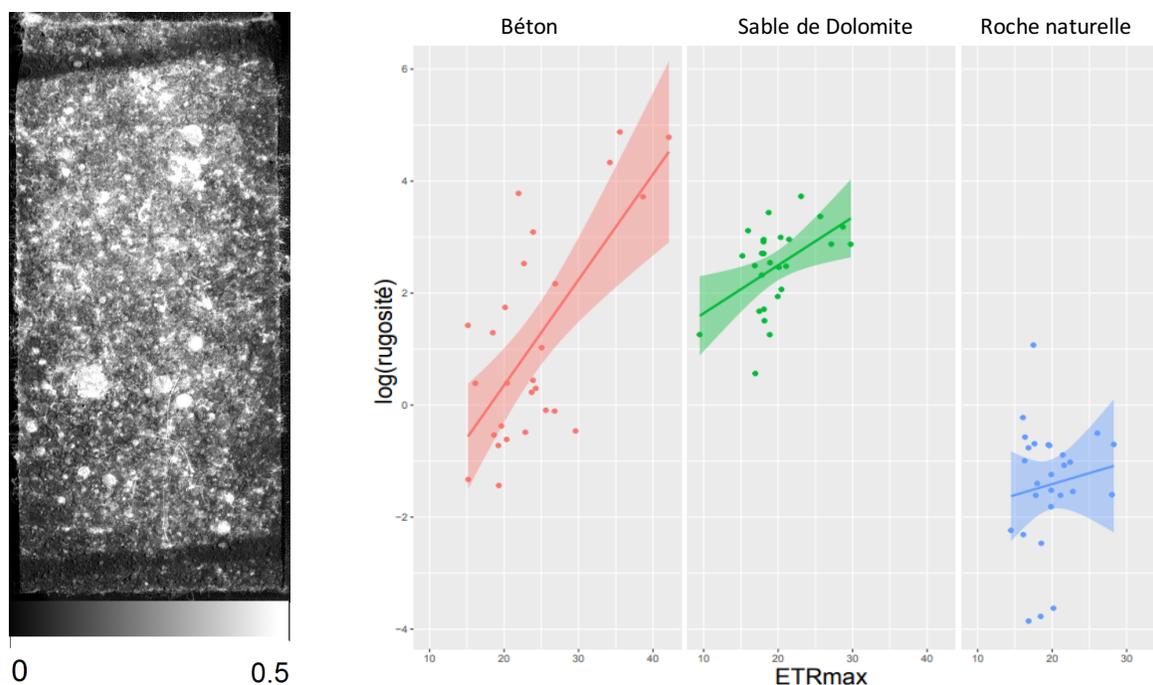


FIGURE 2.3 – Images montrant la répartition agrégée du biofilm à la surface d’un substrat (à gauche visualisation d’un indice de végétation - NDVI - sur un substrat en béton) et la relation entre la rugosité des substrats et l’activité photosynthétique (à droite : ETRmax = taux de transport d’électron maximal dans le photostystème II)

système mangrove. Le but du projet est de disposer d’outils de bio-indication qui pourront être déployés lors du prochain cycle de la directive cadre sur l’eau (DCE). Il s’agit à la fois d’identifier et de tester les paramètres pertinents, c’est-à-dire ceux permettant au mieux de discriminer les pressions anthropiques des variations naturelles à un coût raisonnable, de tester et proposer des protocoles qui pourront être déployés dans le cadre de la surveillance ou dans le cadre de diagnostics suite à un impact, et de proposer des

méthodes d’analyses qui pourront être mises en œuvre par les opérateurs.

La première action de terrain a eu lieu en Guyane en 2017. Les données analysées ont fait l’objet de la rédaction de 2 stages de Master 2 (juillet 2018) et d’un rapport annuel (fin 2018). Une mission de terrain à la Martinique (juin) et deux missions à Mayotte (juin et octobre) sont réalisées en 2018 pour collecter les données nécessaires à la construction d’outils de bio-indication.

Les premiers résultats sont prometteurs et

l'utilisation des métabolites primaires comme outils de fingerprinting permet déjà de mettre en évidence des différences entre les stations d'études (fig. 2.4). L'étape suivante consistera à déterminer si un ou plusieurs marqueurs peuvent être dégagés afin de mettre en place des outils de bioindication.

2.3.2 Les biofilms face aux nouveaux polluants

Dans le domaine de l'écotoxicologie des biofilms, il existe actuellement très peu d'études prenant en compte l'effet combiné de différents perturbateurs. Le terme perturbateur désigne ici une pression d'origine naturelle ou anthropique qui cause un changement significatif dans la réponse des tapis microbiens ou des biofilms qui ne peut être expliqué par la variabilité naturelle (e.g. rythmes journaliers, rythmes saisonniers, marrés).

Certains perturbateurs tels que les métaux lourds [127, 128] ou les hydrocarbures [129, 130], ont été très bien étudiés et il devient de plus en plus évident que leurs effets combinés sont souvent de nature non-additive, c'est à dire que les impacts enregistrés sont plus importants (synergiques) ou moins importants (antagonistes) que la somme des impacts individuels. Cette observation explique pourquoi la réponse des communautés (et *a fortiori* l'impact sur les services écosystémiques) est souvent difficile à prédire.

Nous avons donc comme projet, avec des col-

lègues de l'Université de St Andrews (Écosse) et de l'Université de Nantes (Bruno Jesus, Antoine Prins), de déterminer les effets combinés de différents polluants émergents sur les tapis microbiens. Nos hypothèses de travail sont les suivantes :

- Hypothèse 1 : Les différents polluants montreront des effets individuels sur les communautés microphytobenthiques et leur fonctionnement
- Hypothèse 2 : les effets combinés seront additifs et prévisibles
- Hypothèse 3 : La temporalité a un impact sur l'effet combiné des polluants à des intensités relatives comparables. L'effet du perturbateur A suivi de B sera différent de celui de B suivi de A.

Ce projet devrait aboutir à une meilleure compréhension des effets des perturbateurs sur les tapis microbiens et apporter des éléments de réponses aux théories écologiques actuellement controversées telle que l'environmental filtering [131, 132] et des états stables alternatifs (alternative stable-state theory, [133]) ainsi qu'aux phénomènes d'accoutumance et de tolérance.

Ces interactions peuvent finalement régir la résilience d'un écosystème dans la nature et des études antérieures examinant ce concept émergent se sont concentrées sur des exemples terrestres, le plus souvent sur la réponse d'un taxon unique, sans pratiquement aucune considération des effets sur les communautés. Nous émettons l'hypothèse que l'ajout d'un deuxième

3

CV détaillé

3.1 État civil

- o Prénom et Nom : Cédric Hubas
- o Date de naissance : 3 avril 1978
- o E-mail : cedric.hubas@mnhn.fr
- o CV en ligne : [Research Gate](#), [Google Scholar](#), [LinkedIn](#)
- o Situation personnelle : marié, deux enfants
- o Publons : [P-4200-2019](#)
- o ORCID : [0000-0002-9110-9292](#)

3.2 Situation professionnelle

- o Poste actuel : MCMu (Maître de Conférence-Muséum)
- o Etablissement d'affectation : MNHN (Muséum National d'Histoire Naturelle)
- o Unité d'affectation : UMR BOREA 7208 (MNHN, CNRS, UPMC, IRD, UCN, UA)
- o Équipe d'accueil : SOMAqua

- o Année d'affectation : 2008 ; Section CNU : 67
- o Adresse professionnelle : Station de biologie marine, 29900, Concarneau
- o Téléphone professionnel : +33 (0)298509933

3.3 Expérience professionnelle

La répartition du temps entre les principales missions du Muséum (Recherche, Enseignement, Collection, Expertise) depuis mon recrutement en 2008 est visible dans la figure [3.1](#)

3.4 Publications et production scientifique

3.4.1 Articles publiés ou acceptés

Au total, 35 articles de type ACL (Article à Comité de Lecture) avec des impact factors (IF) situés entre 1.3 et 4.9. Les principales théma-

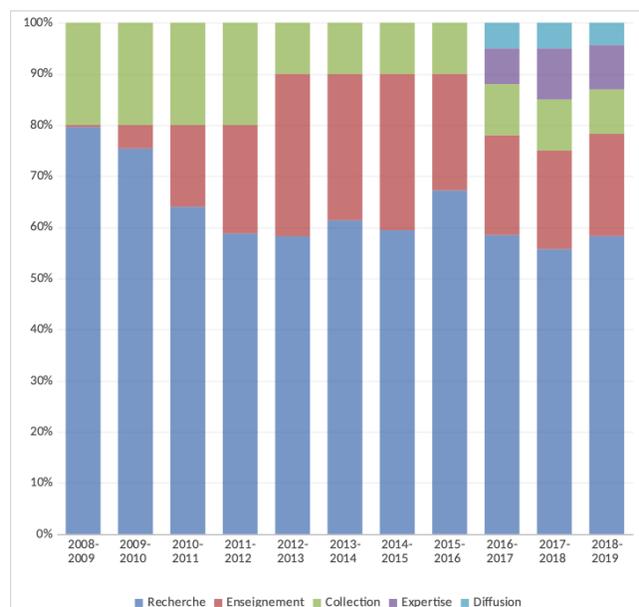


FIGURE 3.1 – Répartition du temps de travail entre les différentes missions du MNHN. Le pourcentage de temps dédié à l’enseignement est calculé sur la base d’un temps de service d’un Maître de Conférences d’Université - 192h eqTD

tiques abordées dans ces articles sont synthétisées dans la figure 3.2. Un graphique synthétique (fig. 3.3) présente les différentes publications au cours du temps.

Tourneroché A, Lami R, **Hubas C**, Blanchet E, Vallet M, Escoubeyrou K, Paris A, Prado S (2019) Bacterial–Fungal Interactions in the Kelp Endomicrobiota Drive Autoinducer-2 Quorum Sensing. *Frontiers in Microbiology* 10 :1693

Androuin T, Polerecky L, Decottignies P, Dubois SF, Dupuy C, **Hubas C**, Jesus B, Le Gall E, Marzloff MP, Carlier A (2018) Subtidal Microphytobenthos : A Secret Garden Stimulated by the Engineer Species *Crepidula fornicata*. *Front. Mar. Sci.* 5 :475

Vallet M, Strittmatter M, Murúa P, Lacoste S, Dupont J, **Hubas C**, Genta-Jouve G, Gachon CMM, Kim GH, Prado S (2018) Chemically-Mediated Interactions Between Macroalgae, Their Fungal Endophytes, and Protistan Pathogens. *Front. Microbiol.* 9 :3161

Riera E, Lamy D, Goulard C, Francour P, **Hubas C** (2018) Biofilm monitoring as a tool to assess the efficiency of artificial reefs as substrates : Toward 3D printed reefs, *Ecological Engineering*, 120 :230-237

Perga M-E, Danger M, Dubois S, Fritch C, Gaucherel C, **Hubas C**, Jabot F, Lacroix G, Lefebvre S, Marmonier P, Bec A (2018)

- 127
- Della Patrona L, Marchand C, **Hubas C**, Molnar N, Deborde J, Meziane T (2016) Meiofauna distribution in a mangrove forest exposed to shrimp farm effluents (New Caledonia), *Marine Environmental Research* 119 :100-113
- Bussard A, Corre E, **Hubas C**, Duvernois-Berthet E, Le Corguillé G, Jourdre L, Coullier F, Claquin P, Lopez PJ (2016) Physiological adjustments and transcriptome reprogramming are involved in the acclimation to salinity gradients in diatoms. *Environmental Microbiology* 19 : 909-925
- Mortillaro JM, Passarelli C, Abril G, **Hubas C**, Alberic P, Artigas LF, Benedetti M, Thiney N, Moreira-Turcq P, Perez M, Vidal L, Meziane T (2016) The fate of C4 and C3 macrophyte carbon in central Amazon floodplain waters : insights from a batch experiment. *Limnologia, Ecology and Management of Inland Waters* 59 :90-98
- Liénart C, Feunteun E, Miller MJ, Aoyama J, Mortillaro JM, **Hubas C**, Kuroki M, Watanabe S, Dupuy C, Carpentier A, Otake T, Tsukamoto K, Meziane T (2016) Geographic variation in stable isotopic and fatty acid composition of anguilliform leptocephali and particulate organic matter in the South Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser* 544 :225-241
- Faure D, Bonin P, Duran R, The Microbial Ecology EC2CO consortium (2015) Environmental microbiology as a mosaic of explored ecosystems and issues. *Environmental Science and Pollution Research* 22 :13577-13598
- Aschenbroich A, Marchand C, Molnar N, Deborde J, **Hubas C**, Rybarczyk H, Meziane T (2015) Spatio-temporal variations in the composition of organic matter in surface sediments of a mangrove receiving shrimp farm effluents (New Caledonia). *Sci. Total Environ.* 512–513, p. 296 - 307
- Passarelli C, Meziane T, Thiney N, Bœuf D, Jesus B, Ruivo M, Jeanthon C, **Hubas C** (2015) Seasonal variations of the composition of microbial biofilms in sandy tidal flats : focus of fatty acids, pigments and exopolymers. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 135 : 29-37
- Cusson M, Crowe TP, Araújo R, Arenas F, Aspden R, Bulleri F, Davoult D, Dyson K, Frascchetti S, Herkül K, **Hubas C**, Jenkins S, Kotta J, Kraufvelin, Migné A, Mollis M, Mulholland O, Noël L M-LJ, Paterson DM, Saunders J, Somerfield PJ, Sousa-Pinto I, Spilmont N, Terlizzi A, Benedetti-Cecchi L (2015) Relationships between biodiversity and the stability of marine ecosystems : Comparisons at a European scale using meta-analysis. *J. Sea Res* 98 :5–14
- Passarelli C, Olivier F, Paterson DM, Meziane T, **Hubas C** (2014) Organisms as cooperative ecosystem engineers in intertidal flats. *J. Sea Res.* 92 : 92-101
- Hubas C**, Jesus B, Ruivo M, Meziane T, Thiney N, Davoult D, Spilmont N, Pater-

- son DM, Jeanthon C (2013). Proliferation of anoxygenic purple bacteria at the sediment surface affects intertidal biofilm diversity and functionality. *PloS One* 8(12) : e82329. doi :10.1371/journal.pone.0082329
- Pouilly M, Rejas D, Pérez T, Duprey J-L, Molina CI, **Hubas C**, Guimarães J-RD (2013) Trophic structure and mercury biomagnification in tropical fish assemblages, Iténez River, Bolivia. *PloS One* 8(5) : e65054. doi :10.1371/journal.pone.0065054
- Lubarsky HV, Gerbersdorf S, **Hubas C**, Behrens S, Ricciardi F, Paterson DM (2012) Impairment of the bacterial biofilm stability by triclosan. *PloS One* 7(4) : e31183. doi :10.1371/journal.pone.0031183
- Passarelli C, **Hubas C**, Nicolas Segui A, Grange J, Meziane T (2012) Surface adhesion of microphytobenthic biofilms is enhanced under *Hediste diversicolor* (O.F. Müller) trophic pressure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 438 : 52-60
- Passarelli C, Olivier F, Paterson DM, **Hubas C** (2012) Impacts of biogenic structures on benthic assemblages : microbes, meiofauna, macrofauna and related ecosystem functions. *Mar. Ecol. –Prog. Ser.* 465 : 85-97
- Cartaxana P, Ruivo M, **Hubas C**, Davidson I, Seródio J, Jesus B (2011) Physiological versus behavioral photoprotection in intertidal epipellic and epipsammic benthic diatom communities *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 405 :120-127
- Hubas C**, Jesus B, Passarelli C, Jeanthon C (2011) New tools for new insight on coastal anoxygenic purple bacterial mats : review and perspectives. *Res Microbiol* 162(9) :858-868
- Migné A, Ouisse V, **Hubas C**, Davoult D (2011) Freshwater seepages and ephemeral macroalgae proliferation in an intertidal bay : II. Effect on benthic metabolism. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 92 :161-168
- Hubas C**, Sachidhanandam C, Rybarczyk H, Rigaux A, Moens T, Lubarsky H, Paterson DM (2010) Bacterivorous nematodes stimulate microbial growth and exopolymeric production in marine sediments microcosms. *Mar. Ecol. –Prog. Ser.* 419 : 85–94
- Lubarsky HV, **Hubas C**, Chocholek M, Larson F, Manz W, Paterson DM, Gerbersdorf SU (2010) The stabilisation potential of individual and mixed assemblages of natural bacteria and microalgae. *PloS One* 5(11) : e13794. doi :10.1371/journal.pone.0013794
- Davoult D, Migné A, Créach A, Gévaert F, **Hubas C**, Spilmont N, Boucher G (2009) Spatio-temporal variability of intertidal benthic primary production and respiration in the western part of the Mont Saint-Michel Bay (Western English Channel, France). *Hydrobiologia* 620 :163-172
- Migné A, Spilmont N, Boucher G, Denis L, **Hubas C**, Janquin M-A, Rauch M, Davoult D (2009) Annual budget of benthic production in the Mont Saint-Michel Bay considering cloudiness, microphytobenthos migra-

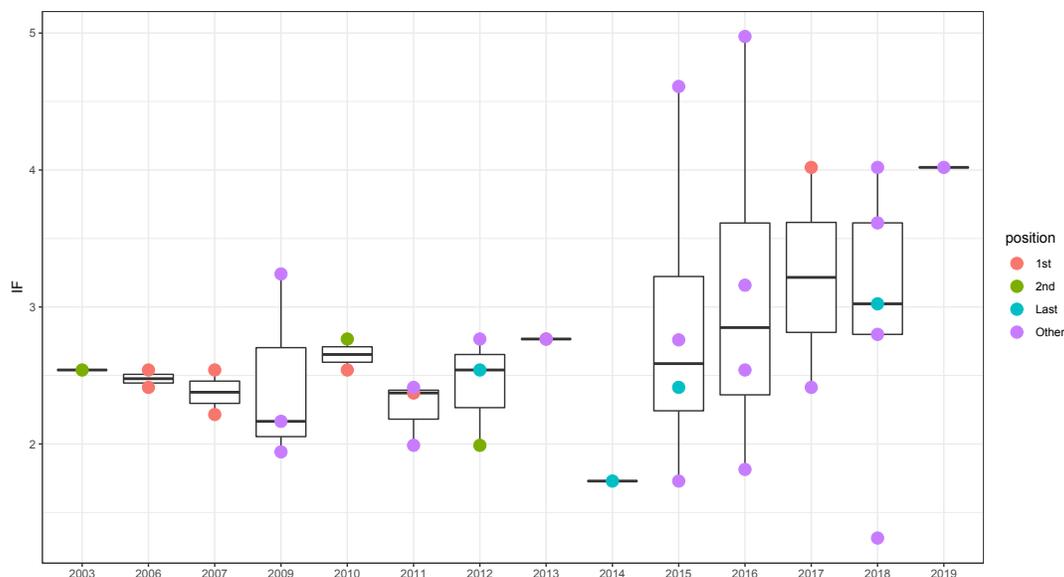


FIGURE 3.3 – Répartition des différents articles selon leur IF en fonction du temps.

tion and variability of respiration rates with tidal conditions. *Cont. Shelf Res.* 29 :2280-2285

Spilmont N, Denis L, Artigas LF, Caloin F, Courcot L, Créach A, Desroy N, Gevaert F, Hacquebart P, **Hubas C**, Janquin M-A, Lemoine Y, Luczak C, Migné A, Davout D (2009) Impact of the *Phaeocystis globosa* spring bloom on the intertidal benthic compartment in the eastern English Channel : A synthesis. *Mar. Pollut. Bull.* 58 :55-63

Hubas C, Artigas LF, Davout D (2007) Role of the bacterial community in the annual benthic metabolism of two contrasted temperate intertidal sites (Roscoff Aber bay, France).

Mar. Ecol. –Prog. Ser. 344 :39-48

Hubas C, Lamy D, Artigas LF, Davout D (2007) Seasonal variability of intertidal bacterial metabolism and growth efficiency in an exposed sandy beach during low tide. *Mar. Biol.* 151 :41-52

Hubas C, Davout D (2006) Does seasonal proliferation of *Enteromorpha* sp. affect the annual benthic metabolism of a small macrotidal estuary? (Roscoff Aber Bay, France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 70 :287-296

Hubas C, Davout D, Cariou T, Artigas LF (2006) Factors controlling benthic metabolism during low tide in an intertidal bay along a granulometric gradient (Roscoff Aber

Bay, Western English Channel, France). *Mar. Ecol. –Prog. Ser.* 316 :53-68

Riera P, **Hubas C** (2003) Trophic ecology of nematodes from various microhabitats of the Roscoff Aber Bay (France) : importance of stranded macroalgae evidenced through $d^{13}C$ and $d^{15}N$. *Mar. Ecol. –Prog. Ser.* 260 :151-159

3.4.2 Chapitres d'ouvrage



Hubas C, Passarelli C, Paterson DM (2018) Microphytobenthic biofilms : composition and interactions. In : Beninger PG (Ed.) *Mudflat Ecology*. Springer, Aquatic Ecology Series, In press

Passarelli C, **Hubas C**, Paterson DM (2018) Mudflat ecosystem engineers and services. In : Beninger PG (Ed.) *Mudflat Ecology*. Springer, Aquatic Ecology Series, In press

Gingold R, Rocha Olivares A, Moens T, **Hubas C** (2011) Integrating different organizational levels in benthic biodiversity – ecosystem functioning (BEF) studies. In : Grillo O,

Venora G (Eds.) *Ecosystem Biodiversity*. In-Tech, pp 91-116

3.4.3 Conférences

Présentation orale (PO), Poster (PP)

Monti D, Lauga B, **Hubas C**, Budzinski H, Tapie N, Mortillaro J-M, Lefrançois E, Lord C, Lopez PJ, Lourenço X, Romana L, Duran R, Mansot J-L, Keith P (2018) The epilithic river biofilm : a new track for the bioindication of pollutions in the overseas territories. Colloque Scientifique et d'information sur la pollution par la Chlordécone, Guadeloupe, Martinique, France, PO

Liénart C, Savoye N, Conan P, David V, Barbier P, Bichon S, Bourasseau L, Costes L, David F, Derriennic H, Dindinaud F, Ferreira S, Gueux A, **Hubas C**, Maria E, Meziane T (2017) Origine et saisonnalité de la matière organique particulaire dans les écosystèmes côtiers : focus sur le compartiment bactérien. Colloque EVOLECO “20 ans du SOMLIT”, Bordeaux, France, PP

Gautier-Debernardi J, Francour P, Riera E, Dini E, **Hubas C**, Lamy D, Lescinski J, Tazelaar J (2017) The 3D-printed artificial reefs, a modern tool to restore habitats in marine protected areas. The Larvotto-Monaco context. International Marine Protected Areas Congress, Chile, PO

Hubas C, Elisabeth Riera, Dominique Lamy, Christophe Goulard, Patrice Francour (2017)

- Biofilm formation as a bioindicator of artificial reef substrate quality 11e Journées Scientifiques de l'Université de Toulon (UTLN) – workshop biofilm-biofouling/antifouling, PO
- Lazzaro X, Lanza Aguilar WG, Alcoreza Ortiz PF, Flores AJ, Fernández Paz LA, Fernández Saavedra P, Loayza Torrico EZ, **Hubas C**, Acha D (2017) Structure spatiale des caractéristiques limnologiques du petit lac du Titicaca – conséquences de la contamination et de l'eutrophisation ? Workshop “Zone critique El Alto - bassin du Katari - Petit Lac du Titicaca” - EGAL 2017, La Paz, Bolivia, PO
- Passarelli C, Loubet A, **Hubas C**, Harii S, Yamashiro H (2017) Composition of microphytobenthic biofilms in coral reefs and consequences on coral recruitment. British Phycological Society Meeting, 11-13 January, Bangor, UK PO
- Hubas C**, Rigal F, Monti D, Pennarun S, Carbon A, Budzinski H, Duran R, Lauga B (2016) Epilithic biofilms diversity and assembly in island tropical rivers (Guadeloupe) submitted to chlordecone contamination pressure. Island Biology 2016, Azores, Portugal PP
- Lamy D, **Hubas C**, Mortillaro JM, Thiney N, Obernosterer I, Point V, Lacassagne A, Pierre L (2016) Activity and diversity of planktonic prokaryotes in the dynamics of degradation of macroalgae. 2nd Microorganisms Conference, Muséum National d'Histoire Naturelle, 9-10 juin 2016 PO
- Passarelli C, Loubet A, **Hubas C**, Harii S, Yamashiro H (2016) Composition of microphytobenthic biofilms in coral reefs and consequences on coral recruitment. In : British Diatomists Meeting, 28-30 october, Shrewsbury, UK PO
- Lienart C, Miller MJ, Feunteun E, Mortillaro LM, **Hubas C**, Kuroki M, Otake T, Tsukamoto K, Meziane T (2015). Leptocephali trophic ecology in western south pacific : what do fatty acid and stable isotope tell us ? ASLO Aquatic Science Meeting, Grenade (Espagne), Fév. 2015 PO
- Lauga B, Monti D, Carbon A, Risser T, **Hubas C**, Karama S, Budzinski H, Duran R (2014) Contamination des eaux de rivières des Caraïbes par la chlordécone : réponse des communautés microbiennes épilithiques. In : Journées d'Ecotoxicologie microbienne (AFEM-Ecotoxicomics). 21-23 May Banyuls, France. PO
- Lauga B, Monti D, Carbon A, Risser T, **Hubas C**, Karama S, Budzinski H, Tapie N, Kanan, Duran R (2014) Contamination des eaux de rivières des Caraïbes par la chlordécone (insecticide organochloré) : réponse des communautés microbiennes épilithiques. In : 44e colloque du Groupe Français des Pesticides. 21-23 May Schœlcher, Martinique – France. PP
- Hubas C**, Passarelli C, Meziane T, Jeanthon C, Jesus B (2014) Chemical fingerprinting as a

- tool to study microbial landscapes in coastal ecosystems. In : ASLO Ocean Science Meeting (E Komo Mai) Honolulu Hawaii, USA, 23-28 February 2014 PO
- Mortillaro JM, **Hubas C**, Passarelli C, Abril G, Meziane T (2014) dégradation kinetics of two amazon floodplains macrophytes (*Paspalum repens* and *Salvinia auriculata*) from a multitracer approach. In : ASLO Ocean Science Meeting (E Komo Mai) Honolulu Hawaii, USA, 23-28 February 2014 PO
- Hubas C**, Jeanthon C, Jesus B, Spilmont N, Davoult D, Thiney N, Meziane T (2011) Intertidal purple biofilms : diversity and functionality. In : VASIREMI symposium (Trophic significance of microbial biofilm in tidal flats) La Rochelle, France, 6-10 June 2011 PO
- Passarelli C, Olivier F, Paterson DM, **Hubas C** (2011) The worm and the diatom : an association of ecosystem engineers which improves sandy sediment stability. In : VASIREMI symposium (Trophic significance of microbial biofilm in tidal flats) La Rochelle, France, 6-10 June 2011 PO
- Passarelli C, Olivier F, Paterson DM, **Hubas C** (2011) The worm and the diatom : an association of ecosystem engineers which improves sandy sediment stability. In : 14th South African Marine Science Symposium (SAMSS). PO
- Hubas C**, Sachidhanandam C, Rybarczyk H, Rigaux A, Moens T, Lubarsky H, Paterson DM (2011) Bacterivorous nematodes stimulate microbial growth and exopolymeric production in marine sediments microcosms. In : 14th South African Marine Science Symposium (SAMSS). PO
- Gerbersdorf SU, Lubarsky H, Bataineh M, **Hubas C**, Ricciardi F, Schmitt-Jansen M, Manz W (2009) Effects of triclosan on important ecosystem functions of aquatic microbial biofilms such as the biostabilisation of sediments. In : MODELKEY conference - How to assess the impact of key pollutants in aquatic ecosystems, UFZ, Leipzig. PO
- Davoult D, Boucher G, Creach A, Denis L, Gevaert F, **Hubas C**, Janquin M-A, Migné A, Rausch M, Spilmont N (2007) Variabilité spatio-temporelle de la production primaire et de la respiration benthiques intertidales en Baie du Mont-Saint-Michel, meeting PNEC Baie du Mont St Michel, Rennes, France PO
- Spilmont N, Migné A, Boucher G, Denis L, **Hubas C**, Janquin M-A, Rauch M, Davoult D (2007) An annual budget of potential primary production in the Bay of Mont Saint-Michel (English Channel, France) meeting PNEC Baie du Mont St Michel, Rennes, France PP
- Hubas C**, Davoult D, Le Roux C, Riera P (2006) Effect of macroalgal blooms on annual benthic primary production and on the trophic ecology of a small intertidal bay (Roscoff Aber Bay, France), Benthic Ecology Meeting 2006, Quebec City, Canada PO

Spilmont N, **Hubas C**, Migné A, Boucher G, Davoult D (2005) Intertidal benthic community respiration during emersion : spatio-temporal scales of variability on the French coasts of the English Channel, ASLO summer meeting, Santiago de Compostela, Spain PO

Hubas C, Davoult D (2005) Effects of macroalgal mats on annual primary production and respiration during low tide in intertidal sediments (Roscoff Aber Bay, France, Preliminary results), ASLO summer meeting, Santiago de Compostela, Spain PP

Hubas C, Davoult D, Artigas LF, Cariou T (2004) Assigning intertidal production and respiration to benthic organisms during emersion with an in situ method : response of microbes to seasonal changes in coarse and muddy sediments and effects of natural eutrophication caused by macroalgal deposits. European Geosciences Union (EGU) 1st General assembly, Nice, France, Geophysical Research Abstracts, Volume 6. PP + Proceeding

Riera P, **Hubas C** (2004) d13C and d15N determination of the diet of nematodes from various microhabitats in an intertidal bay (Roscoff, France) : importance of stranded macroalgae. Joint European Stable Isotopes User Group Meeting, the International Atomic Energy Agency, Vienna, Autriche PP

3.5 Enseignements

J'interviens dans le cadre du master EPNS (Evolution, Patrimoine Naturel et Sociétés) du Muséum ; dans le tronc commun (TC) et dans diverses spécialités telles que : EBE (Ecologie, Biodiversité, Evolution), SEP (Systématique, Evolution, Paléontologie) et MVE (Mécanismes du Vivant et Environnement). A noter : la plupart de ces enseignements se font dans le cadre d'une co-habilitation avec l'UPMC et plus particulièrement le master SDUEE (Science de l'Univers, Environnement, Ecologie). J'interviens également dans le cadre du master BMC (biologie moléculaire et cellulaire) de l'UPMC comme enseignant externe. Ci dessus l'évolution de mon volume horaire en enseignements (toutes spécialités confondues) depuis mon recrutement en 2008. A noter, ces dernières années, une diminution du volume horaire d'enseignements au profit de missions de diffusion et d'expertise.

Le détail des enseignements est donné dans le tableau ci-après 3.5. Les UE concernant exclusivement des étudiants du Muséum sont colorées en bleu clair, les UE mixtes (UPMC et MNHN) en orange clair et les UE exclusivement UPMC sont en vert clair.

3.6 Collection

Je suis, depuis 2008, chargé de la collection méiofaune et siponcles. Mes activités principales consistent en la gestion des collections, l'ajout de

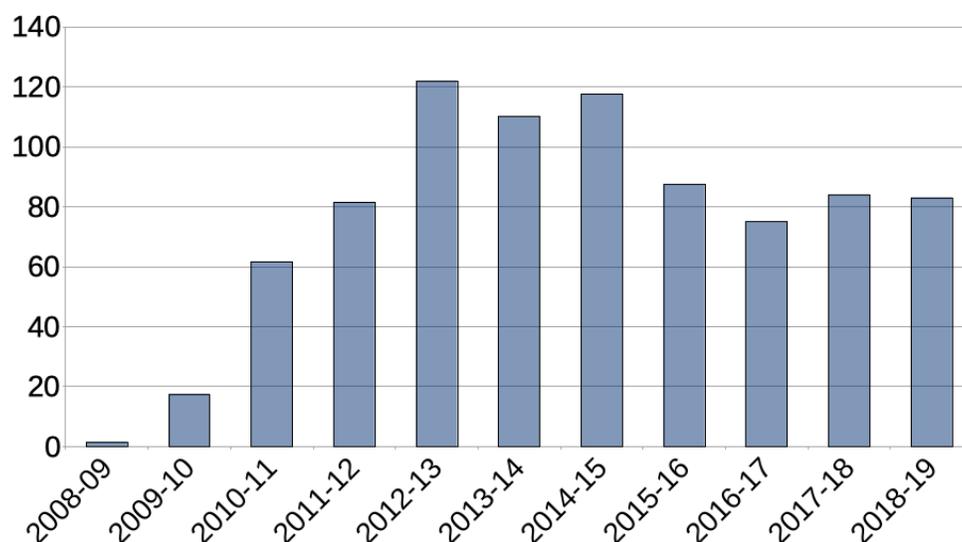


FIGURE 3.4 – Volume horaire des enseignements (en EqTD) au cours du temps.

nouvelles espèces, la gestion des prêts de spécimens, l'accueil de chercheurs étrangers visitant la collection.

Points marquants pour la collection :

- Février 2015 : accueil de Fernando Pardos sur projet SYNTHESIS pour la collection des kinorhynches
- Avril 2017 : accueil de Lukasz Kaczmarek sur projet SYNTHESIS pour la collection des tardigrades
- Juillet 2018 : déménagement à la station marine de Concarneau

3.7 Rayonnement

3.7.1 Arbitrage d'articles pour les revues

- Aquatic Biology – Inter Research – IF 1.118
- Biotechnologie Agronomie Société Environnement (BASE) – Université Liège – IF 0.379
- Chinese Journal of Oceanology and Limnology (CJOL) – Springer – IF 0.684
- Environmental Monitoring and Assessment (EMAS) – Springer – IF 1.679
- Environmental Science and Pollution Research – Springer – IF 2.618
- Estuarine Coastal and Shelf Science (ECSS) – Elsevier – IF 2.253

Code UE	Détails	Semestre ECTS	Master spécialité	Volume horaire (eqTD) en h en 2008-09	Volume horaire (eqTD) en h en 2009-10	Volume horaire (eqTD) en h en 2010-11	Volume horaire (eqTD) en h en 2011-12	Volume horaire (eqTD) en h en 2012-13	Volume horaire (eqTD) en h en 2013-14	Volume horaire (eqTD) en h en 2014-15	Volume horaire (eqTD) en h en 2015-16	Volume horaire (eqTD) en h en 2016-17	Volume horaire (eqTD) en h en 2017-18	Volume horaire (eqTD) en h en 2018-19
TC2	Anglais scientifique du tronc commun	M1S1 3	EPNS Tronc commun	-	30	30	30	30	-	-	-	-	-	-
TC3- ⁱⁿ Responsable d'UE	optionnel TC3- ⁱⁿ du tronc commun « Introduction aux statistiques et aux probabilités »	M1S1 3	EPNS Tronc Commun	-	-	12	12	12	12	12	12	12	12	12
TC3-S1	enseignement de tronc commun en statistiques sous R. Première session	M1S1 3	EPNS Tronc Commun	-	-	6	6	6	6	6	6	3	3	3
TC3-S2	enseignement de tronc commun en statistiques sous R. Deuxième session	M1S2 3	EPNS Tronc Commun	-	-	6	6	6	6	12	12	-	12	12
SEP01	De la collecte à l'analyse descriptive des données	M1S1 3	EPNS SEP	-	-	-	-	30	30	30	-	-	-	-
SEP36	Module de M2 de statistiques multivariées sous R	M2S1 3	EPNS SEP	-	-	-	-	-	-	-	-	9	9	9
SEP	Initiation aux inventaires en milieu insulaire et côtier	M1S2 3	EPNS SEP	-	-	-	-	12	-	-	-	-	-	-
ES10 Co-responsable UE	Biodiversité en milieu marin côtier: du gène à l'organisme	M1S2 3	EPNS MVE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	20
EFEC	Stage terrain : « Ecologie fonctionnelle des écosystèmes côtiers naturels et anthropisés »	M1S1 3	EPNS EBE	-	16	16	16	16	16	16	16	16	-	-
ED227	Module : Interfaces micro-organismes-minéraux dans l'histoire de la géologie phère	ED	ED	-	-	-	-	-	-	1,5	1,5	-	-	-
ED227	Module de l'école doctorale en statistiques multivariées sous R	ED	ED	-	-	-	-	-	-	-	-	9	9	9
ED227	Module de l'école doctorale : Milieux extrêmes, insulaires et fragmentation	ED	ED	1,5	1,5	1,5	1,5	-	-	-	-	-	-	-
4V433	« Biostatistique et traitement expérimental des données »	M1S2 6	BMC Microbiologie parcours QUESS	-	-	20	20	20	20	20	20	-	-	-
4V333 Co-responsable UE	Analyses statistiques et traitement de données expérimentales dans le cadre du master BMC	M1S2 6	BMC Tronc Commun	-	-	-	20	20	20	20	20	20	10	-
Scolaires	Ateliers "Jeune reporters des arts et des sciences" Station de biologie marine de Concarneau	Primaire & Secondaire	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	9	18
				2008-09	2009-10	2010-11	2011-12	2012-13	2013-14	2014-15	2015-16	2016-17	2017-18	2018-19
Total heures				2	18	62	82	122	110	118	88	75	84	83

FIGURE 3.5 – Détail des enseignements depuis mon recrutement en 2008

- ISME journal – Nature – IF 9.267
- Journal of Experimental Marine Biology and Ecology (JEMBE) – Elsevier – IF 2.475
- Marine Ecology Progress Series (MEPS) – Inter research – IF xx
- Vie et Milieu / Life & Environment – Observatoire Océanologique de Banyuls – IF 0.500
- Water Research – Elsevier – IF 5.323



3.7.2 Arbitrage Programmes de financements

- Natural Environment Research Council (NERC) | UK
- Appel à projet Sorbonne Universités (EMERGENCE@SU) | France
- Agence Nationale de la Recherche (ANR) Fonctionnement Terre fluide et solide : Projet de Recherche | France
- Fonds Wetenschappelijk Onderzoek - Vlaanderen (FWO) : Postdoctoral Fellowship | Belgium, Flanders
- Netherlands Organisation for Scientific Research (NWO) : Postdoctoral Project, Innovative Research Incentives Scheme - VIDI | Nederland
- Action Thématiques Muséum (ATM) : Les micro-organismes acteurs clef des écosystèmes.

3.7.3 Invitations à des conférences/workshops

National

- 2018 | Conférence à l'aquarium Océanopolis (Brest) - Tardigrades et autres créatures étranges : une plongée au cœur de la méiofaune
- 2018 | La Maison des Sciences de Châtenay-Malabry – Rencontres Chercheurs/Enseignants - « Les tardigrades et la méiofaune »
- 2018 | Cycle de conférences des Rendez-vous Nature de Laxou : Tardigrades : les supers pouvoirs du monde microscopique
- 2018 | Cycle de conférences à la cité des sciences (Paris) - Adaptation au milieu polaire et biomimétisme : Les régions polaires, milieux extrêmes, adaptations extrêmes : Le tardigrade, un extrémophile quasi indestructible
- 2017 | 11e Journées Scientifiques de l'Univer-



sité de Toulon (UTLN) – workshop biofilm-biofouling/antifouling

2015 | Muséum Henri-Lecoq de Clermont Ferrand, Exposition temporaire “Infiniment petit”, 28 Octobre : Les tardigrades et autres créatures étranges de la méiofaune

2013 | Séminaires LMCM (Laboratoire de Minéralogie & Cosmochimie du Muséum) : Diversité et fonctionnement des biofilms à bactéries pourpres sulfureuses : apport de la NanoSIMS

2011 | Conférences MNHN : Découverte et protection des écosystèmes marins 15ème édition (15-16 Janvier 2011). Muséum National d’Histoire Naturelle

International

2017 | Workshop du projet Européen : Functional Chloroplasts inside Animal cells : cracking the puzzle (HULK) – Université d’Aveiro - Portugal

2014 | 4th European NanoSIMS User workshop 13,14 October : Combination of NanoSIMS and compound specific isotope analysis of fatty acid methyl ester MNHN, Paris, France

2013 | UK Ocean acidification program

(UKOARP) Workshop Working together : Joining empirical studies and modelling in microbial ecology Plymouth Marine Laboratory (PML), Devon, UK

2012 | Tedforst-MAST conference Workshop Emerging trends in Bio-Engineering – the role of biofilms in sustainable environmental engineering and science. University of St Andrews, Scotland, Fife, UK

2011 | Membre du comité organisateur, Special session : speed dating for research ELET 2011 (Estuarine and Lagoon Ecosystem Trajectories) symposium Cemagref, Bordeaux, France 24-28 Octobre

3.7.4 Autres invitations

2019 | Jury de thèse : Julie Neury-Ormani, Université de Bordeaux

2019 | Jury de thèse : Eva Cointet, Université de Bordeaux

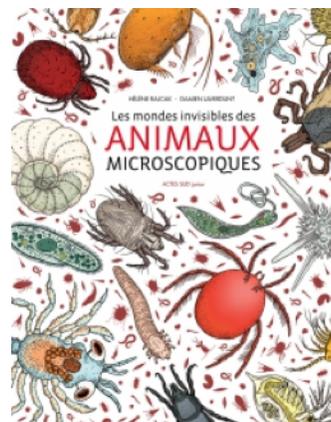
2019 | Jury de HDR : Bruno Jesus, Université de Nantes

2015 | Comité de sélection : recrutement maîtres de conférences, Université de Pau

2015 | Jury de thèse : Vanessa Rouaud, Université de Pau

2014 | Jury de thèse : Céline Lavergne, Université de La Rochelle

2010 | Enseignement : Statistiques univariées et multivariées sous R, Université de Mostaganem, Algérie (12-15 Juin)



3.7.5 Interactions avec l'environnement socio-économique

2013 | Formation en statistiques pour la société Triskalia (Groupe agricole et agroalimentaire coopératif breton) : Introduction aux principes de base de la statistique inférentielle et utilisation d'un programme open source de statistiques : R. Landerneau (29).

3.8 Diffusion des connaissances

2017-2018 | Ateliers « Les créatures étranges de la méiofaune » dans le cadre du programme Jeunes Reporters des Arts et des Sciences en partenariat avec Océanopolis Brest

2016 | Conseil scientifique pour la réalisation d'un livre sur les animaux microscopiques aux

éditions Acte Sud Junior : Les mondes invisibles des animaux microscopiques par Damien Laverdunt et Hélène Rajcak. Prix le Goût des sciences 2017 du Ministère de l'Enseignement supérieur et de la Recherche et prix Les Prix « La Science se Livre » du département des Hauts-de-Seine

2013-2015 | Soutien scientifique pour l'association « Les Films du Goéland » qui réalise des documentaires et des fictions sur l'environnement. Le documentaire, mêlant personnages d'animation et prises de vues réelles, vise à faire découvrir la richesse des paysages et de la biodiversité de la région Bretagne.

2013 | Ateliers dans les écoles maternelles et élémentaires de la commune d'Etréchy (Essonne). Découverte de la méiofaune au travers de divers petits ateliers et de mini-conférences. Observation d'organismes microscopiques vivants à la loupe binoculaire (nématodes, copépodes, ...). La symétrie dans

le vivant : atelier de dessins sur des copies de dessins scientifiques de tardigrades tirés du fonds documentaire de la collection méio-faune. Reconnaître les formes et les critères de détermination. Les ateliers ont fait l'objet d'un suivi en temps réel sur le compte twitter de l'équipe ResAqua.

3.9 Responsabilités diverses

Depuis 2019 | Co-responsable de l'équipe SOMAQUA de l'UMR BOREA

Depuis 2017 | Membre élu du conseil de département AVIV

Depuis 2017 | Représentant Enseignements de l'UMR BOREA au département AVIV

Depuis 2016 | Co-responsable du thème collaboratif microorganismes de l'UMR BOREA

Depuis 2016 | Responsable du service de microscopie électronique à Balayage de la station Marine de Concarneau

Depuis 2010 | Responsable de module : statistiques TC3-ini du master EPNS et co-responsable du module 5V066 du master BMC (cf enseignements)

Depuis 2008 | Membre du comité TICE (Technologies de l'information et de la communication pour l'enseignement) du Muséum

Depuis 2008 | Co-administrateur de la plateforme d'enseignement à distance du muséum (edu.mnhn.fr)

Depuis 2012 | Responsable du site internet de l'UMR BOREA : borea.mnhn.fr

2013-2014 | Co-Responsable du programme de financement : Actions Thématiques Muséum (ATM) : Les micro-organismes acteurs clef des écosystèmes. Budget 2014-2018 | 60 k€ par an

2009-2010 | Représentant du département Milieux et Peuplements Aquatiques au comité de direction spécialisé Environnement, développement durable et expertise du Muséum

3.10 Programmes de recherche en cours ou passés

2018 | Méthode de traçabilité de l'holothurie en pays de Cornouaille (Holotrack) | FEAMP DLAL | Cédric Hubas et Frank David | 120 k€

2018 | Microphytobenthos Biofilm structure and function under Environmental challenge (MicroBE) | EMBRC Assemble plus | Cédric Hubas | 10k€

2018 | Lien entre Micro-Topographie des Matériaux et Diversité des Biofilms Marins (LiMiT) | ATM MNHN | Cédric Hubas | 6 k€

2018-2019 | Caractérisation et rôle du métabolome des biofilms des sédiments intertidaux (METATIDE) | Programme SAD Volet 2 Région Bretagne | Cédric Hubas | 85 k€

2017 | Impact du réseau trophique à l'interface eau - sols dans les systèmes de

- rizi(pisci)culture multitrophique intégrée : processus biogéochimiques pour une intensification agro-écologique | Projet ECOBIO IRD | JM Mortillaro | 15k€
- 2017-2020 | The role of microbial biodiversity in the functioning of marine tidal flat sediments | H2020 Biodiversa | Koen Sabbe | 162 k€
- 2016-2019 | Ecologie Trophique de l'espèce invasive et ingénieur *Crepidula fornicata* (TRECH) | Fondation Total | Antoine Carlier | 161 k€
- 2016-2019 | Functional Chloroplasts inside Animal cells : cracking the puzzle (HULK)| FCT Portugal | Sonia Cruz | 180 k€
- 2016-2017 | Décryptage des interactions moléculaires entre les macroalgues et leurs endomicrobiomes, grâce à un système expérimental in vivo (ENDOKELP)| PEPS Exomod CNRS | Soizic Prado | 50 k€
- 2015-2015 | Microfluidique des Biofilms Epilithiques : Impact de la chlordécone (MicroBE)| Idex Sorbonne Université, Convergence.SU, Emergence | Cédric Hubas | 52 k€
- 2013-2015 | Caractérisation et rôle du métabolome fongique dans les InteractionS entre Laminaires et leurs champignons endophytes (ISLAY) | CNRS/INSU Initiative Structurante EC2CO | Soizic Prado / Cédric Hubas | 50 k€
- 2012-2015 | Effects of CHLORdecone (Kepone) contamination on epilithic biofilm in rivers : identification of elements for bioINDICation (CHLORINDIC) | ANR (CESA) | Dominique Monti (Guadeloupe) | 500 k€
- 2012-2013 | Organic Matter (OM) & functional diversity of aquatic procaryotes | MNHN Action Transversale Muséum (ATM) | Dominique Lamy (UPMC, UMR BOREA)| 2 k€
- 2009-2012 | CARBon biogeochemistry and atmospheric exchanges in the AMaZon river system (CARBAMA)| ANR (Blanc) | Gwenaël Abril (Bordeaux)| > 500 k€ |
- 2011-2011 | Pigment diversity of intertidal phototrophic mats (PIGMAT)| Program ASSEMBLE | Bruno Jesus (Portugal)| 10 k€ (mobilité)
- 2010-2011 | Rôle des structures biogéniques dans la structuration et le fonctionnement des tapis microbiens : approche expérimentale in situ en milieu marin| MNHN Action Transversale Muséum (ATM)| Cédric Hubas | 5 k€
- 2010-2010 | Cause-effect Relations of Key Pollutants on the European Rivers Biodiversity (Keybioeffect)| EU Marie Curie Research Training Network | Helena Guasch (Spain) |
- 2010-2010 | Molecular diversity of intertidal phototrophic mats (MODIMATS)| Program ASSEMBLE | Bruno Jesus (Portugal) | 10 k€ (mobilité)
- 2009-2010 | Microbial engineers : investigating the effect of microbial biodiversity on estuarine ecosystem function using stable isotope probing | Treaty of Windsor (Portugal-UK)

| Cédric Hubas / Bruno Jesus (Portugal) | 5 k€ (mobilité)

2009-2011 | Importance écologique et diversité des bactéries phototrophes anoxygéniques pourpres des sédiments meubles intertidaux (BioPourpre) | CNRS/INSU Initiative Structurante EC2CO | Cédric Hubas | 50 k€

2005-2008 | Effects of biodiversity on the functioning and stability of marine ecosystems : European scale comparisons (BIOFUSE) | EU network of excellence MARBEF (marine biodiversity and ecosystem functioning) | Lisandro Benedetti Secchi (Italia)

3.11 Thèses et postdocs (co)encadrées

2019 | Julie Gaubert | Metabolomic of Intertidal microphytobenthos | encadrement à 100%

2017-2020 | Antoine Prins | Rôle de la biodiversité microbienne dans le fonctionnement des sédiments intertidaux | soutenance prévue 2020 | ED 495 (Nantes) MNHN | 50% avec Bruno Jesus (Univ. Nantes)

2016-2019 | Elisabeth Riera | L'impression 3D : une technologie innovante pour la fabrication de récifs artificiels | soutenance prévue 2019 | ED 364 (Nice) MNHN | 50% avec Patrice Francour (Univ. Côte d'Azur)

2010-2013 | Claire Passarelli | Rôle des substances polymériques extracellulaires dans le

fonctionnement des écosystèmes côtiers | Décembre 2013 | ED 227 MNHN | 5 articles publiés [a12, a14, a15, a19, a21] | 50%

3.12 Masters et Licences encadrés

2020 | Maelle André | Diversité pigmentaires des biofilms de mangrove | L3 UNS | 2 mois

2020 | Maelle Bodo | Impact de l'acidification des océans sur la structure et le fonctionnement des assemblages microphytobenthiques | M2 SU | 6 mois

2019 | Théo Bordelet | Ecologie trophique du concombre de mer *Holoturia forskali* | IUT UBO | 2 mois

2019 | Adrien Le Rouzic | Influence de différents matériaux innovants sur le développement d'un biofilm en milieu marin | M2 MNHN | 6 mois

2018 | Axel Munerol | Lien entre microtopographie des substrats et diversité des biofilms marins | M2 Univ. Lorraine | 6 mois

2018 | Camille Le Guirriec | Distribution verticale des pigments dans les sédiments de mangroves de Guyane | M1 | 2 mois

2017 | Alexandre Lheriau | Les compositions en acides gras des sédiments intertidaux de la baie de Bourgneuf : un suivi annuel | L2 UPMC | 1 mois

2017 | Elisa Bou | Diversité des communautés

- phytoplanctoniques du lac Titicaca par l'analyse des profils pigmentaires en HPLC | L2 DUT | 2 mois
- 2016 | Baptiste Vivier | Sources et qualité de la matière organique particulaire assimilée par l'huître *Saccostrea glomerata* (Lac Wallis, Australie) | M1 | 6 mois
- 2016 | Audrey Loubet | Caractérisation de l'empreinte chimique des biofilms et son influence sur le recrutement larvaire d'*Acropora tenuis* | M2 | 6 mois | Aix-Marseille
- 2015 | Elisabeth Riera | diversité et rôle des biofilms de surface à l'interface air-eau en aquaculture | M1 | 2 mois | MNHN
- 2014 | Clément Joubert | stage volontaire | L3 | 7 semaines | UPMC
- 2013 | Faustine Vanel | Composition de la matière organique en suspension au cours d'un cycle de marée | M2 | 9 mois | EPHE |
- 2011 | Audrey Nicolas Segui | Composition des EPS de diatomées et de cyanobactéries, et devenir de ces molécules en présence de consommateurs | M1 | 2 mois | UPMC | en thèse | 1 article publié
- 2010 | Claire Passarelli | Rôle des structures biogéniques dans la structuration et le fonctionnement de l'écosystème benthique : approche expérimentale | M2 | 6 mois | ENS | en thèse | 1 article publié
- 2010 | Morgane Folschweiller | Etude biochimique des EPS associées à la dégradation de macrophytes dans l'Amazone | M1 | 1 mois | ENS
- 2009 | Mélanie Harté | Impact du broutage des nématodes sur la sécrétion en EPS des bactéries en milieu intertidal : approche en microcosme | M1 | 2 mois | MNHN SEP
- 2009 | Fabio Benedetti | Rôle des bactéries anoxygéniques dans la production de substances polymériques extracellulaires | Licence | 1 mois | Université P7
- 2009 | Calaivany Sachidhanandam | Production d'EPS par les micro-organismes dans les sédiments marins : impact des nématodes bactérivores | M1 | 2 mois | UPMC | 1 article publié
- 2008 | Samantha Tollworthy | Migration of epilithic diatoms in marine rocky shore sediments | M2 | 6 mois | University of St Andrews (USTAN) | - | Assistant Producer Icon Films, Bristol, UK
- 2008 | Melanie Chocholek | Effect of a salinity gradient on bacterial communities of marine intertidal sediments | M2 | 6 mois | USTAN | 1 article publié | en thèse à USTAN
- 2007 | Vincent Ouisse | Effet des développements d'algues vertes (*Enteromorpha* spp.) et des lentilles de résurgences sur le fonctionnement et la biodiversité d'une Baie sablo-vaseuse : l'Aber de Roscoff | M2 | 6 mois | 1 article publié | Ifremer Sète
- 2006 | Cédric Javanaud | Rôle des successions microphytobenthiques dans la production primaire de sédiments intertidaux contrastés – mise en évidence de l'importance des picoeu-

caryotes | M2 | 6 mois | Chargé de mission
Océans, Fondation GoodPlanet

3.13 Classes préparatoires BCPST

2015 | Baptiste Alglave, Floriane Benedetti, Arthur Engliehard | Travail d'Initiative Personnelle Encadré | BCPST | Janson de Sailly

2012 | Clémentine Justier, Nicolas Gouille, Camille Labaye, Fanny Defranoux | Travail d'Initiative Personnelle Encadré sur le thème : variabilité, prévision | BCPST | Janson de Sailly

2012 | Sixte Beaussant, Margaux Héritau, Camille Jamet, Alix Philpin de Piépape | Travail d'Initiative Personnelle Encadré sur le thème : variabilité, prévision | BCPST | Janson de Sailly