

Avertissement des scientifiques à l'humanité : micro-organismes et changement climatique

Résumé | Dans l'Anthropocène, où nous vivons actuellement, le changement climatique a un impact sur la plupart des vies sur Terre. Les micro-organismes soutiennent l'existence de toutes les formes de vie trophiques supérieures. Pour comprendre comment les êtres humains et les autres formes de vie sur Terre (y compris celles que nous n'avons pas encore découvertes) peuvent résister aux changements climatiques anthropiques, il est essentiel d'intégrer la connaissance de la « majorité invisible » microbienne. Nous devons apprendre non seulement comment les micro-organismes affectent le changement climatique (y compris la production et la consommation de gaz à effet de serre), mais aussi comment ils seront affectés par le changement climatique et d'autres activités humaines. Cette déclaration de consensus documente le rôle central et l'importance mondiale des micro-organismes dans la biologie des changements climatiques. Il avertit également l'humanité que l'impact du changement climatique dépendra dans une large mesure des réactions des micro-organismes, qui sont essentielles pour assurer un avenir écologiquement durable.

Traduction française par Sonia Burrel et Michel Federighi (Société Française de Microbiologie) de la déclaration de consensus publiée le 18 juin 2019 dans *Nature Reviews Microbiology*

<https://www.nature.com/articles/s41579-019-0222-5>

Cavicchioli R, Ripple WJ, Timmis KN, Azam F, Bakken LR, Baylis M, Behrenfeld MJ, Boetius A, Boyd PW, Classen AT, Crowther TW, Danovaro R, Foreman CM, Huisman J, Hutchins DA, Jansson JK, Karl DM, Koskella B, Mark Welch DB, Martiny JBH, Moran MA, Orphan VJ, Reay DS, Remais JV, Rich VI, Singh BK, Stein LY, Stewart FJ, Sullivan MB, van Oppen MJH, Weaver SC, Webb EA, Webster NS. Scientists' warning to humanity: microorganisms and climate change. *Nat Rev Microbiol*. 2019 Jun 18. PubMed PMID : 31213707.

Auteur correspondant : Ricardo Cavicchioli ; r.cavicchioli@unsw.edu.au

Adresses des auteurs :

- School of Biotechnology and Biomolecular Sciences, The University of New South Wales, Sydney, NSW, Australia
- Department of Forest Ecosystems and Society, Oregon State University, Corvallis, OR, USA
- Institute of Microbiology, Technical University Braunschweig, Braunschweig, Germany
- Scripps Institution of Oceanography, University of California San Diego, La Jolla, CA, USA
- Faculty of Chemistry, Biotechnology and Food science, Norwegian University of Life sciences, Ås, Norway.
- Institute of infection and Global Health, University of Liverpool, Liverpool, UK.
- Department of Botany and Plant Pathology, Oregon State University, Corvallis, OR, USA
- Alfred Wegener Institute, Helmholtz Center for Marine and Polar Research, Bremerhaven, Germany
- Max Planck Institute for Marine Microbiology, Bremen, Germany
- Institute for Marine and Antarctic Studies, University of Tasmania, Hobart, TAS, Australia
- Rubenstein School of Environment and Natural resources, and The Gund Institute for Environment, University of Vermont, Burlington, VT, USA
- Institute of Integrative Biology, ETH Zurich, Zurich, Switzerland
- Department of Life and Environmental Sciences, Polytechnic University of Marche, Ancona, Italy
- Stazione Zoologica Anton Dohrn, Naples, Italy
- Center for Biofilm Engineering, and Chemical and Biological Engineering Department, Montana State University, Bozeman, MT, USA
- Department of Freshwater and Marine Ecology, Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, University of Amsterdam, Amsterdam, Netherlands
- Department of Biological Sciences, Marine and Environmental Biology Section, University of Southern California, Los Angeles, CA, USA
- Biological Sciences Division, Earth and Biological Sciences Directorate, Pacific Northwest National Laboratory, Richland, WA, USA
- Daniel K. Inouye Center for Microbial Oceanography: Research and Education, School of Ocean and Earth Science & Technology, University of Hawaii at Manoa, Honolulu, HI, USA
- Department of Integrative Biology, University of California, Berkeley, CA, USA
- Marine Biological Laboratory, Woods Hole, MA, USA
- Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Irvine, CA, USA
- Department of Marine Sciences, University of Georgia, Athens, GA, USA
- Division of Geological and Planetary Sciences, California Institute of Technology, Pasadena, CA, USA
- School of Geosciences, University of Edinburgh, Edinburgh, UK
- Division of Environmental Health Sciences, School of Public Health, University of California, Berkeley, CA, USA
- Microbiology Department, and the Byrd Polar and Climate Research Center, The Ohio State University, Columbus, OH, USA
- Hawkesbury Institute for the Environment, and Global Centre for Land- Based Innovation, Western Sydney University, Penrith, NSW, Australia
- Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, AB, Canada
- School of Biological Sciences, Georgia Institute of Technology, Atlanta, GA, USA
- Department of Microbiology, and Department of Civil, Environmental and Geodetic Engineering, and the Byrd Polar and Climate Research Center, The Ohio State University, Columbus, OH, USA
- School of Biosciences, The University of Melbourne, Parkville, VIC, Australia
- Australian Institute of Marine Science, Townsville, QLD, Australia
- Department of Microbiology and Immunology, and Institute for Human Infections and Immunity, University of Texas Medical Branch, Galveston, TX, USA
- Australian Centre for Ecogenomics, University of Queensland, Brisbane, QLD, Australia

Les activités humaines et leurs effets sur le climat et l'environnement entraînent des extinctions sans précédent des animaux et des plantes, entraînent une perte de biodiversité¹⁻⁴ et mettent en danger la vie animale et végétale sur Terre⁵. Les pertes d'espèces, de communautés et d'[habitats](#) sont comparativement bien documentées, documentées et rendues publiques⁶. En revanche, les micro-organismes ne sont généralement pas abordés dans le contexte du changement climatique (en particulier l'effet du changement climatique sur les micro-organismes). Bien qu'invisibles à l'œil nu et donc quelque peu intangibles⁷, l'abondance ($\sim 10^{30}$ bactéries et archées totales)⁸ et la diversité des micro-organismes sous-tendent leur rôle dans le maintien d'un [écosystème](#) mondial sain : le monde microbien constitue le système de survie de la biosphère. Bien que les effets humains sur les micro-organismes soient moins évidents et certainement moins caractérisés, une préoccupation majeure est que les changements dans la biodiversité et les activités microbiennes affecteront la résilience de tous les autres organismes et, partant, leur capacité à réagir au changement climatique⁹.

Les micro-organismes jouent un rôle clé dans le cycle du carbone et des nutriments, la santé des animaux (y compris l'être humain) et des végétaux, l'agriculture et la [chaîne alimentaire](#) globale. Les micro-organismes vivent dans tous les environnements terrestres occupés par des organismes macroscopiques et constituent la seule forme de vie dans d'autres environnements, tels que les environnements souterrains profonds ([sous-sol](#)) et les environnements « extrêmes ». Les micro-organismes remontent à l'origine de la vie sur Terre il y a au moins 3,8 milliards d'années et ils existeront probablement bien au-delà de tout événement d'extinction futur. Bien que les micro-organismes jouent un rôle crucial dans la régulation du changement climatique, ils sont rarement au centre des études sur le changement climatique et ne sont pas pris en compte dans l'élaboration des politiques. Leur immense diversité et leurs réponses variées aux changements environnementaux rendent difficile la détermination de leur rôle dans l'écosystème. Dans cette déclaration de consensus, nous illustrons les liens entre les micro-organismes, les organismes macroscopiques et le changement climatique, et mettons en garde l'humanité que la majorité microscopique ne peut plus être l'élément invisible. Si

nous ne reconnaissons pas l'importance des processus microbiens, nous limitons fondamentalement notre compréhension de la biosphère de la Terre et de sa réponse au changement climatique, ce qui compromet les efforts déployés pour créer un avenir écologiquement durable⁶ ([Encadré 1](#)).

Portée de la déclaration de consensus

Dans cette déclaration de consensus, nous abordons les effets des micro-organismes sur le changement climatique, y compris les processus microbiens actifs sur le climat et leurs moteurs. Nous nous intéressons également aux effets du changement climatique sur les micro-organismes, en nous concentrant sur les influences du changement climatique sur la composition et la fonction de la communauté microbienne, les réponses physiologiques et l'adaptation évolutive. Bien que nous nous concentrons sur les connexions micro-organismes - climat, nous abordons également les activités humaines ayant un effet moins direct mais éventuellement synergique, telles que la pollution locale ou l'[eutrophisation](#).

Dans cette déclaration de consensus, nous définissons le terme « micro-organisme » comme tout organisme microscopique ou virus non visible à l'œil nu (inférieur à 50 μm) pouvant exister dans une forme unicellulaire, multicellulaire, biofilm ou virale. Outre les bactéries microscopiques, les archées, les eucaryotes et les virus, nous discutons de certains eucaryotes unicellulaires macroscopiques (par exemple, le [phytoplancton](#) marin de grande taille) et des champignons qui décomposent le bois. Notre intention n'est pas de couvrir de manière exhaustive tous les environnements ni toutes les influences anthropiques, mais de fournir des exemples tirés des principaux [biomes](#) (marin et terrestre) qui mettent en évidence les effets du changement climatique sur les processus microbiens et leurs conséquences. Nous évoquons également l'agriculture et les maladies infectieuses et le rôle des micro-organismes dans l'atténuation du changement climatique. Notre déclaration de consensus appelle les microbiologistes et les non-microbiologistes à se pencher sur le rôle des micro-organismes dans l'accélération ou l'atténuation des effets du changement climatique anthropique ([Encadré 1](#)).

Encadré 1. Avertissement des scientifiques

L'Alliance des Scientifiques du Monde (*Alliance of World Scientists*) et le Mouvement d'Alerte Scientifique (*Scientists' Warning Movement*) ont été constitués pour alerter l'humanité des impacts des activités humaines sur le climat et l'environnement de la planète. En 1992, 1 700 scientifiques ont signé le premier avertissement, soulignant que l'impact de l'être humain sur l'avenir du monde vivant était sérieusement compromis²⁶⁷. En 2017, 25 ans plus tard, le deuxième avertissement a été diffusé dans une publication signée par plus de 15 000 scientifiques⁵. Le mouvement a continué de croître et plus de 21 000 scientifiques ont approuvé l'avertissement. Au cœur de cet avertissement figure un appel lancé aux gouvernements et aux institutions pour qu'elles se détournent de la croissance économique et qu'elles privilégient une économie de la conservation afin de mettre fin à la destruction de l'environnement et que cela permette aux activités humaines de se réaliser en envisageant un avenir durable²⁶⁸. Le second avertissement est lié à une série d'articles qui traitent de sujets spécifiques, le premier décrivant l'importance de la conservation des zones humides²⁶⁹. Le « *Second Warning* », un film, vise également à documenter le plaidoyer des scientifiques en faveur de l'humanité pour remplacer le « *statu quo* » et inciter à prendre des mesures pour assurer la survie de toutes les espèces en évitant la crise actuelle de l'environnement et du changement climatique.

Les objectifs de développement durable des Nations Unies (*United Nations Sustainable Development Goals*), qui ont été formulés pour prendre conscience de la dignité, la paix et la prospérité des peuples et de la planète, aujourd'hui et à l'avenir⁶, complètent les objectifs de l'Alliance des Scientifiques du Monde. Les objectifs sont articulés autour des besoins environnementaux, économiques et sociaux, et traitent de la durabilité par l'élimination de la pauvreté, le développement de villes sûres et de populations éduquées, la mise en œuvre d'énergies renouvelables (production et consommation d'énergie) et une action urgente contre le changement climatique impliquant un usage équitable des ressources aquatiques et terrestres pour parvenir à développer une biosphère saine et moins polluée. Les objectifs reconnaissent qu'une gestion responsable des ressources naturelles limitées est nécessaire au développement de sociétés durables.

Notre déclaration de consensus représente un avertissement pour l'humanité du point de vue de la microbiologie. Pour cet [avertissement](#), l'objectif est de sensibiliser les microbiologistes et de lancer un appel à l'action pour qu'ils s'impliquent de plus en plus et que la recherche en microbiologie s'intègre de plus en plus dans les cadres permettant de lutter contre le changement climatique et de réaliser les objectifs de développement durable des Nations Unies ([Encadré 2](#)). Il s'appuie sur les efforts scientifiques et politiques précédents pour attirer l'attention sur le rôle des micro-organismes dans le changement climatique^{7,126,270-272} et leur grande pertinence pour la société⁷. Les microbiologistes peuvent approuver cet [avertissement](#) en devenant signataire.

Encadré 2. Un appel à l'action

L'avertissement des microbiologistes appelle à :

- Une plus grande reconnaissance du fait que tous les organismes multicellulaires, y compris les êtres humains, dépendent des micro-organismes pour leur santé et leur fonctionnement ; la vie microbienne est le système de soutien de la biosphère.
- L'inclusion des micro-organismes dans la recherche sur les changements climatiques, notamment dans les domaines des flux de carbone et d'azote.
- La prise en compte de variables environnementales et des contraintes pertinentes (biotiques et abiotiques) pour la conception expérimentale concernant l'étude des écosystèmes microbiens et du changement climatique.
- L'étude des réactions microbiennes physiologiques, communautaires et évolutives et des impacts sur le changement climatique.
- L'étude de l'utilité des mécanismes d'action microbienne pour la surveillance à long terme des flux de gaz à effet de serre provenant des biomes marins et terrestres et des secteurs agricole, industriel, de gestion des déchets et de la santé.
- L'intégration des processus microbiens dans les modèles d'écosystème et de système terrestres globaux afin d'améliorer les prévisions dans des scénarios de changement climatique.
- Le développement de technologies microbiennes innovantes pour minimiser et atténuer les impacts du changement climatique, réduire la pollution et éliminer la dépendance aux combustibles fossiles.
- L'introduction de l'enseignement dans les programmes scolaires des aspects de la microbiologie pertinents sur les plans personnel, social, environnemental et améliorer l'enseignement supérieur en microbiologie, afin d'avoir une population plus instruite et de futurs scientifiques bien formés.
- La prise en compte explicite des micro-organismes pour l'élaboration de décisions de politique et de gestion.
- La reconnaissance que tous les processus clés de la biosphère reposent sur les micro-organismes et sont fortement influencés par le comportement humain, ce qui nécessite l'intégration de la microbiologie dans la gestion et la promotion des objectifs de développement durable des Nations Unies (*United Nations Sustainable Development Goals*).

BIOME MARIN. Les biomes marins couvrent environ 70% de la surface de la Terre et vont des estuaires côtiers, des mangroves et des récifs coralliens aux océans découverts (**Figure 1**). Les micro-organismes phototrophes utilisent l'énergie du soleil dans les 200 m du haut de la colonne d'eau, tandis que la vie marine dans les zones plus profondes utilise des produits chimiques organiques et inorganiques pour produire de l'énergie¹⁰. Outre la lumière du soleil, la disponibilité d'autres formes d'énergie et de la température de l'eau (allant d'environ -2°C dans les mers recouvertes de glace à plus de 100°C dans les cheminées hydrothermales) influence la composition des communautés marines¹¹. La hausse des températures affecte non seulement les processus biologiques, mais réduit également la densité de l'eau et, donc, la stratification et la circulation, qui affectent la dispersion des organismes et le transport des nutriments. Les précipitations, la salinité et les vents affectent également la stratification, le mélange et la circulation. Les apports de nutriments provenant des flux d'air, de rivières et d'estuaires ont également une incidence sur la composition et le fonctionnement de la communauté microbienne, et le changement climatique affecte tous ces facteurs physiques.

La pertinence globale des micro-organismes pour les écosystèmes océaniques peut être appréciée par leur nombre et leur biomasse dans la colonne d'eau et le sous-sol : le nombre total de cellules est supérieur à 10^{29} (^{8,12-16}) et le *Census of Marine Life* estime que 90% des cellules la biomasse marine est microbienne. Au-delà de leur nombre, les micro-organismes marins remplissent des fonctions clés dans l'écosystème. En fixant le carbone et l'azote et en reminéralisant les matières organiques, les micro-organismes marins forment la base des réseaux alimentaires océaniques et donc des cycles globaux du carbone et des éléments nutritifs¹³. L'enfoncement, le dépôt et l'enfouissement de carbone fixé dans les matières organiques sous forme de particules dans les sédiments marins est un mécanisme essentiel à long terme pour la séquestration du CO₂ de l'atmosphère. Par conséquent, l'équilibre entre la régénération du CO₂ et des éléments nutritifs *via* la reminéralisation par rapport à l'enfouissement dans le fond marin détermine l'effet sur le changement climatique.

En plus de se réchauffer (en raison de l'augmentation des concentrations de CO₂ dans l'atmosphère augmentant l'effet de serre), les océans ont été acidifiés d'environ 0,1 pH depuis la

période pré-industrielle, avec une diminution supplémentaire prévue de 0,3 à 0,4 unités pH d'ici la fin du siècle¹⁷⁻¹⁹. Compte tenu du taux sans précédent de changement de pH¹⁹⁻²¹, il est nécessaire de savoir rapidement comment la vie marine réagira²². L'impact des concentrations élevées de gaz à effet de serre sur la température des océans, l'acidification, la stratification, le mélange, la circulation thermohaline, les apports en éléments nutritifs, l'irradiation et les phénomènes météorologiques extrêmes a des effets considérables sur le microbiote marin, notamment en ce qui concerne la productivité, les réseaux trophiques marins, la libération et la séquestration du carbone dans les fonds marins^{19,23-29}.

Les micro-organismes affectent le changement climatique. Le phytoplancton marin réalise la moitié de la fixation photosynthétique du CO₂ dans le monde (production primaire globale nette d'environ 50 PgC par an) et la moitié de la production d'oxygène, alors qu'elle ne représente que ~ 1% de la biomasse globale³⁰. En comparaison avec les plantes terrestres, le phytoplancton marin est réparti sur une plus grande surface, est soumis à moins de variations saisonnières et a des taux de renouvellement nettement plus rapides que ceux des arbres (en jours plutôt qu'en décennies)³⁰. Par conséquent, le phytoplancton réagit rapidement aux variations climatiques à l'échelle globale. Ces caractéristiques sont importantes lorsque l'on évalue les contributions du phytoplancton à la fixation du carbone et permettent de prévoir comment cette production peut varier en réponse aux changements climatiques. La prévision des effets du changement climatique sur la productivité primaire est compliquée par les cycles de efflorescence du phytoplancton qui sont affectés à la fois par le contrôle ascendant (par exemple, la disponibilité d'éléments nutritifs essentiels et le mélange vertical) et par le contrôle descendant (par exemple, le pâturage et les virus)^{27,30-34}. Les augmentations du rayonnement solaire, de la température et des apports d'eau douce dans les eaux de surface renforcent la stratification des océans et, par conséquent, réduisent le transport d'éléments nutritifs des eaux profondes aux eaux de surface, ce qui réduit la productivité primaire^{30,34,35}. À l'inverse, l'augmentation des niveaux de CO₂ peut augmenter la production primaire de phytoplancton, mais uniquement lorsque les éléments nutritifs ne sont pas limitants³⁶⁻³⁸⁵.

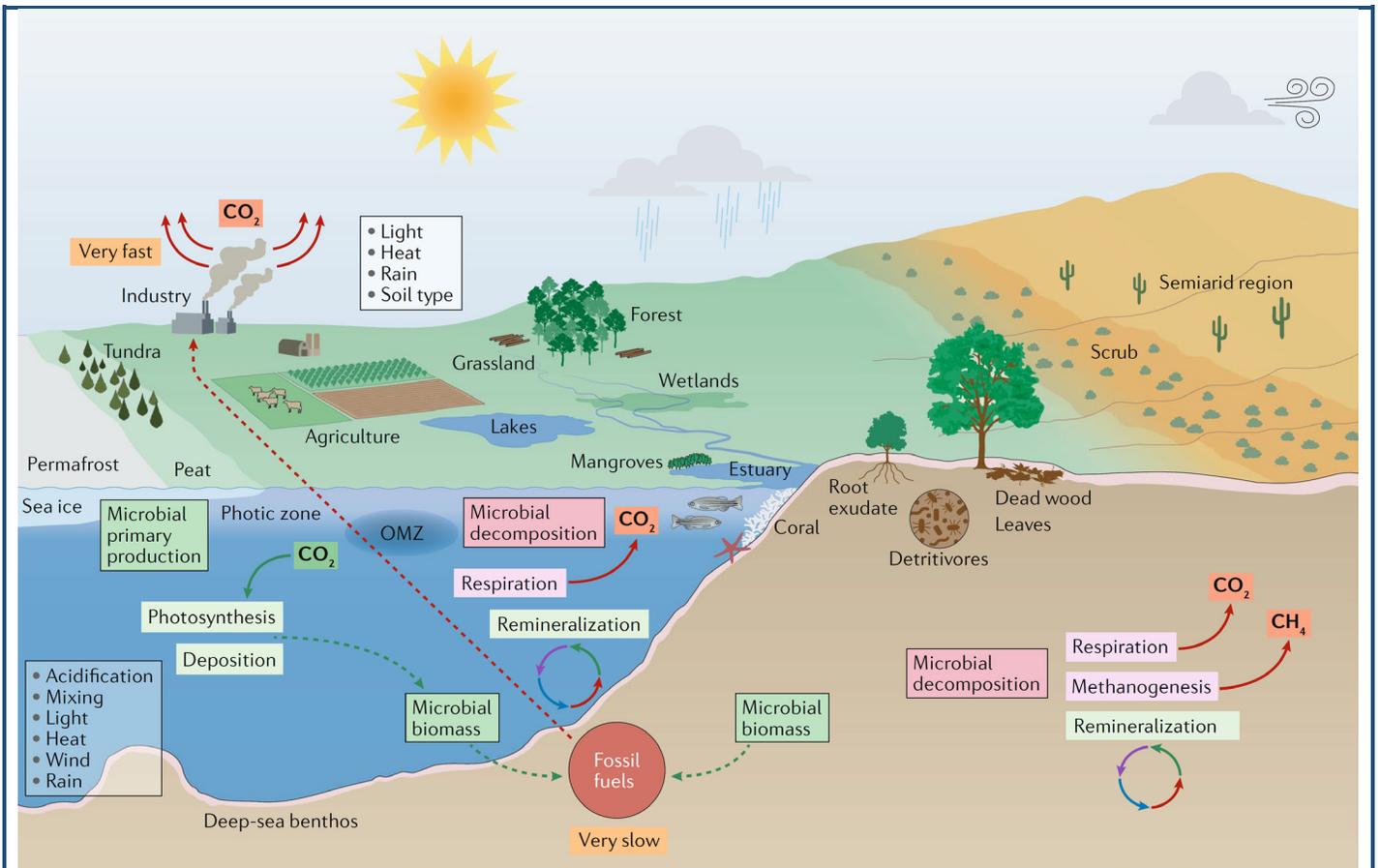


Figure 1. Micro-organismes et changement climatique dans les biomes marins et terrestres

Dans les environnements marins, la production primaire microbienne contribue de manière substantielle à la séquestration du CO_2 . Les micro-organismes marins recyclent également les nutriments pour les utiliser dans le réseau trophique marin et, ce faisant, libèrent du CO_2 dans l'atmosphère. Dans un large éventail d'environnements terrestres, les micro-organismes sont les principaux décomposeurs de la matière organique et libèrent dans le sol les éléments nutritifs nécessaires à la croissance des plantes, ainsi que le CO_2 et le CH_4 dans l'atmosphère. La biomasse microbienne et d'autres matières organiques (restes de plantes et d'animaux) sont converties en combustibles fossiles sur des millions d'années. En revanche, la combustion de combustibles fossiles libère des gaz à effet de serre. En conséquence, le cycle du carbone est extrêmement déséquilibré et les niveaux de CO_2 dans l'atmosphère continueront à augmenter tant que les combustibles fossiles continueront à être brûlés. Les nombreux effets des activités humaines, notamment l'agriculture, l'industrie, les transports, la croissance démographique et la consommation humaine, associés à des facteurs environnementaux locaux, notamment le type de sol et la lumière, ont une grande influence sur le réseau complexe d'interactions microbiennes qui se produisent avec d'autres micro-organismes, plantes et animaux. Ces interactions dictent la manière dont les micro-organismes réagissent au changement climatique et l'affectent (par exemple, par le biais des émissions de gaz à effet de serre) et comment le changement climatique (par exemple, des niveaux plus élevés de CO_2 , le réchauffement et les changements de précipitations) affectent les réponses microbiennes. OMZ, zone d'oxygène minimum.

Certaines études indiquent que la densité globale de phytoplancton océanique a globalement diminué au cours du siècle dernier³⁹, mais ces conclusions ont été remises en cause en raison de la disponibilité limitée de données sur le phytoplancton à long terme, des différences méthodologiques dans la génération de données et de la grande variabilité annuelle et décadaire de la production de phytoplancton⁴⁰⁻⁴³. De plus, d'autres études suggèrent une augmentation globale de la production de phytoplancton océanique⁴⁴ et des changements dans des régions spécifiques ou des groupes de phytoplancton spécifiques^{45,46}. La banquise (*Sea Ice Index*) est en déclin, ce qui entraîne une pénétration accrue de la lumière et potentiellement une production primaire accrue⁴⁷ ; cependant, les prévisions sont contradictoires concernant les effets des modèles de mélange et de modifications de l'apport en éléments nutritifs variables et les tendances de la productivité dans les zones polaires³⁴. Cela souligne la nécessité de collecter des données à long terme sur la production de phytoplancton et la composition de la communauté microbienne. Des données à long terme sont nécessaires pour prédire de manière fiable la manière dont les fonctions microbiennes réagiront au changement climatique. Toutefois, il existe très peu de données de ce type (par exemple, les données des études *Hawaii Ocean Time-Series* et *Bermuda Atlantic Time-Series*)⁴⁸⁻⁵⁰. Dans ce contexte, l'expédition *Global Ocean Sampling Expedition*⁵¹, les études faites dans l'océan Austral^{52,53}, et le *Tara Oceans Consortium*^{11,54-59} fournissent des données sur le métagénome qui constituent une base de référence précieuse pour les micro-organismes marins.

Les diatomées représentent entre 25 et 45% de la production primaire totale dans les océans⁶⁰⁻⁶², en raison de leur prévalence dans les zones pélagiques lorsque la biomasse totale de phytoplancton est maximale⁶³. Les diatomées ont une vitesse de chute relativement élevée par rapport aux autres groupes de phytoplancton et représentent environ 40% des exportations de carbone en particules jusqu'à la profondeur^{62,64}. Les enrichissements saisonniers physiques en nutriments de surface favorisent la prolifération de diatomées. Les changements climatiques anthropiques affecteront directement ces cycles saisonniers, en modifiant le calendrier des proliférations et en diminuant leur biomasse, ce qui réduira la production primaire et l'absorption de CO₂⁶⁵. Les données de télédétection suggèrent un déclin global des diatomées entre

1998 et 2012, en particulier dans le Pacifique Nord, qui est associé à une faible profondeur de la couche de surface associée à des concentrations plus faibles en nutriments⁴⁶.

En plus de la contribution du phytoplancton marin à la séquestration du CO₂^{30,66-68}, des archées et des bactéries chimiolithoautotrophes fixent le CO₂ dans l'obscurité des eaux profondes de l'océan⁶⁹ et à la surface lors de l'hiver polaire⁷⁰. Les bactéries marines et les archées contribuent également de manière substantielle à la respiration de l'océan en surface et au cycle de nombreux éléments¹⁸. Les méthanogènes et les méthanotrophes des fonds marins sont d'importants producteurs et consommateurs de CH₄, mais leur influence sur le flux atmosphérique de ce gaz à effet de serre est incertaine⁷¹. Les virus marins, les bactéries bactériovores et les herbivores eucaryotes sont également des composants importants des réseaux alimentaires microbiens ; Par exemple, les virus marins influent sur l'efficacité de la séquestration du carbone et de son dépôt dans les profondeurs de l'océan⁵⁷. Le changement climatique affecte les interactions prédateur-proie, y compris les interactions virus-hôte, et donc les cycles biogéochimiques mondiaux⁷². Les zones minimales en oxygène (ZOM) se sont étendues au cours des 50 dernières années en raison du réchauffement des océans, qui réduisent la solubilité de l'oxygène⁷³⁻⁷⁵. Les ZOM sont des réserves mondiales pour l'azote réactif et la production microbienne de N₂ et de N₂O représente environ 25 à 50% des pertes en azote de l'océan à l'atmosphère. De plus, les ZOM sont les plus grands réservoirs de méthane pélagiques de l'océan et contribuent de manière substantielle au cycle du méthane en haute mer. L'expansion future observée et prévue des ZOM pourrait donc avoir une incidence considérable sur les bilans en éléments nutritifs et en gaz à effet de serre des océans, ainsi que sur la distribution d'organismes dépendants de l'oxygène⁷³⁻⁷⁵.

Les 50 cm supérieurs de sédiments d'eaux profondes contiennent $\sim 1 \times 10^{29}$ micro-organismes^{8,16}, et l'abondance totale d'aracées et de bactéries dans ces sédiments augmente avec la latitude (de 34°N à 79°N) avec des taxons spécifiques (tels que le groupe marin *Thaumarchaeota*) ont contribué de manière disproportionnée à l'augmentation⁷⁶. Les micro-organismes benthiques présentent des schémas biogéographiques et réagissent aux variations de la quantité et de la qualité des particules qui se déposent sur le fond marin⁷⁷. En conséquence, le changement climatique devrait affecter

particulièrement les processus fonctionnels que les archées benthiques des grands fonds marins effectuent (comme l'oxydation de l'ammoniac) et les cycles biogéochimiques associés⁷⁶.

Les aérosols affectent la formation des nuages, influençant ainsi l'irradiation par la lumière solaire et les précipitations, mais la mesure dans laquelle et la manière dont ils influencent le climat restent incertaines⁷⁸. Les aérosols marins consistent en un mélange complexe de sel marin, de sulfate de sel marin et de molécules organiques et peuvent jouer le rôle de noyaux pour la condensation des nuages, influençant ainsi le bilan radiatif et donc le climat^{79,80}. Par exemple, les aérosols biogéniques dans les environnements marins éloignés (par exemple, l'océan Austral) peuvent augmenter le nombre et la taille des gouttelettes de nuages, ayant des effets similaires sur le climat que les aérosols dans les régions hautement polluées⁸⁰⁻⁸³. Spécifiquement, le phytoplancton émet du sulfure de diméthyle et son dérivé sulfate favorise la condensation dans les nuages^{79,84}. Comprendre la manière dont le phytoplancton marin contribue aux aérosols permettra de mieux prévoir l'impact des conditions océaniques en mutation sur les nuages et sur le climat⁸⁴. En outre, l'atmosphère elle-même contient environ 10^{22} cellules microbiennes et il sera utile de déterminer l'aptitude des micro-organismes atmosphériques à se développer et à former des agrégats pour évaluer leur influence sur le climat⁸.

Les habitats côtiers recouverts de végétation jouent un rôle important dans la séquestration du carbone. Ils sont déterminés par l'ensemble du spectre trophique, des prédateurs aux herbivores, en passant par les plantes et leurs communautés microbiennes associées⁸⁵. L'activité humaine, y compris les changements climatiques anthropiques, a réduit ces habitats de 25 à 50% au cours des 50 dernières années, et l'abondance des prédateurs marins a diminué de 90%⁸⁵⁻⁸⁷. Étant donné cette perturbation aussi étendue, il convient d'évaluer les effets sur les communautés microbiennes, car l'activité microbienne détermine la quantité de carbone reminéralisée et libérée sous forme de CO_2 et de CH_4 .

Le changement climatique affecte les micro-organismes. Le changement climatique perturbe les interactions entre espèces et oblige les espèces à s'adapter, à migrer et à être remplacées par d'autres ou à disparaître^{28,88}. Le réchauffement des océans,

l'acidification, l'eutrophisation et la surexploitation (par exemple, la pêche, le tourisme) sont à l'origine du déclin des récifs coralliens et peuvent entraîner une réorientation des écosystèmes vers les macro-algues⁸⁹⁻⁹³ et les tapis cyanobactériens benthiques^{94,95}. La capacité des coraux à s'adapter au changement climatique est fortement influencée par les réactions des micro-organismes associés, notamment les symbiotes des micro-algues et les bactéries⁹⁶⁻⁹⁸. Les centaines, voire les milliers d'espèces microbiennes, qui vivent sur les coraux sont essentielles à la santé de leur hôte, par exemple en recyclant les déchets, en fournissant les nutriments essentiels et les vitamines et en aidant le système immunitaire à lutter contre les agents pathogènes⁹⁹. Cependant, les perturbations environnementales ou le blanchissement des coraux peuvent modifier rapidement le microbiome corallien. Ces changements influent sans aucun doute sur les fonctions écologiques et la stabilité du système corail - micro-organismes, affectant potentiellement la capacité et le rythme d'adaptation des coraux au changement climatique, ainsi que les relations entre les coraux et les autres composantes de l'écosystème récifal^{99,100}.

En général, les micro-organismes peuvent se disperser plus facilement que les organismes macroscopiques. Néanmoins, des distinctions biogéographiques se produisent pour de nombreuses espèces microbiennes, la dispersion, le mode de vie (par exemple, l'association à l'hôte) et les facteurs environnementaux influençant fortement la composition et le fonctionnement de la communauté^{54,101-103}. Les courants marins et les gradients thermiques et latitudinaux sont particulièrement importants pour les communautés marines^{104,105}. Si le passage à des environnements plus favorables est impossible, le changement évolutif peut être le seul mécanisme de survie⁸⁸. Les micro-organismes, tels que les bactéries, les archées et les microalgues, ayant une grande taille de population et une génération asexuée rapide, ont un potentiel adaptatif élevé²². Relativement peu d'études ont examiné l'adaptation évolutive à l'acidification des océans ou à d'autres variables environnementales pertinentes pour le changement climatique^{22,28}. De même, les mécanismes moléculaires des réponses physiologiques et leurs implications pour les cycles biogéochimiques sont mal compris¹⁸.

Cependant, plusieurs études ont démontré les effets de niveaux élevés de CO_2 sur des espèces de phytoplancton

individuelles, susceptibles de perturber les processus plus généraux au niveau de l'écosystème. Une expérience sur le terrain a montré que l'augmentation des niveaux de CO₂ confère un avantage sélectif à une microalgue toxique, *Vicicitus globosus*, et perturbe le transfert de matière organique entre les niveaux trophiques¹⁰⁶. Le genre *Trichodesmium* marin cyanobactérien répond à l'exposition à long terme (4,5 ans) à des niveaux élevés de CO₂ avec des modifications génétiques irréversibles qui augmentent la fixation et la croissance de l'azote¹⁰⁷. Pour l'algue verte photosynthétique *Ostreococcus tauri*, des niveaux élevés de CO₂ augmentent la croissance, la taille des cellules et les ratios carbone / azote¹⁰⁸. Des niveaux de CO₂ plus élevés affectent également la structure de la population d'*O. tauri*, avec des changements dans les écotypes et l'occupation des niches, affectant ainsi les réseaux trophiques plus larges et les cycles biogéochimiques¹⁰⁸. Plutôt que de produire de plus grosses cellules, *Emiliania huxleyi*, une espèce de phytoplancton calcifiant, réagit aux effets combinés de la température élevée et des niveaux élevés de CO₂ (et de l'acidification associée) en produisant des cellules plus petites contenant moins de carbone¹⁰⁹. Cependant, pour cette espèce, les taux de production globaux ne changent pas du fait de l'adaptation évolutive à des niveaux de CO₂ plus élevés¹⁰⁹. Les réponses aux niveaux de CO₂ diffèrent entre les communautés (par exemple, entre le phytoplancton arctique et le phytoplancton antarctique¹¹⁰). Une étude en mésocosme a identifié des changements variables dans la diversité des virus qui infectent *E. huxleyi* lorsqu'elle se développe sous des niveaux de CO₂ élevés, et a souligné la nécessité de déterminer si les niveaux élevés de CO₂ affectaient directement les virus, les hôtes ou leurs interactions¹¹¹. Ces exemples illustrent la nécessité d'améliorer notre compréhension des processus évolutifs et d'intégrer cette connaissance dans les prévisions des effets du changement climatique.

L'acidification des océans affecte l'homéostasie du pH intracellulaire des micro-organismes marins^{18,112}. Les espèces les moins aptes à réguler le pH interne seront plus affectées et des facteurs tels que la taille de l'organisme, l'état d'agrégation, l'activité métabolique et le taux de croissance influencent la capacité de régulation¹¹².

Un pH plus faible amène les bactéries et les archées à modifier l'expression des gènes de manière à favoriser le maintien des cellules plutôt que la croissance¹⁸. Dans les

mésocosmes à faible biomasse de phytoplancton, les bactéries consacrent plus de ressources à l'homéostasie du pH que les bactéries des mésocosmes enrichis en éléments nutritifs à forte biomasse de phytoplancton. En conséquence, on prévoit que l'acidification des océans modifiera la chaîne alimentaire microbienne en modifiant l'efficacité de la croissance cellulaire, le cycle du carbone et les flux d'énergie; les effets les plus importants étant attendus dans les régions oligotrophes, qui comprennent la majeure partie de l'océan¹⁸. Des comparaisons expérimentales de croissance de *Synechococcus* sp. dans des conditions de pH actuelles et prédites ont montré des effets non seulement sur les cyanobactéries mais également sur les virus cyanophages qui les infectent¹¹³.

La température et la latitude sont en corrélation avec la diversité, la distribution et / ou la température optimale (T_{opt}) de certains taxons marins, les modèles prévoyant que la hausse des températures entraînera un déplacement des communautés vers le froid^{52,114-118}. Cependant, le phytoplancton provenant d'eaux polaires et tempérées était nettement plus élevé que les températures environnementales et un modèle éco-évolutif prédit que la T_{opt} pour le phytoplancton tropical serait nettement plus élevée que les valeurs expérimentales observées¹¹⁶. Comprendre comment les micro-organismes sont bien adaptés à la température ambiante et prévoir comment ils réagiront au réchauffement nécessite des évaluations allant au-delà de la T_{opt} , qui est généralement un mauvais indicateur de l'adaptation physiologique et écologique des micro-organismes dans des environnements froids¹¹⁹.

De nombreux facteurs environnementaux et physiologiques influencent les réponses et la compétitivité globale des micro-organismes dans leur environnement d'origine. Par exemple, des températures élevées augmentent la synthèse des protéines dans le phytoplancton eucaryote tout en réduisant la concentration en ribosome cellulaire¹²⁰. Étant donné que la biomasse de phytoplancton eucaryote est d'environ 1 Gt C¹³ et que les ribosomes sont riches en phosphates, une modification du ratio azote sur phosphate induite par les changements climatiques aura une incidence sur l'allocation des ressources dans l'océan¹²⁰. On pense que le réchauffement des océans favorise les types de plancton plus petits que les plus grands, modifiant ainsi les flux biogéochimiques tels que l'exportation de particules¹²¹. L'augmentation de la température des océans, l'acidification et la diminution des réserves de nutriments

devraient augmenter la libération extracellulaire de matière organique dissoute issue du phytoplancton, des modifications de la [boucle microbienne](#) pouvant entraîner une augmentation de la production microbienne aux dépens des niveaux trophiques supérieurs¹²². Le réchauffement peut également réduire l'effet négatif d'une restriction en fer pour la croissance des cyanobactéries fixatrices d'azote, avec des conséquences potentiellement importantes pour le nouvel azote fourni aux réseaux trophiques du futur réchauffement des océans¹²³. Une attention particulière doit être portée à la manière de quantifier et d'interpréter les réactions des micro-organismes environnementaux aux changements des écosystèmes et aux stress liés aux changements climatiques^{124,125}. Il reste donc à s'interroger sur les conséquences fonctionnelles des changements de communautés, telles que les modifications de la reminéralisation du carbone par rapport à la séquestration du carbone et le cycle des éléments nutritifs.

BIOME TERRESTRE. La biomasse terrestre est environ 100 fois plus importante que la biomasse marine et les plantes terrestres représentent une proportion importante de la biomasse totale de la Terre¹⁵. Les installations terrestres réalisent environ la moitié de la production primaire mondiale nette^{30,67}. Les sols stockent environ 2 000 milliards de tonnes de carbone organique, ce qui est plus que le réservoir de carbone combiné dans l'atmosphère et la végétation¹²⁶. Le nombre total de micro-organismes dans les environnements terrestres est d'environ 10^{29} , ce qui est similaire au nombre total dans les environnements marins⁸. Les micro-organismes du sol régulent la quantité de carbone organique stocké dans le sol et libéré dans l'atmosphère, et influencent indirectement le stockage de carbone dans les plantes et les sols en fournissant des macronutriments régulant la productivité (azote et phosphore)^{126,127}. Les plantes fournissent une quantité substantielle de carbone à leurs symbiotes fongiques mycorhiziens et, dans de nombreux écosystèmes, les champignons mycorhiziens sont responsables de l'acquisition de quantités substantielles d'azote et de phosphore par les plantes¹²⁸.

Les plantes éliminent le CO₂ de l'atmosphère par la [photosynthèse](#) et créent des matières organiques qui alimentent les écosystèmes terrestres. À l'inverse, la respiration [autotrophe](#) des plantes (60 Pg C par an) et la respiration

[hétérotrophe](#) des micro-organismes (60 Pg C par an) rejettent du CO₂ dans l'atmosphère^{126,129}. La température influe sur l'équilibre entre ces processus opposés et donc sur la capacité de la biosphère terrestre à capturer et à stocker les émissions de carbone anthropiques (actuellement, stockant environ un quart des émissions) ([Figure 1](#)). Le réchauffement devrait accélérer la libération de carbone dans l'atmosphère¹²⁹.

Les forêts couvrent environ 30% de la surface terrestre, contiennent environ 45% du carbone terrestre, représentent environ 50% de la production primaire terrestre et séquestrent jusqu'à 25% du CO₂ anthropique^{130,131}. Les prairies couvrent environ 29% de la surface terrestre¹³². Les régions non forestières, arides et semi-arides (47%) sont importantes pour le bilan du carbone et réagissent différemment aux changements climatiques anthropiques par rapport aux régions forestières^{132,133}. Les lacs représentent environ 4% de la superficie terrestre non glacée¹³⁴ et les lacs peu profonds émettent des quantités importantes de CH₄^{135,136}. La tourbe (litière végétale décomposée) couvre environ 3% de la surface du sol et, du fait que la productivité de la plante dépasse la décomposition, les tourbières intactes fonctionnent comme une réserve de carbone et contiennent environ 30% du carbone du sol mondial^{137,138}. Dans le pergélisol, l'accumulation de carbone dans la matière organique (restes de plantes, d'animaux et de micro-organismes) dépasse de loin les pertes respiratoires, créant ainsi la plus grande réserve de carbone terrestre¹³⁹⁻¹⁴¹. Un réchauffement climatique de 1,5 à 2°C (par rapport à la température moyenne à la surface de la planète au cours des années 1850 à 1900) devrait réduire le pergélisol de 28 à 53% (par rapport aux niveaux au cours des années 1960 à 1990)¹⁴², ce qui permettra de disposer de grands réservoirs de carbone pour les organismes microbiens et des émissions de gaz à effet de serre.

Les évaluations des 10 premiers centimètres de sol¹⁴³ et des profils complets jusqu'à 100 cm de profondeur, contenant des stocks de carbone plus anciens¹⁴⁴, montrent que le réchauffement augmente les pertes de carbone dans l'atmosphère. L'explication des différences de perte de carbone entre différents sites de sol nécessitera une plus grande gamme de variables prédictives (en plus de la teneur en matière organique du sol, de la température, des précipitations, du pH et de la teneur en argile)^{145,146}. Néanmoins, les prévisions issues des évaluations mondiales des réponses au réchauffement

indiquent que la perte de carbone terrestre causée par le réchauffement provoque une rétroaction positive qui accélérera le changement climatique¹⁴³, en particulier dans les sols froids et tempérés, qui stockent une grande partie du carbone du sol mondial¹⁴⁷.

Les micro-organismes affectent le changement climatique.

Des niveaux plus élevés de CO₂ dans l'atmosphère augmentent la productivité primaire et donc la litière de feuilles et de racines des forêts¹⁴⁸⁻¹⁵⁰, ce qui entraîne une augmentation des émissions de carbone en raison de la dégradation par les micro-organismes¹⁵¹. Des températures plus élevées favorisent des taux plus élevés de décomposition de la matière organique terrestre¹⁵². L'effet de la température n'est pas simplement un effet cinétique sur les vitesses de réaction microbiennes, il résulte des intrants végétaux stimulant la croissance microbienne¹⁵²⁻¹⁵⁴.

Plusieurs facteurs environnementaux locaux (tels que la composition de la communauté microbienne, la densité du bois mort, la disponibilité en azote et l'humidité) influent sur les taux d'activité microbienne (par exemple, la colonisation fongique du bois) nécessitant des prédictions d'un [modèle terrestre](#) de pertes en carbone du sol dues au réchauffement climatique afin de mettre en place des contrôles locaux des processus écosystémiques¹⁵⁵. À cet égard, la disponibilité en éléments nutritifs des plantes affecte le bilan de carbone net des forêts, les forêts pauvres en éléments nutritifs libérant plus de carbone que les forêts riches en éléments nutritifs¹⁵⁶. La respiration microbienne peut être plus faible dans les forêts riches en éléments nutritifs car les plantes fournissent moins de carbone (par exemple, sous forme d'exsudats de racines) aux micro-organismes de la [rhizosphère](#)¹⁵⁷.

Les plantes libèrent environ 50% du carbone fixé dans le sol, qui est disponible pour la croissance microbienne¹⁵⁸⁻¹⁶⁰. Outre les micro-organismes utilisant les exsudats comme source d'énergie, ceux-ci peuvent perturber les associations organo-minérales, libérant des composés organiques des minéraux utilisés pour la respiration microbienne, augmentant ainsi la libération de carbone¹⁵⁹. La pertinence de ces interactions entre minéraux et plantes illustre l'importance des interactions biotiques - abiotiques, en plus des interactions biotiques (interaction entre plantes et micro-organismes) lorsque l'on évalue l'influence du changement climatique¹⁵⁹. Des modèles

thermodynamiques intégrant les interactions de micro-organismes et d'enzymes sécrétées avec la matière organique et les minéraux ont été utilisés pour prédire les rétroactions carbone - climat du sol en réponse à l'augmentation de la température ; une étude a prédit une rétroaction carbone - climat plus variable, mais plus faible, d'un modèle thermodynamique que d'un modèle statique¹⁶⁰.

La disponibilité de la matière organique du sol pour la dégradation microbienne par rapport au stockage à long terme dépend de nombreux facteurs environnementaux, notamment des caractéristiques du sol, son acidité et son état d'oxydoréduction, de la disponibilité de l'eau ; du climat ; et des types de micro-organismes présents dans le sol¹⁶¹. La nature de la matière organique, en particulier la complexité du substrat, affecte la décomposition par les micro-organismes. De plus, la capacité microbienne à accéder à la matière organique diffère selon les types de sol (par exemple, avec une teneur en argile différente)¹⁶². Si l'accès est pris en compte, l'augmentation des niveaux de CO₂ dans l'atmosphère devrait permettre une plus grande décomposition microbienne et une rétention moindre du carbone organique dans le sol¹⁶².

Les concentrations élevées de CO₂ renforcent la compétition pour l'azote entre les plantes et les micro-organismes¹⁶³. Les herbivores (invertébrés et mammifères) ont une incidence sur la quantité de matière organique renvoyée dans le sol et, partant, sur la biomasse et l'activité microbiennes¹⁶⁴. Par exemple, les sauterelles diminuent la biomasse et la demande en azote des plantes, augmentant ainsi l'activité microbienne¹⁶³. Le changement climatique peut réduire l'herbivorie, entraînant des modifications globales des cycles mondiaux de l'azote et du carbone qui réduisent la séquestration du carbone terrestre¹⁶³. Les [détritivores](#) (par exemple, les vers de terre) influencent les émissions de gaz à effet de serre en affectant indirectement les plantes (par exemple, en augmentant la fertilité du sol) et les micro-organismes du sol¹⁶⁵. Les vers de terre modifient les sols en se nourrissant, en creusant des terriers et en déposant des déchets. L'environnement intestinal anaérobie des vers de terre héberge des micro-organismes qui effectuent la [dénitrification](#) et produisent du N₂O. Les vers de terre améliorent la fertilité du sol et leur présence peut entraîner des émissions nettes de gaz à effet de serre¹⁶⁵, bien que les effets combinés de la hausse de la température et de la diminution des précipitations sur

l'alimentation des détritivores et la respiration microbienne puissent réduire les émissions¹⁶⁶.

Dans les tourbières, la litière résistante à la pourriture (par exemple, les composés phénoliques antimicrobiens et les polysaccharides de la mousse de sphaigne) inhibe la décomposition microbienne et la saturation en eau restreint les échanges d'oxygène et favorise la croissance des anaérobies ainsi que la libération de CO₂ et de CH₄^{137,167}. L'augmentation de la température et la diminution de la teneur en eau du sol provoquée par le changement climatique favorisent la croissance des plantes vasculaires (arbustes de la famille des Ericacées) mais réduisent la productivité de la tourbe. Les changements dans la composition de la litière végétale et les processus microbiens associés (par exemple, réduction de l'immobilisation de l'azote et amélioration de la respiration hétérotrophe) font que les tourbières passent d'un statut de réserve de carbone à celui de sources de carbone¹³⁷.

La fusion et la dégradation du pergélisol permettent la décomposition microbienne de carbone précédemment gelé, libérant du CO₂ et du CH₄^{139-141,168,169}. L'érosion côtière du pergélisol conduira à la mobilisation de grandes quantités de carbone dans l'océan, avec des émissions potentiellement importantes de CO₂ dues à une reminéralisation microbienne accrue¹⁷⁰, créant une boucle de rétroaction positive accélérant le changement climatique^{139-141,168-171}. La fonte du pergélisol entraîne une augmentation des sols saturés en eau¹⁷², ce qui favorise la production anaérobie de CH₄ par les méthanogènes et la production de CO₂ par divers micro-organismes. La production est lente comparée au métabolisme dans les sols aérobies drainés, qui libèrent du CO₂ plutôt que du CH₄. Cependant, une étude en laboratoire de 7 ans sur la production de CO₂ et de CH₄ a révélé qu'une fois que les communautés méthanogènes sont devenues actives pour dégeler le pergélisol des quantités égales de CO₂ et de CH₄ se sont formées dans des conditions anoxiques. De plus, il a été prédit que les émissions de carbone d'environnements anoxiques entraîneront le préférentiellement le changement climatique dans les années à venir que les émissions provenant d'environnements aérobiques¹⁷².

Une étude du mésocosme de 15 ans simulant l'environnement de lacs d'eau douce a permis de déterminer que les effets combinés de l'eutrophisation et du réchauffement pouvaient entraîner une forte augmentation de

l'ébullition du CH₄ (bulles de gaz accumulé)¹³⁵. Les petits lacs étant sensibles à l'eutrophisation et ayant tendance à se situer dans des régions sensibles au climat, le rôle des micro-organismes lacustres dans les émissions de gaz à effet de serre dans le monde doit être évalué^{135,136}.

Le changement climatique affecte les micro-organismes. Les changements climatiques peuvent influencer la structure et la diversité des communautés microbiennes directement (par exemple, la saisonnalité et la température) ou indirectement (par exemple, la composition des plantes, la litière de plantes et les exsudats de racines). La diversité microbienne du sol influence la diversité des plantes et est importante pour les fonctions de l'écosystème, y compris le cycle du carbone^{173,174}.

Le réchauffement à court terme en laboratoire et le réchauffement géothermique naturel à long terme (plus de 50 ans) ont initialement entraîné une augmentation de la croissance et de la respiration des micro-organismes du sol, entraînant une libération nette de CO₂ et un épuisement subséquent des substrats, entraînant une diminution de la biomasse et une réduction de l'activité microbienne¹⁷⁵. Cela implique que les communautés microbiennes ne s'adaptent pas facilement à des températures plus élevées, et les effets qui en résultent sur les vitesses de réaction et l'épuisement du substrat réduisent la perte globale de carbone¹⁷⁵. En revanche, une étude de 10 ans a révélé que les communautés de sols s'adaptent à une augmentation de la température en modifiant la composition et les modes d'utilisation du substrat, entraînant une perte de carbone inférieure à celle qui aurait été obtenue sans adaptation¹⁷⁶. Des changements substantiels dans les communautés bactériennes et fongiques ont également été observés dans les sols forestiers avec une plage de température annuelle moyenne supérieure à 20°C¹⁷⁷ et en réponse au réchauffement lors d'une étude de 9 ans sur les sols de prairies d'herbes hautes¹⁷⁸.

Deux études ont évalué les effets de températures élevées sur les taux de respiration microbienne ainsi que sur les mécanismes et les résultats de l'adaptation^{179,180}. Les études ont porté sur une large gamme de températures environnementales (allant de -2 à 28°C), de sols de terres sèches (110 échantillons) et de sols boréaux, tempérés et tropicaux (22 échantillons), et ont évalué la réaction des communautés à 3 températures différentes (~ 10-30°C).

L'adaptation thermique était liée aux caractéristiques biophysiques des membranes cellulaires et des enzymes (reflétant des compromis activité-stabilité¹⁸⁰) et au potentiel génomique des micro-organismes (dans des environnements plus chauds, des communautés microbiennes ayant des modes de vie plus variés¹⁷⁹). Les taux de respiration par unité de biomasse étaient plus faibles dans les sols provenant d'environnements à température élevée, ce qui indique que l'adaptation thermique des communautés microbiennes peut atténuer les rétroactions positives du climat. Cependant, comme la respiration dépend de multiples facteurs inter-reliés (pas seulement d'une variable, telle que la température), de telles données mécanistiques de la physiologie microbienne doivent être représentées dans des modèles biogéochimiques d'étude des rétroactions climatiques.

Les réactions de croissance microbienne aux changements de température sont complexes et variées¹⁸¹. L'efficacité de la croissance microbienne est une mesure de l'efficacité avec laquelle les micro-organismes convertissent la matière organique en biomasse, l'efficacité étant inférieure, ce qui signifie que plus de carbone est rejeté dans l'atmosphère^{182,183}. Une étude en laboratoire d'une semaine a révélé que l'augmentation de la température entraînait une augmentation du renouvellement microbien mais ne modifiait en rien l'efficacité de la croissance microbienne, et prédit que le réchauffement favoriserait l'accumulation de carbone dans le sol¹⁸³. Une étude de terrain portant sur 18 ans a montré que l'efficacité microbienne était réduite lorsque la température du sol était élevée avec une décomposition augmentée au cours du temps associée avec une diminution nette de carbone dans le sol¹⁸².

De même, dans une étude de 26 ans sur le réchauffement des sols forestiers, une variation temporelle de la décomposition de la matière organique et de la libération de CO₂¹⁸⁴ s'est produite, entraînant des modifications de la composition de la communauté microbienne et de l'efficacité d'utilisation du carbone, une réduction de la biomasse microbienne et du carbone accessible aux micro-organismes¹⁸⁴. Dans l'ensemble, l'étude a prédit que les changements climatiques anthropiques entraîneraient une libération de carbone à long terme, croissante et durable¹⁸⁴. Des prévisions similaires découlent de modèles de systèmes terrestres

simulant des réponses physiologiques microbiennes¹⁸⁵ ou intégrant les effets du gel et du dégel de sols à climat froid¹⁸⁶.

Le changement climatique influence directement et indirectement les communautés microbiennes et leurs fonctions par le biais de plusieurs facteurs interdépendants, tels que la température, les précipitations, les propriétés du sol et les intrants des plantes. Comme les micro-organismes du sol dans les déserts sont limités en carbone, l'augmentation de l'apport en carbone des plantes favorise la transformation des composés azotés, de la biomasse microbienne, de la diversité (par exemple des champignons), de l'activité enzymatique et de l'utilisation de matière organique dite récalcitrante¹³³. Bien que ces changements puissent améliorer la respiration microbienne et la perte nette de carbone du sol, les caractéristiques spécifiques des régions arides et semi-arides peuvent signifier qu'elles pourraient fonctionner en tant que réserve de carbone¹³³. Cependant, une étude de 19 sites de prairies tempérées a révélé que les différences saisonnières de précipitations limitent l'accumulation de biomasse¹³². Pour mieux comprendre les réactions de la biomasse végétale hors sol aux niveaux de CO₂ et aux précipitations saisonnières, nous avons également besoin d'une meilleure connaissance des réactions et des fonctions des communautés microbiennes.

Les données sur les métagénomés, y compris les génomes assemblés, fournissent des informations sur les principaux groupes microbiens qui métabolisent la matière organique et libèrent du CO₂ et du CH₄ et relient ces groupes à la biogéochimie se produisant lors de la fonte du pergélisol¹⁸⁷. Les communautés microbiennes de la toundra changent dans la couche de sol de pergélisol après le réchauffement¹⁹². Moins d'un an et demi après le réchauffement, le potentiel fonctionnel des communautés microbiennes a considérablement changé, avec une abondance croissante de gènes impliqués dans la décomposition aérobie et anaérobie du carbone et le cycle des éléments nutritifs. Bien que le métabolisme microbien stimule la productivité primaire des plantes, l'équilibre entre respiration microbienne et productivité primaire se traduit par un rejet net de carbone dans l'atmosphère¹⁹². Lorsque les forêts s'étendent dans les régions de la toundra qui se réchauffent, la croissance des plantes peut entraîner une perte nette de carbone, probablement du fait d'exsudats de racines stimulant la décomposition microbienne du carbone du sol natif^{153,193}. Bien qu'il y ait des rapports d'accumulation de carbone due au

réchauffement¹⁸³, la plupart des études décrivent les réactions des communautés microbiennes qui entraînent une perte de carbone.

Le réchauffement rapide de la péninsule Antarctique et des îles associées a entraîné une expansion de l'aire de répartition de *Deschampsia antarctica*, communément appelée herbe cheveux de l'Antarctique, qui l'emporte sur les autres espèces indigènes (par exemple, la mousse *Sanionia uncinata*) grâce à la capacité supérieure de ses racines à acquérir des peptides et donc de l'azote¹⁹⁴. La capacité des herbes à être compétitif dépend de la digestion microbienne des protéines extracellulaires et de la génération d'acides aminés, de nitrate et d'ammonium¹⁹⁴. Les sols plus chauds de la région abritant une plus grande diversité de champignons, le changement climatique devrait entraîner des changements dans les communautés de champignons qui affecteront le cycle des éléments nutritifs et la productivité primaire¹⁹⁵. La diversité des cyanobactéries et la production de toxines dans les tapis benthiques de la péninsule Antarctique et de l'Arctique ont augmenté pendant 6 mois d'exposition à des températures de croissance élevées¹⁹⁶. Le passage aux espèces productrices de toxines ou l'augmentation de la production de toxines par les espèces existantes pourrait affecter les lacs d'eau douce polaires, où les cyanobactéries sont souvent les principaux producteurs primaires benthiques¹⁹⁶.

Les changements climatiques vont probablement augmenter la fréquence, l'intensité et la durée des proliférations de cyanobactéries dans de nombreux lacs, réservoirs et estuaires eutrophes^{197,198}. Les cyanobactéries à formation de fleur produisent une variété de neurotoxines, d'hépatotoxines et de dermatoxines pouvant être fatales aux oiseaux et aux mammifères (notamment les oiseaux sauvages, le bétail et les chiens) et menacent l'utilisation des eaux pour les loisirs, la production d'eau potable, l'irrigation agricole et la pêche¹⁹⁸. Les cyanobactéries toxiques ont posé d'importants problèmes de qualité de l'eau, notamment dans les lacs Taihu (Chine), Erié (Etats-Unis), Okeechobee (Etats-Unis), Victoria (Afrique) et dans la mer Baltique¹⁹⁹⁻²⁰⁰.

Le changement climatique favorise les proliférations cyanobactériennes directement et indirectement¹⁹⁸. De nombreuses cyanobactéries peuvent se développer à des températures relativement élevées²⁰¹. La stratification thermique accrue des lacs et des réservoirs permet aux

cyanobactéries flottantes de flotter vers le haut et de former des efflorescences de surface denses, ce qui leur donne un meilleur accès à la lumière et donc un avantage sélectif par rapport aux organismes phytoplanctoniques non flottants^{202,203}. Les sécheresses prolongées pendant l'été augmentent les temps de séjour de l'eau dans les réservoirs, les rivières et les estuaires, et ces eaux chaudes stagnantes peuvent offrir des conditions idéales pour le développement de la prolifération de cyanobactéries²⁰⁴.

La capacité du genre cyanobactérien nuisible *Microcystis* à s'adapter à des niveaux élevés de CO₂ a été démontrée à la fois en laboratoire et sur le terrain²⁰⁵. *Microcystis* spp. absorbent le CO₂ et le HCO₃⁻ et accumulent du carbone inorganique dans les carboxysomes, et la compétitivité des souches dépend de la concentration de carbone inorganique. En conséquence, le changement climatique et l'augmentation des niveaux de CO₂ devraient affecter la composition des souches de proliférations de cyanobactéries²⁰⁵.

AGRICULTURE. Selon les données de la Banque mondiale (*World Bank*; <https://donnees.banquemondiale.org/>) sur les terres agricoles), près de 40% de l'environnement terrestre est consacré à l'agriculture. Cette proportion devrait augmenter, entraînant des changements substantiels dans les cycles du carbone, de l'azote et du phosphore, et autres éléments nutritifs. De plus, ces changements sont associés à une perte importante de biodiversité²⁰⁶, y compris celle des micro-organismes²⁰⁷. Il existe un intérêt croissant pour l'utilisation de micro-organismes associés à des plantes et à des animaux pour accroître la durabilité de l'agriculture et atténuer les effets du changement climatique sur la production alimentaire, mais cela nécessite une meilleure compréhension de la façon dont le changement climatique affectera les micro-organismes.

Les micro-organismes affectent le changement climatique. Les méthanogènes produisent du méthane dans des environnements anaérobies naturels et artificiels (sédiments, sols saturés d'eau tels que rizières, tractus gastro-intestinal d'animaux [notamment les ruminants], installations de traitement des eaux usées et installations de biogaz), en plus de la production de méthane anthropique associée aux combustibles fossiles²⁰⁸ (**Figure 2**).

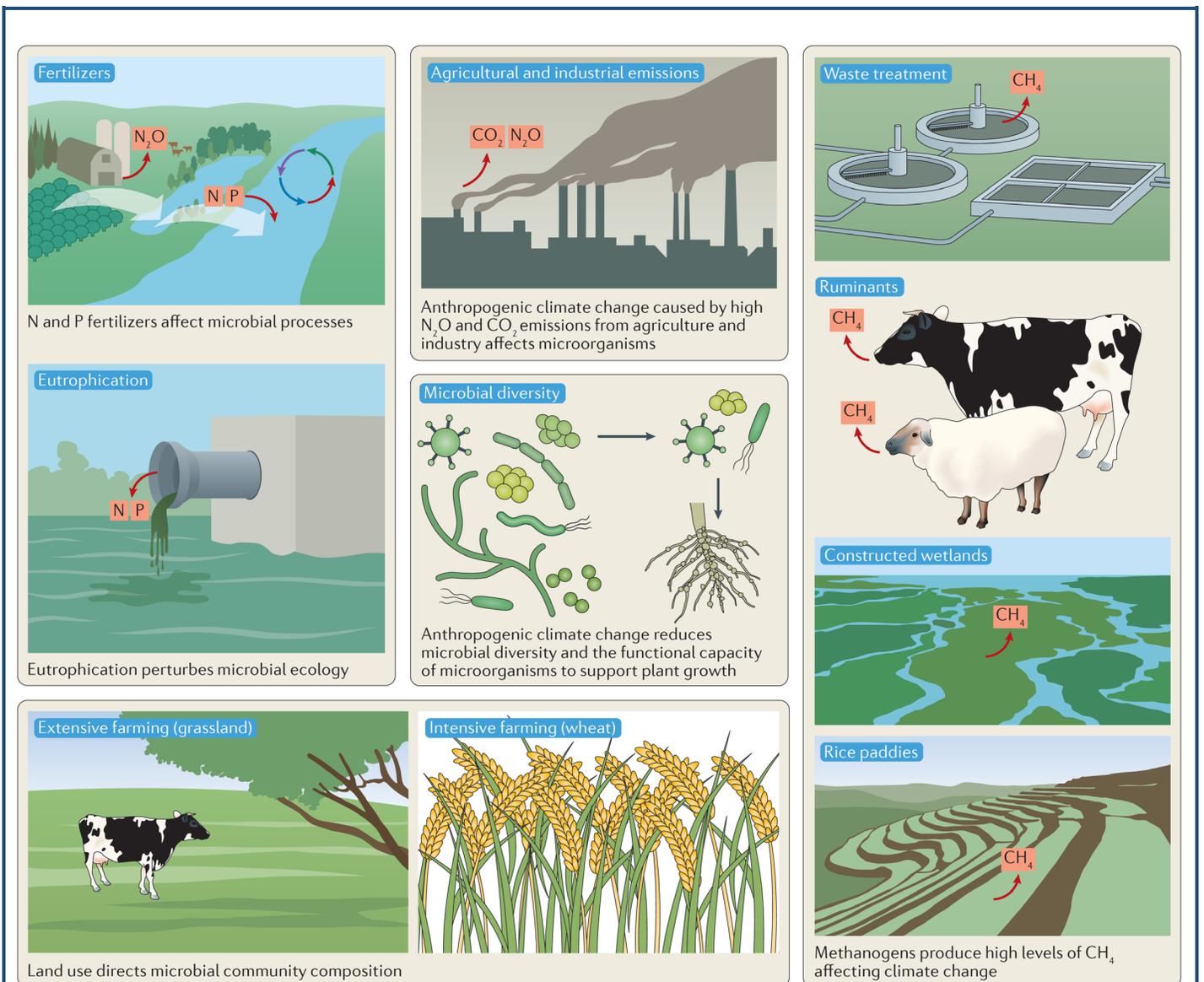


Figure 2. Agriculture et autres activités humaines qui affectent les micro-organismes

Les pratiques agricoles influencent les communautés microbiennes de manière spécifique. L'utilisation des sols (par exemple, le type de plante) et les sources de pollution (par exemple, les engrais) perturbent la composition et le fonctionnement de la communauté microbienne, modifiant ainsi les cycles naturels de transformations du carbone, de l'azote et du phosphore. Les méthanogènes produisent des quantités substantielles de méthane directement à partir d'animaux ruminants (bovins, ovins et caprins, par exemple) et de sols saturés soumis à des conditions anaérobies (par exemple, des rizières et des zones humides aménagées). Les activités humaines entraînant une réduction de la diversité microbienne réduisent également la capacité des micro-organismes à aider la croissance des plantes.

Les principales réserves pour le CH₄ sont l'oxydation atmosphérique et l'oxydation microbienne dans les sols, les sédiments et l'eau²⁰⁸. Les niveaux de CH₄ dans l'atmosphère ont fortement augmenté ces dernières années (2014-2017), mais les raisons en sont encore obscures, bien qu'ils impliquent une augmentation des émissions provenant des industries de méthanogènes et / ou des combustibles fossiles et / ou une réduction de l'oxydation du CH₄ dans l'atmosphère, ce qui constitue une menace majeure pour le contrôle du réchauffement climatique²⁰⁹.

Le riz nourrit la moitié de la population mondiale²¹⁰ et les rizières contribuent à environ 20% des émissions de CH₄ d'origine agricole, alors qu'elles ne couvrent que ~ 10% des terres arables. Le changement climatique anthropique devrait doubler les émissions de CH₄ provenant de la production de riz d'ici la fin du siècle²¹⁰.

Les ruminants sont la plus grande source d'émissions anthropiques de CH₄, avec une empreinte carbone de la production de viande de ruminant de 19 à 48 fois supérieure à celle des aliments à base de protéines riches en plantes²¹¹. Même la production de viande provenant d'animaux non ruminants (tels que les porcs, la volaille et le poisson) produit 3 à 10 fois plus de CH₄ que les aliments végétaux riches en protéines²¹¹.

La combustion de combustibles fossiles et l'utilisation d'engrais ont considérablement augmenté la disponibilité d'azote dans l'environnement, perturbant les processus biogéochimiques mondiaux et menaçant la durabilité des écosystèmes^{212,213}. L'agriculture est le plus grand émetteur du puissant gaz à effet de serre N₂O, qui est libéré par l'oxydation microbienne et la réduction de l'azote²¹⁴. L'enzyme N₂O réductase présente chez les rhizobactéries (dans les nodules des racines) et d'autres micro-organismes du sol peuvent également convertir le N₂O en N₂ (qui lui n'est pas un gaz à effet de serre). Le changement climatique perturbe la vitesse à laquelle se produisent les transformations microbiennes de l'azote (décomposition, minéralisation, nitrification, dénitrification et fixation) et la libération de N₂O²¹³. Il est urgent de connaître les effets du changement climatique et d'autres activités humaines sur les transformations microbiennes de composés azotés.

Le changement climatique affecte les micro-organismes. Les cultures agricoles varient d'une gestion intensive (petits intrants de main-d'œuvre, d'engrais et de capital) à une gestion extensive (grands intrants). L'augmentation de la température et la sécheresse affectent fortement l'aptitude à faire pousser des cultures²¹⁵. Les réseaux trophiques de sol à base fongique sont courants dans les exploitations à gestion extensive et sont mieux à même de s'adapter à la sécheresse que les réseaux trophiques à base bactérienne, qui sont communs dans les systèmes intensifs (par exemple, le blé)^{216,217}. Une évaluation globale de la couche arable a révélé que les champignons et les bactéries du sol occupaient des niches spécifiques et réagissaient différemment aux précipitations et au pH du sol, indiquant que les changements climatiques auraient des effets différents sur leur abondance, leur diversité et leurs fonctions²¹⁸. L'aridité, qui devrait augmenter en raison du changement climatique, réduit la diversité et l'abondance des bactéries et des champignons dans les zones arides de la planète²¹⁹. La réduction de la diversité microbienne du sol réduit le potentiel fonctionnel global des communautés microbiennes, limitant ainsi leur capacité à aider la croissance des plantes¹⁷³.

Les effets combinés du changement climatique et de l'eutrophisation causés par les engrais peuvent avoir des effets majeurs, potentiellement imprévisibles, sur la compétitivité microbienne. Par exemple, l'enrichissement en nutriments favorise généralement la prolifération d'algues nuisibles, mais un résultat différent a été observé dans le lac Zurich (lac profond)²²⁰. La réduction des apports de phosphore provenant des engrais a permis de réduire la prolifération de phytoplancton eucaryote, mais d'augmenter le rapport azote-phosphore et ainsi la cyanobactérie non fixatrice d'azote, *Planktothrix rubescens*, est devenue dominante²²⁰. En l'absence de prédation efficace, les conditions environnementales variables jouent un rôle important dans le contrôle des populations de cyanobactéries. Cependant, le réchauffement a augmenté la stratification thermique et réduit le mélange, facilitant ainsi la persistance des cyanobactéries toxiques²²⁰.

MALADIES INFECTIEUSES. Les changements climatiques affectent l'apparition et la propagation de maladies dans les biotes marins et terrestres²²¹ (**Figure 3**), en fonction de divers facteurs socio-économiques, environnementaux et spécifiques

de l'hôte et du pathogène concerné²²². Pour comprendre la propagation des maladies et concevoir des stratégies de lutte efficaces, il faut connaître l'écologie des agents pathogènes, de leurs vecteurs et de leurs hôtes, mais aussi l'influence des facteurs de dispersion et environnementaux²²³ (**Tableau 1**). Par exemple, il existe un lien étroit entre l'augmentation de la température de la mer et les maladies des coraux et, bien que les mécanismes de la maladie ne soient pas absolument clairement identifiés, des associations avec des agents pathogènes microbiens existent²²⁴⁻²²⁶. Les pics de prévalence de la maladie coïncident avec les périodicités de l'oscillation australe El Niño (ENSO ; *El Niño-Southern Oscillation*)²²⁷. En particulier, chez certaines espèces de coraux, le réchauffement des océans peut altérer le microbiome, perturbant l'équilibre entre l'hôte et le symbiote, modifiant les mécanismes de défense et les voies du cycle des nutriments pouvant contribuer au blanchissement et à la maladie⁹⁹.

L'acidification des océans peut également causer des dommages tissulaires à des organismes tels que les poissons, contribuant potentiellement à un système immunitaire affaibli susceptible de créer une invasion bactérienne²²⁸.

Le nombre d'espèces d'étoiles de mer a diminué de 80 à 100% sur un tronçon d'environ 3 000 km de la côte ouest nord-américaine, les déclin maximaux se produisant lors d'une augmentation anormale des températures à la surface de la mer²²⁹. Les étoiles de mer étant d'importants prédateurs des oursins, une perte de prédation peut provoquer une cascade trophique qui affecte les forêts de varech et la biodiversité marine qui y est associée^{229,230}. Compte tenu des effets du réchauffement des océans sur les pathogènes, des systèmes de surveillance de la température ont été mis au point pour un large éventail d'organismes marins, notamment les coraux, les éponges, les huîtres, les homards et autres crustacés, les étoiles de mer, les poissons et les herbiers²³¹.

Les agents pathogènes exacerbent la destruction des forêts par la sécheresse et le stress thermique²³². Pour les cultures, il est important de prendre en compte divers facteurs qui interagissent pour réagir aux agents pathogènes, notamment les niveaux de CO₂, les changements climatiques, la santé des plantes et les interactions entre les plantes et les agents pathogènes²³³. Un grand nombre de micro-organismes sont responsables de maladies des plantes (champignons, bactéries, virus, viroïdes et oomycètes) et peuvent donc affecter la

production agricole, provoquer des famines (par exemple, l'oomycète *Phytophthora infestans* a provoqué la famine de la pomme de terre en Irlande) et menacer la sécurité alimentaire²³³. Une évaluation de plus de 600 ravageurs des cultures (nématodes et insectes) et agents pathogènes depuis 1960 a révélé une expansion vers les pôles imputable au changement climatique²³³. La propagation d'agents pathogènes et l'apparition de maladies sont facilitées par le transport et l'introduction d'espèces et sont influencés par les effets des conditions météorologiques sur la dispersion et les conditions environnementales propices à la croissance²³³.

Le changement climatique peut augmenter le risque de maladie en modifiant l'acclimatation de l'hôte et des pathogènes. Pour les ectothermes (tels que les amphibiens), la température peut augmenter la vulnérabilité à l'infection, éventuellement par perturbation des réponses immunitaires^{234,235}. Les fluctuations mensuelles et quotidiennes imprévisibles de la température ambiante augmentent la sensibilité de la rainette cubaine *Batrachochytrium dendrobatidis* à la chytridiomycose. L'effet de l'augmentation de la température sur l'infection contraste avec la diminution de la capacité de croissance du champignon en culture pure, illustrant l'importance d'évaluer les réponses hôte-pathogène (plutôt que d'extrapoler à partir d'études de taux de croissance de micro-organismes isolés) lors de l'évaluation de la pertinence du changement climatique²³⁴.

On prévoit que le changement climatique augmentera le taux de résistance aux antibiotiques de certains agents pathogènes humains²³⁶. Les données de 2013-2015 suggèrent qu'une augmentation de la température minimale quotidienne de 10°C (ce qui est concevable pour certaines régions des États-Unis d'ici la fin du siècle) entraînera une augmentation des taux de résistance aux antibiotiques d'*Escherichia coli*, *Klebsiella pneumoniae* et *Staphylococcus aureus* de 2 à 4% (jusqu'à 10% pour certains antibiotiques)²³⁶. Les mécanismes sous-jacents potentiels comprennent les températures élevées facilitant le transfert horizontal de gènes d'éléments génétiques de résistance, ainsi que les taux de croissance accrus des agents pathogènes, favorisant la persistance, le portage et la transmission de l'environnement²³⁶. La croissance démographique, qui amplifie le changement climatique, est également un facteur important contribuant au développement de la résistance²³⁶.

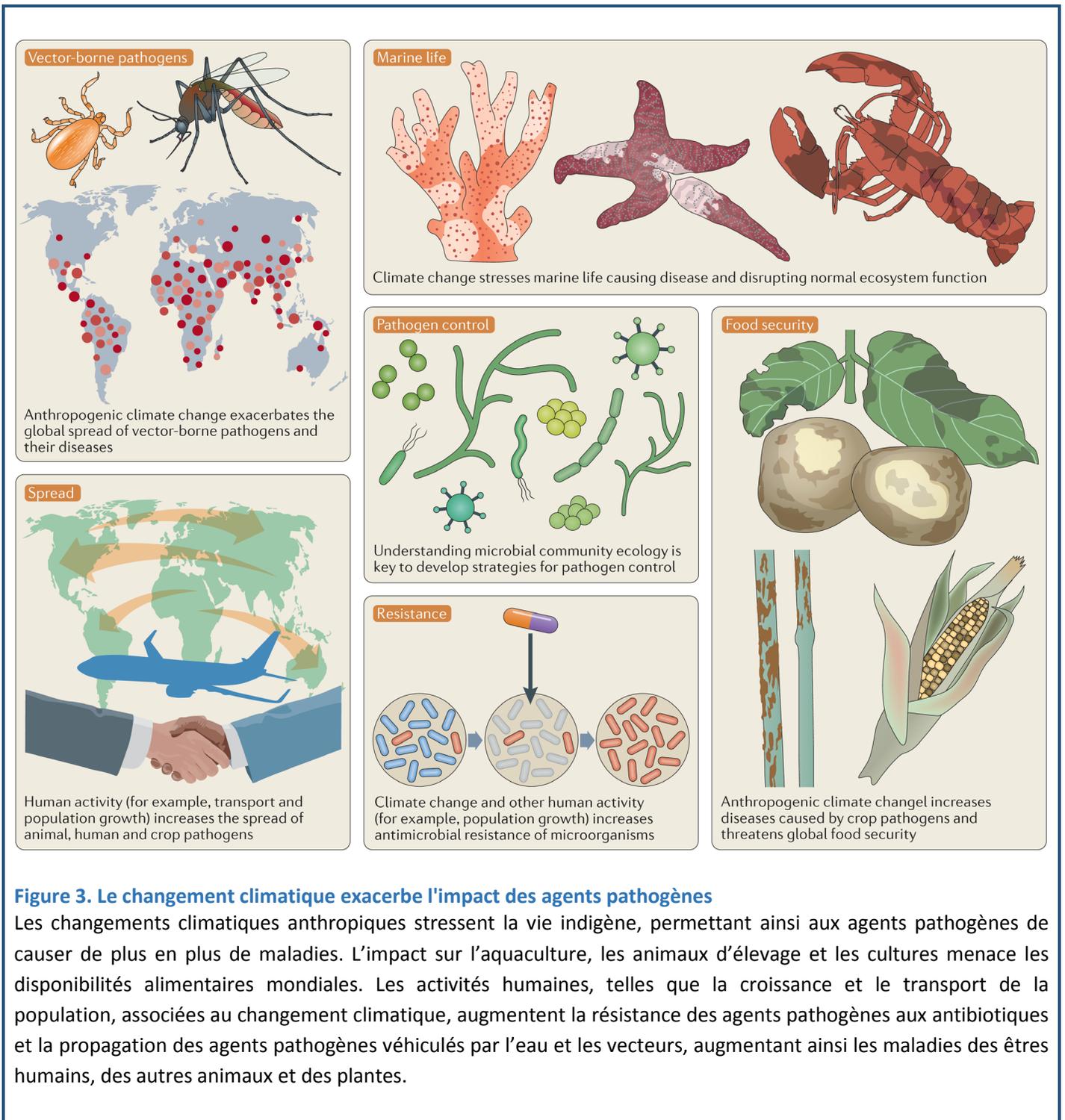


Figure 3. Le changement climatique exacerbe l'impact des agents pathogènes

Les changements climatiques anthropiques stressent la vie indigène, permettant ainsi aux agents pathogènes de causer de plus en plus de maladies. L'impact sur l'aquaculture, les animaux d'élevage et les cultures menace les disponibilités alimentaires mondiales. Les activités humaines, telles que la croissance et le transport de la population, associées au changement climatique, augmentent la résistance des agents pathogènes aux antibiotiques et la propagation des agents pathogènes véhiculés par l'eau et les vecteurs, augmentant ainsi les maladies des êtres humains, des autres animaux et des plantes.

Tableau 1. Réponse de transmission des agents pathogènes aux facteurs climatiques et environnementaux

| Exemple de pathogènes ou de maladies | Facteurs climatiques et environnementaux | Paramètres de transmission |
|--------------------------------------|--|--|
| <i>Associés à un vecteur</i> | | |
| West Nile virus | Précipitations, humidité relative, température, oscillation australe El Niño (ENSO) | Abondance, longévité et taux de morsure des vecteurs, taux de réplication des agents pathogènes dans les vecteurs ²⁷³⁻²⁷⁶ |
| Malaria | | |
| Dengue | | |
| Maladie de Lyme | | |
| <i>Associés à l'eau</i> | | |
| Cholera | Température, variabilité des précipitations, salinité, oscillation australe El Niño (ENSO) | Survie des agents pathogènes, réplication des agents pathogènes dans l'environnement, transport des agents pathogènes ^{244,277-279} |
| Non-cholera <i>Vibrio</i> spp. | | |
| <i>Cryptosporidium</i> spp. | | |
| Rotavirus | | |
| <i>Aéroportés</i> | | |
| Influenza | Humidité relative, température, vent | Survie des agents pathogènes, dispersion des agents pathogènes et / ou des hôtes ²⁸⁰⁻²⁸⁴ |
| Hantavirus | | |
| Coccidioïdomycose | | |
| <i>D'origine alimentaire</i> | | |
| <i>Salmonella</i> spp. | Température, précipitations | Réplication de l'agent pathogène, comportement humain ^{239,240} |
| <i>Campylobacter</i> spp. | | |

Les agents pathogènes d'origine vectorielle, alimentaire, aéroportée, hydrique et d'autres agents pathogènes de l'environnement peuvent être particulièrement sensibles aux effets du changement climatique²³⁷⁻²⁴⁰ (**Tableau 1**). Pour les maladies à transmission vectorielle, le changement climatique affectera la distribution des vecteurs et, de fait, les possibilités de transmission des maladies, ainsi que l'efficacité avec laquelle les vecteurs transmettent des agents pathogènes. L'efficacité dépend du temps qui s'écoule entre le moment où un vecteur se nourrit d'un hôte infecté et celui où le vecteur devient lui-même infectieux. À des températures plus chaudes, ce temps peut être considérablement réduit, offrant ainsi plus de possibilités de transmission au cours de la vie du vecteur. Certaines maladies à transmission vectorielle, telles que la fièvre catarrhale du mouton, une maladie virale du bétail qui revêt une importance économique, ont déjà fait leur apparition en Europe face au changement climatique et des épidémies plus importantes et plus fréquentes se produiront à l'avenir²⁴¹. Pour certaines infections d'origine hydrique provoquées par *Vibrio* spp., la propagation est corrélée à la température globale croissante et à la salinité plus faible des environnements aquatiques dans les régions côtières (telles que les estuaires) provoquée par l'augmentation des précipitations²⁴². Ces conditions modifiées peuvent favoriser la croissance de *Vibrio* spp. dans l'environnement²⁴². L'augmentation des températures à la surface de la mer est également en corrélation avec l'augmentation des infections par *Vibrio cholerae* au Bangladesh²⁴³, ainsi que de plusieurs infections par *Vibrio* spp. dans la région de la mer Baltique²⁴² et l'abondance de *Vibrio* spp. (y compris des agents pathogènes humains) dans l'Atlantique Nord et la Mer du Nord²⁴⁴.

Le paludisme et la dengue sont deux maladies à transmission vectorielle dont on sait qu'elles sont très sensibles aux conditions climatiques. Par conséquent, leur distribution devrait changer en fonction des changements climatiques^{4,141,245}. Le changement climatique peut faciliter la propagation d'agents pathogènes à vecteurs en prolongeant la saison de transmission, en augmentant le taux de répllication des agents pathogènes dans le vecteur et en augmentant le nombre et la portée géographique des moustiques. C'est notamment le cas d'*Aedes aegypti*, principal vecteur des virus de la dengue, du Zika, du Chikungunya et de la fièvre jaune, actuellement limité aux régions tropicales et subtropicales, car il

ne peut survivre aux hivers rigoureux. En combinaison avec d'autres maladies transmises par les moustiques (telles que la fièvre de West Nile et l'encéphalite japonaise) et les maladies transmises par les tiques (telles que la maladie de Lyme), des millions de personnes risquent de courir un risque en raison du changement climatique^{4,238 246-249}.

De nombreuses maladies infectieuses, y compris plusieurs maladies vectorielles et d'origine hydrique, sont fortement influencées par la variabilité climatique provoquée par des phénomènes climatiques à grande échelle tels que l'ENSO, qui perturbe les régimes de précipitations normaux et modifie progressivement les températures au niveau de deux tiers de la planète environ. Des associations avec ENSO ont été signalées pour le paludisme, la dengue, la maladie à virus Zika, le choléra, la peste, la peste équine et de nombreuses autres maladies importantes chez l'être humain et les animaux²⁵⁰⁻²⁵⁴.

L'adaptation des espèces à leur environnement local a été moins étudiée chez les micro-organismes que chez les animaux (y compris l'être humain) et les plantes, bien que les mécanismes et les conséquences de l'adaptation aient été étudiés dans des populations microbiennes naturelles et expérimentales²⁵⁵. Les agents pathogènes viraux, bactériens et fongiques des plantes et des animaux (comme les cultures, l'être humain et le bétail) s'adaptent aux facteurs abiotiques et biotiques (tels que la température, les pesticides, les interactions entre micro-organismes et la résistance de l'hôte) de manière à affecter le fonctionnement de l'écosystème, la santé humaine et l'alimentation sécurité²⁵⁵. La rétroaction cyclique entre la réponse microbienne et l'activité humaine est bien illustrée par les schémas d'adaptation des champignons agricoles pathogènes²⁵⁶. Parce que les écosystèmes agricoles ont des caractéristiques globales communes (par exemple, l'irrigation, l'utilisation d'engrais et des cultivars de plantes) et que les déplacements humains et le matériel végétal dispersent facilement les agents pathogènes des cultures, les agents pathogènes « adaptés à l'agriculture » ont un potentiel plus élevé de provoquer des épidémies et constituent une menace plus grande à la production végétale que les souches naturelles²⁵⁶. La capacité des agents pathogènes fongiques à étendre leur gamme et à envahir de nouveaux habitats en tolérant des températures plus élevées aggrave la menace que représentent les agents pathogènes fongiques pour les écosystèmes naturels et agricoles²⁵⁷.

ATTENUATION MICROBIENNE SUR LE CHANGEMENT CLIMATIQUE.

Une meilleure compréhension des interactions microbiennes contribuerait à la conception de mesures visant à atténuer et à contrôler le changement climatique et ses effets (voir aussi la référence ⁷). Par exemple, comprendre comment les moustiques réagissent à la bactérie *Wolbachia* (un symbiote commun d'arthropodes) a permis de réduire la transmission des virus Zika, de la dengue et du chikungunya par l'introduction de *Wolbachia* dans les populations de moustiques *A. aegypti* et de les relâcher dans l'environnement²⁵⁸. En agriculture, les progrès dans la compréhension de l'écophysiologie des micro-organismes qui réduisent le N₂O en N₂ inoffensif offrent des options pour réduire les émissions^{214,259}. L'utilisation de souches bactériennes ayant une activité plus élevée de N₂O réductase a permis de réduire les émissions de N₂O provenant du soja. Les souches naturelles et génétiquement modifiées présentant une activité plus élevée de N₂O réductase offrent des moyens d'atténuer les émissions de N₂O²¹⁴. La manipulation du microbiote²⁶⁰ dans le rumen de ruminants et les programmes de reproduction ciblant les facteurs génétiques de l'hôte qui modifient les réponses de la communauté microbienne²⁶¹ constituent des possibilités de réduction des émissions de méthane par les bovins. Dans ce dernier cas, l'objectif serait de produire des élevages de bovins privilégiant les communautés microbiennes produisant moins de méthane sans nuire à la santé et à la productivité des animaux²⁶¹. Les protéines fongiques peuvent remplacer la viande, réduisant ainsi l'empreinte carbone²⁶².

Le charbon à usage agricole est un exemple de solution agricole permettant d'atténuer largement et indirectement les effets microbiens du changement climatique. Le charbon à usage agricole est produit à partir de la conversion thermo-chimique de la biomasse en l'absence d'oxygène et améliore la stabilisation et l'accumulation de matière organique dans les sols riches en fer²⁶³. Il améliore la rétention de la matière organique en réduisant la minéralisation microbienne et les effets des exsudats de racines sur la libération de la matière organique des minéraux, favorisant ainsi la croissance des graminées et réduisant la libération de carbone²⁶³.

Une approche potentiellement à grande échelle à utiliser des zones humides construites pour générer du biocarburant cellulosique à l'aide d'azote résiduel provenant du traitement des eaux usées ; si tous les déchets en Chine étaient

utilisés, cela pourrait fournir l'équivalent de 7% de la consommation d'essence de la Chine²⁶⁴. Ces développements majeurs de zones humides aménagées nécessiteraient la caractérisation et l'optimisation de leurs consortiums microbiens pour gérer leurs émissions de gaz à effet de serre et optimiser les avantages environnementaux²⁶⁵.

La biotechnologie microbienne peut apporter des solutions au développement durable²⁶⁶, notamment en ce qui concerne la production (par exemple de produits alimentaires) et la régulation d'écosystèmes (par exemple de maladies ou d'émission / capture de gaz à effet de serre) pour l'être humain, les animaux et les plantes. Les technologies microbiennes apportent des solutions pratiques (produits chimiques, matériaux, énergie et assainissement) à la réalisation de 17 objectifs de développement durable définis par les Nations Unies (*United Nations Sustainable Development Goals*) : lutte contre la pauvreté, faim, santé, eau potable, énergie propre, croissance économique, innovation industrielle, ville durable, consommation responsable, action pour le climat, vie sous l'eau et vie sur terre⁶ (**Encadré 1**). Il sera sans doute plus facile de susciter l'appui à de telles actions en améliorant la compréhension du public sur les rôles clés des micro-organismes dans le réchauffement de la planète, en inculquant de solides connaissances sur la microbiologie dans la population⁷.

CONCLUSION. Les micro-organismes jouent un rôle majeur dans la séquestration du carbone, en particulier le phytoplancton marin, qui fixe autant de CO₂ que les plantes terrestres. Pour cette raison, les changements environnementaux qui affectent la photosynthèse microbienne marine et le stockage de carbone fixe en eaux profondes revêtent une importance majeure dans le cycle du carbone. Les micro-organismes contribuent également de manière substantielle aux émissions de gaz à effet de serre *via* la respiration hétérotrophe (CO₂), la méthanogenèse (CH₄) et la dénitrification (N₂O).

De nombreux facteurs influent sur l'équilibre entre la capture microbienne de gaz à effet de serre et l'émission, notamment le biome, l'environnement local, les interactions et les réponses du réseau trophique, et en particulier le changement climatique anthropique et les autres activités humaines (**Figures 1-3**).

Les activités humaines qui affectent directement les micro-organismes comprennent les émissions de gaz à effet de serre (notamment CO₂, CH₄ et N₂O), la pollution (notamment l'eutrophisation), l'agriculture (en particulier l'utilisation des sols) et la croissance démographique, qui se répercutent sur le changement climatique, la pollution, les pratiques agricoles et la propagation de la maladie. L'activité humaine qui modifie le ratio d'absorption de carbone par rapport à l'émission de CO₂ va générer des réactions et accélérer le rythme du changement climatique. En revanche, les micro-organismes offrent également d'importantes possibilités de remédier aux problèmes causés par les êtres humains en améliorant les résultats agricoles, la production de biocarburants et la dépollution.

La résolution de problèmes spécifiques impliquant des micro-organismes nécessitera des études de laboratoire ciblées sur des micro-organismes modèles ([Encadré 2](#)). La recherche en laboratoire des réponses microbiennes devrait évaluer les conditions environnementales pertinentes, adopter une vision « *microcentrique* » des facteurs de stress environnementaux et faire l'objet d'essais sur le terrain. Les expériences de mésocosme et *in situ* sont particulièrement importantes pour mieux comprendre les réactions des communautés aux conditions environnementales réelles. Une conception expérimentale efficace nécessite une prise de décision informée, impliquant des connaissances issues de plusieurs disciplines spécifiques aux biomes marins (par exemple, l'océanographie physique) et terrestres (par exemple, la géochimie).

Pour comprendre comment la diversité microbienne et les activités qui régissent les interactions à petite échelle sont applicables à de plus larges systèmes, il sera important d'adapter les résultats des individus isolément aux communautés et aux écosystèmes dans leur ensemble. Les modélisateurs du système terrestre doivent inclure des contributions microbiennes qui expliquent les réponses physiologiques et adaptatives (évolutives) aux perturbations (*forcings*) biotiques (y compris les autres micro-organismes, plantes et matières organiques) et abiotiques (y compris les surfaces minérales, la physique et la chimie des océans).

Nous devons améliorer notre compréhension quantitative du microbiome marin et terrestre. Pour comprendre les cycles biogéochimiques et le changement climatique global, nous

avons besoin d'informations quantitatives sur les organismes responsables des cycles élémentaires (y compris l'être humain, les plantes et les micro-organismes) et sur les conditions environnementales (climat, topographie, caractéristiques physico-chimiques du sol et des océans) qui régulent l'activité de ces organismes. Le cadre pour les modèles quantitatifs existe, mais dans une grande mesure, ces modèles manquent de détails mécanistiques sur les micro-organismes marins et terrestres. C'est le manque de ces données scientifiques qui empêche la prédiction robuste des réponses microbiennes aux changements environnementaux. La progression des connaissances spécifiques est le meilleur moyen d'adapter et de paramétrer des modèles globaux pour analyser les prédictions sur le climat actuel et futur.

La vie a évolué au cours de milliards d'années pour générer une vaste biodiversité, et la biodiversité microbienne est pratiquement illimitée par rapport à la vie macroscopique. La biodiversité des organismes macroscopiques diminue rapidement en raison de l'activité humaine, ce qui suggère que la biodiversité des micro-organismes d'espèces animales et végétales spécifiques d'hôte diminuera également. Cependant, comparés aux organismes macroscopiques, nous en savons beaucoup moins sur les liens entre les micro-organismes et le changement climatique anthropique. Nous pouvons reconnaître les effets des micro-organismes sur le changement climatique et le changement climatique sur les micro-organismes, mais ce que nous avons appris est encore incomplet, complexe et difficile à interpréter. Il n'est donc pas surprenant qu'il soit difficile de définir les causes et les effets du changement climatique anthropique sur les systèmes biologiques. Néanmoins, il ne fait aucun doute que l'activité humaine est à l'origine du changement climatique, ce qui perturbe le fonctionnement normal des écosystèmes du monde entier ([Encadré 1](#)). Dans les biomes marins et terrestres, les émissions de gaz à effet de serre induites par les microbes augmentent et ont un effet positif sur le changement climatique. Quels que soient les détails, il est nécessaire d'agir ([Encadré 2](#)). L'ignorance de l'impact et du rôle exact joué par les micro-organismes dans le changement climatique ne peut être que péjoratif pour le futur. Un effort immédiat, soutenu et concerté est nécessaire pour inclure explicitement les micro-organismes dans la recherche, le développement technologique, les décisions politiques et de gestion. Les micro-

organismes contribuent non seulement au rythme du changement climatique, mais peuvent également contribuer énormément à son atténuation efficace et à nos outils d'adaptation.

Remerciements

R.C. est reconnaissant à T. Kolesnikow, K. Cavicchioli et X. Kolesnikow de l'aider pour les figures et de faire des commentaires judicieux sur les versions de travail. La contribution de R.C. a été appuyée par l'*Australian Research Council*. La contribution de M.J.B. a été appuyée par l'étude de l'écosystème des aérosols et des écosystèmes marins dans l'Atlantique Nord de la NASA. Les recherches de J.K.J ont été financées par le Département de l'énergie des États-Unis, l'Office de la recherche biologique et environnementale, du domaine d'intérêt scientifique du microbiome du sol intitulé « Réponse phénotypique du microbiome du sol aux perturbations de l'environnement » du *Pacific Northwest National Laboratory*, sous le contrat numéro DE-AC05-76RLO 1830 La contribution de M.B.S a été financée par des fonds de la Fondation Gordon et Betty Moore (n° 3790) et de la National Science Foundation (OCE n° 1829831). La contribution de V.I.R. a été financée par le programme du département des sciences de la génomique de l'énergie (#DE-SC0016440) et le programme de recherche interdisciplinaire en sciences de la Terre de la *National Aeronautics and Space Administration* (#NNX17AK10G).

Contributions d'auteurs

R.C., W.J.R. et K.N.T. a conçu l'article, R.C. a écrit l'article et tous les auteurs ont contribué à la discussion sur le contenu et ont révisé ou édité le manuscrit avant sa soumission.

Intérêts concurrents

Les auteurs ne déclarent aucun conflit d'intérêts.

Libre accès

Cet article est disponible sous une licence internationale *Creative Commons Attribution 4.0*, qui permet l'utilisation, le partage, l'adaptation, la distribution et la reproduction sur tout support ou format, aussi longtemps que vous donnez crédit à l'auteur original et à la source. Fournissez un lien vers la licence *Creative Commons* et indiquez si des modifications ont été apportées. Les images ou autres éléments tiers de cet article sont inclus dans la licence *Creative Commons* de cet article, sauf indication contraire dans une ligne de crédit associée à cet élément. Si le contenu n'est pas inclus dans la licence *Creative Commons* de l'article et que votre utilisation prévue n'est pas autorisée par la réglementation légale ou dépasse l'utilisation autorisée, vous devrez obtenir la permission directement du détenteur des droits. Pour voir une copie de cette licence, merci de visiter le site internet suivant : <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

Liens connexes

Census of Marine Life :
<https://ocean.si.edu/census-marine-life>

Microbiologists' Warning :
<https://www.babs.unsw.edu.au/research/microbiologists-warning-humanity>

Nature Research Microbiology Community :
<https://naturemicrobiologycommunity.nature.com/users/62229-ricardo-cavicchioli/posts/49210-the-microbiologists-warning>

Scientists' Warning :
<http://www.scientistswarning.org/>

Sea Ice Index :
https://nsidc.org/data/seaice_index

The Second Warning :
<https://create.osufoundation.org/project/11158>

United Nations Sustainable Development Goals :
<https://sustainabledevelopment.un.org/>

World Bank data on agricultural land :
<https://data.worldbank.org/indicator/ag.lnd.agri.zs?end=2016&start=2008>

Références

1. Barnosky, A. D. et al. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51-57 (2011).
2. Crist, E., Mora, C. & Engelman, R. The interaction of human population, food production, and biodiversity protection. *Science* 356, 260-264 (2017).
3. Johnson, C. N. et al. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science* 356, 270-275 (2017).
4. Pecl, G. T. et al. Biodiversity redistribution under climate change : Impacts on ecosystems and human well-being. *Science* 355, eaai9214 (2017).
5. Ripple, W. J. et al. World scientists' warning to humanity : a second notice. *BioScience* 67, 1026-1028 (2017).
6. United Nations Department of Economic and Social Affairs. The Sustainable Development Goals Report 2018 (United Nations, 2018).
7. Timmis, K. et al. The urgent need for microbiology literacy in society. *Environ. Microbiol.* 21, 1513-1528 (2019).
8. Flemming, H. C. & Wuertz, S. Bacteria and archaea on Earth and their abundance in biofilms. *Nat. Rev. Microbiol.* 17, 247-260 (2019).
9. Maloy, S., Moran, M. A., Mulholland, M. R., Sosik, H. M. & Spear, J. R. Microbes and Climate Change : Report on an American Academy of Microbiology and American Geophysical Union Colloquium held in Washington, DC, in March 2016 (American Society for Microbiology, 2017).
10. Jørgensen, B. B. & Boetius, A. Feast and famine — microbial life in the deep-sea bed. *Nat. Microbiol. Rev.* 5, 770-781 (2007).
11. Sunagawa, S. et al. Structure and function of the global ocean microbiome. *Science* 348, 1261359 (2015).
12. Karner, M. B., DeLong, E. F. & Karl, D. M. Archaeal dominance in the mesopelagic zone of the Pacific Ocean. *Nature* 409, 507-510 (2001).
13. Azam, F. & Malfatti, F. Microbial structuring of marine ecosystems. *Nat. Rev. Microbiol.* 5, 782-791 (2007).
14. Kallmeyer, J., Pockalny, R., Adhikari, R. R., Smith, D. C. & D'Hondt, S. Global distribution of microbial abundance and biomass in seafloor sediment. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 109, 16213-16216 (2012).
15. Bar-On, Y. M., Phillips, R. & Milo, R. The biomass distribution on Earth. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 115, 6506-6511 (2018).
16. Danovaro, R., Corinaldesi, C., Rastelli, E. & Dell'Anno, A. Towards a better quantitative assessment of the relevance of deep-sea viruses, Bacteria and Archaea in the functioning of the ocean seafloor. *Aquat. Microb. Ecol.* 75, 81-90 (2015).
17. Caldeira, K. & Wickett, M. E. Oceanography : anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature* 425, 365 (2003).
18. Bunse, C. et al. Response of marine bacterioplankton pH homeostasis gene expression to elevated CO₂. *Nat. Clim. Change* 5, 483-491 (2016).
19. Hurd, C. L., Lenton, A., Tilbrook, B. & Boyd, P. W. Current understanding and challenges for oceans in a higher-CO₂ world. *Nat. Clim. Change* 8, 686-694 (2018).
20. Hönisch, B. et al. The geological record of ocean acidification. *Science* 335, 1058-1063 (2012).
21. Sosdian, S. M. et al. Constraining the evolution of Neogene ocean carbonate chemistry using the boron isotope pH proxy. *Earth Planet. Sci. Lett.* 248, 362-376 (2018).
22. Riebesell, U. & Gattuso, J.-P. Lessons learned from ocean acidification research. *Nat. Clim. Change* 5, 12-14 (2015).
23. Gao, K. et al. Rising CO₂ and increased light exposure synergistically reduce marine primary productivity. *Nat. Clim. Change* 2, 519-523 (2012).
24. Boyd, P. W. Framing biological responses to a changing ocean. *Nat. Clim. Change* 3, 530-533 (2013).
25. Pörtner, H.-O. et al. in *Climate Change 2014 — Impacts, Adaptation and Vulnerability : Part A : Global and Sectoral Aspects : Working Group II Contribution to the IPCC Fifth Assessment Report* (eds Field, C. B. et al.) 411-484 (Cambridge University Press, 2014).
26. Brennan, G. & Collins, S. Growth responses of a green alga to multiple environmental drivers. *Nat. Clim. Change* 5, 892-897 (2015).
27. Hutchins, D. A. & Boyd, P. W. Marine phytoplankton and the changing ocean iron cycle. *Nat. Clim. Change* 6, 1072-1079 (2016).
28. Hutchins, D. A. & Fu, F. X. Microorganisms and ocean global change. *Nat. Microbiol.* 2, 17508 (2017).
29. Rintoul, S. R. et al. Choosing the future of Antarctica. *Nature* 558, 233-241 (2018).
30. Behrenfeld, M. J. Climate-mediated dance of the plankton. *Nat. Clim. Change* 4, 880-887 (2014).
31. De Baar, H. J. W. et al. Importance of iron for plankton blooms and carbon dioxide drawdown in the Southern Ocean. *Nature* 373, 412-415 (1995).
32. Boyd, P. W. et al. Mesoscale iron enrichment experiments 1993-2005 : synthesis and future directions. *Science* 315, 612-617 (2007).
33. Behrenfeld, M. J. et al. Revaluating ocean warming impacts on global phytoplankton. *Nat. Clim. Change* 6, 323-330 (2016).
34. Behrenfeld, M. J. et al. Annual boom-bust cycles of polar phytoplankton biomass revealed by space-based lidar. *Nat. Geosci.* 10, 118-122 (2017).
35. Behrenfeld, M. J. et al. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature* 444, 752-755 (2006).
36. Levitan, O. et al. Elevated CO₂ enhances nitrogen fixation and growth in the marine cyanobacterium *Trichodesmium*. *Glob. Change Biol.* 13, 531-538 (2007).
37. Verspagen, J. M., Van de Waal, D. B., Finke, J. F., Visser, P. M. & Huisman, J. Contrasting effects of rising CO₂ on primary production and ecological stoichiometry at different nutrient levels. *Ecol. Lett.* 17, 951-960 (2014).
38. Holding, J. M. et al. Temperature dependence of CO₂-enhanced primary production in the European Arctic Ocean. *Nat. Clim. Change* 5, 1079-1082 (2015).
39. Boyce, D. G., Lewis, M. R. & Worm, B. Global phytoplankton decline over the past century. *Nature* 466, 591-596 (2010).
40. Mackas, D. L. Does blending of chlorophyll data bias temporal trend? *Nature* 472, E4-E5 (2011).
41. Rykaczewski, R. R. & Dunne, J. P. A measured look at ocean chlorophyll trends. *Nature* 472, E5-E6 (2011).

42. McQuatters-Gollop, A. et al. Is there a decline in marine phytoplankton? *Nature* 472, E6-E7 (2011).
43. Boyce, D. G., Lewis, M. R. & Worm, B. Boyce et al. reply. *Nature* 472, E8-E9 (2011).
44. Antoine, D., Morel, A., Gordon, H. R., Banzon, V. F. & Evans, R. H. Bridging ocean color observations of the 1980s and 2000s in search of long-term trends. *J. Geophys. Res. Oceans* 110, C06009 (2005).
45. Wernand, M. R., van der Woerd, H. J. & Gieskes, W. W. Trends in ocean colour and chlorophyll concentration from 1889 to 2000, worldwide. *PLOS ONE* 8, e63766 (2013).
46. Rousseaux, C. S. & Gregg, W. W. Recent decadal trends in global phytoplankton composition. *Global Biogeochem. Cycles* 29, 1674-1688 (2015).
47. Kirchman, D. L., Morán, X. A. & Ducklow, H. Microbial growth in the polar oceans — role of temperature and potential impact of climate change. *Nat. Rev. Microbiol.* 7, 451-459 (2009).
48. Dore, J. E., Lukas, R., Sadler, D. W., Church, M. J. & Karl, D. M. Physical and biogeochemical modulation of ocean acidification in the central North Pacific. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 106, 12235-12240 (2009).
49. Saba, V. S. et al. Challenges of modeling depth-integrated marine primary productivity over multiple decades : a case study at BATS and HOT. *Global Biogeochem. Cycles* 24, GB3020 (2010).
50. Buttigieg, P. L., Fadeev, E., Bienhold, C., Hehemann, L., Offre, P. & Boetius, A. Marine microbes in 4D—using time series observation to assess the dynamics of the ocean microbiome and its links to ocean health. *Curr. Opin. Microbiol.* 43, 169-185 (2018).
51. Rusch, D. B. et al. The Sorcerer II Global Ocean Sampling expedition : northwest Atlantic through eastern tropical Pacific. *PLOS Biol.* 5, e77 (2007).
52. Brown, M. V. et al. Global biogeography of SAR11 marine bacteria. *Mol. Syst. Biol.* 8, 595 (2012).
53. Wilkins, D. et al. Biogeographic partitioning of Southern Ocean microorganisms revealed by metagenomics. *Environ. Microbiol.* 15, 1318-1333 (2013).
54. Brum, J. R. et al. Patterns and ecological drivers of ocean viral communities. *Science* 348, 1261498 (2015).
55. de Vargas, C. et al. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. *Science* 348, 1261605 (2015).
56. Lima-Mendez, G. et al. Determinants of community structure in the global plankton interactome. *Science* 348, 1262073 (2015).
57. Guidi, L. et al. Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. *Nature* 532, 465-470 (2016).
58. Roux, S. et al. Ecogenomics and potential biogeochemical impacts of globally abundant ocean viruses. *Nature* 537, 689-693 (2016).
59. Gregory, A. et al. Marine DNA viral macroand microdiversity from pole to pole. *Cell* 177, 1109-1123.e14 (2019).
60. Nelson, D. M., Tréguer, P., Brzezinski, M. A., Leynaert, A. & Quéguiner, B. Production and dissolution of biogenic silica in the ocean : revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation. *Global Biogeochem. Cycle* 9, 359-372 (1995).
61. Malviya, S. et al. Insights into global diatom distribution and diversity in the world's ocean. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 113, E1516-E1525 (2016).
62. Tréguer, P. et al. Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nat. Geosci.* 11, 27-37 (2018).
63. Mahadevan, A., D'Asaro, E., Lee, C. & Perry, M. J. Eddy-driven stratification initiates North Atlantic spring phytoplankton blooms. *Science* 337, 54-58 (2012).
64. Boyd, P. W., Claustre, H., Levy, M., Siegel, D. A. & Weber, T. Multi-faceted particle pumps drive carbon sequestration in the ocean. *Nature* 568, 327-335 (2019).
65. Behrenfeld, M. J., Doney, S. C., Lima, I., Boss, E. S. & Siegel, D. A. Annual cycles of ecological disturbance and recovery underlying the subarctic Atlantic spring plankton bloom. *Global Biogeochem. Cycles* 27, 526-540 (2013).
66. Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T. & Falkowski, P. Primary production of the biosphere : integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281, 237-240 (1998).
67. Behrenfeld, M. J. et al. Biospheric primary production during an ENSO transition. *Science* 291, 2594-2597 (2001).
68. Boetius, A. et al. Massive export of algal biomass from the melting Arctic sea ice. *Science* 339, 1430 (2013).
69. Pachiadaki, M. G. et al. Major role of nitrite-oxidizing bacteria in dark ocean carbon fixation. *Science* 358, 1046-1051 (2017).
70. Grzymiski, J. J. et al. A metagenomic assessment of winter and summer bacterioplankton from Antarctic Peninsula coastal surface waters. *ISME J.* 6, 1901-1915 (2012).
71. Boetius, A. & Wenzhöfer, F. Seafloor oxygen consumption fuelled by methane from cold seeps. *Nat. Geosci.* 6, 725-734 (2013).
72. Danovaro, R. et al. Marine viruses and global climate change. *FEMS Microbiol. Rev.* 35, 993-1034 (2011).
73. Schmidtko, S., Stramma, L. & Visbeck, M. Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades. *Nature* 542, 335-339 (2017).
74. Breitburg, D. et al. Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science* 359, eaam7240 (2018).
75. Bertagnolli, A. D. & Stewart, F. J. Microbial niches in marine oxygen minimum zones. *Nat. Rev. Microbiol.* 16, 723-729 (2018).
76. Danovaro, R., Molari, M., Corinaldesi, C. & Dell'Anno, A. Macroecological drivers of archaea and bacteria in benthic deep-sea ecosystems. *Sci. Adv.* 2, e1500961 (2016).
77. Bienhold, C., Zinger, L., Boetius, A. & Ramette, A. Diversity and biogeography of bathyal and abyssal seafloor bacteria. *PLOS ONE* 11, e0148016 (2016).
78. Rosenfeld, D. et al. Aerosol-driven droplet concentrations dominate coverage and water of oceanic low-level clouds. *Science* 363, eaav0566 (2019).
79. Charlson, R. J., Lovelock, J. E., Andreae, M. O. & Warren, S. G. Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate. *Nature* 326, 655-661 (1987).
80. Gantt, B. & Meskhidze, N. The physical and chemical characteristics of marine primary organic aerosol : a review. *Atmos. Chem. Phys.* 13, 3979-3996 (2013).
81. Meskhidze, N. & Nenes, A. Phytoplankton and cloudiness in the Southern Ocean. *Science* 314, 1419-1423 (2006).

82. Andreae, M. O. & Rosenfeld, D. Aerosol-cloud-precipitation interactions. Part 1. The nature and sources of cloud-active aerosols. *Earth Sci. Rev.* 89, 13-41 (2008).
83. Moore, R. H. et al. Droplet number uncertainties associated with CCN : an assessment using observations and a global model adjoint. *Atmos. Chem. Phys.* 13, 4235-4251 (2013).
84. Sanchez, K. J. et al. Substantial seasonal contribution of observed biogenic sulfate particles to cloud condensation nuclei. *Sci. Rep.* 8, 3235 (2018).
85. Atwood, T. B. et al. Predators help protect carbon stocks in blue carbon ecosystems. *Nat. Clim. Change* 5, 1038-1045 (2015).
86. Myers, R. A. & Worm, B. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423, 280-283 (2003).
87. Duarte, C. M., Losada, I. J., Hendriks, I. E., Mazarrasa, I. & Marbà, N. The role of coastal plant communities for climate change mitigation and adaptation. *Nat. Clim. Change* 3, 961-968 (2013).
88. Hoffmann, A. A. & Sgrò, C. M. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470, 479-485 (2011).
89. Hughes, T. P. Catastrophes, phase shifts, and largescale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265, 1547-1551 (1994).
90. Bellwood, D. R., Hoey, A. S., Ackerman, J. L. & Depczynski, M. Coral bleaching, reef fish community phase shifts and the resilience of coral reefs. *Glob. Change Biol.* 12, 1587-1594 (2006).
91. Hoegh-Guldberg, O. et al. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318, 1737-1742 (2007).
92. Mumby, P. J., Hastings, A. & Edwards, H. J. Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature* 450, 98-101 (2007).
93. Enochs, I. C. et al. Shift from coral to macroalgae dominance on a volcanically acidified reef. *Nat. Clim. Change* 5, 1083-1088 (2015).
94. De Bakker, D. M. et al. 40 years of benthic community change on the Caribbean reefs of Curaçao and Bonaire : the rise of slimy cyanobacterial mats. *Coral Reefs* 36, 355-367 (2017).
95. Ford, A. K. et al. Reefs under siege : the rise, putative drivers, and consequences of benthic cyanobacterial mats. *Front. Mar. Sci.* 5, 18 (2018).
96. Ziegler, M., Seneca, F. O., Yum, L. K., Palumbi, S. R. & Voolstra, C. R. Bacterial community dynamics are linked to patterns of coral heat tolerance. *Nat. Commun.* 8, 14213 (2017).
97. Torda, G. et al. Rapid adaptive responses to climate change in corals. *Nat. Clim. Change* 7, 627-636 (2017).
98. Quigley, K. M., Baker, A. C., Coffroth, M. A., Willis, B. L. & van Oppen, M. J. H. in *Coral Bleaching : Patterns, Processes, Causes and Consequences* Ch. 6 (eds van Oppen, M. J. H. & Lough, J. M.) (Springer, 2018).
99. Bourne, D. G., Morrow, K. M. & Webster, N. S. Insights into the coral microbiome : Underpinning the health and resilience of reef ecosystems. *Annu. Rev. Microbiol.* 70, 317-340 (2016).
100. Webster, N. S. & Reusch, T. B. H. Microbial contributions to the persistence of coral reefs. *ISME J.* 11, 2167-2174 (2017).
101. Hanson, C. A., Fuhrman, J. A., Horner-Devine, M. C. & Martiny, J. B. H. Beyond biogeographic patterns : processes shaping the microbial landscape. *Nat. Rev. Microbiol.* 10, 497-506 (2012).
102. Zinger, L., Boetius, A. & Ramette, A. Bacterial taxa-area and distance-decay relationships in marine environments. *Mol. Ecol.* 23, 954-964 (2014).
103. Archer, S. D. J. et al. Airborne microbial transport limitation to isolated Antarctic soil habitats. *Nat. Microbiol.* 4, 925-932 (2019).
104. Wilkins, D., van Sebille, E., Rintoul, S. R., Lauro, F. M. & Cavicchioli, R. Advection shapes Southern Ocean microbial assemblages independent of distance and environment effects. *Nat. Commun.* 4, 2457 (2013).
105. Cavicchioli, R. Microbial ecology of Antarctic aquatic systems. *Nat. Rev. Microbiol.* 13, 691-706 (2015).
106. Riebesell, U. et al. Toxic algal bloom induced by ocean acidification disrupts the pelagic food web. *Nat. Clim. Change* 8, 1082 (2018).
107. Hutchins, D. A. et al. Irreversibly increased nitrogen fixation in *Trichodesmium* experimentally adapted to elevated carbon dioxide. *Nat. Commun.* 6, 8155 (2015).
108. Schaum, E., Rost, B., Millar, A. J. & Sinéad, C. Variation in plastic responses to ocean acidification in a globally distributed picoplankton species. *Nat. Clim. Change* 3, 298-302 (2012).
109. Schlüter, L. et al. Adaptation of a globally important coccolithophore to ocean warming and acidification. *Nat. Clim. Change* 4, 1024-1030 (2014).
110. Hoppe, C. J. M., Wolf, K., Schuback, N., Tortell, P. D. & Rost, B. Compensation of ocean acidification effects in Arctic phytoplankton assemblages. *Nat. Clim. Change* 8, 529-533 (2018).
111. Highfield, A., Joint, I., Gilbert, J. A., Crawford, K. J. & Schroeder, D. C. Change in *Emiliania huxleyi* virus assemblage diversity but not in host genetic composition during an ocean acidification mesocosm experiment. *Viruses* 9, E41 (2017).
112. Flynn, K. J. et al. Changes in pH at the exterior surface of plankton with ocean acidification. *Nat. Clim. Change* 2, 510-513 (2012).
113. Traving, S. J., Clokie, M. R. & Middelboe, M. Increased acidification has a profound effect on the interactions between the cyanobacterium *Synechococcus* sp. WH7803 and its viruses. *FEMS Microbiol. Ecol.* 87, 133-141 (2014).
114. Follows, M. J., Dutkiewicz, S., Grant, S. & Chisholm, S. W. Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. *Science* 315, 1843-1846 (2007).
115. Barton, A. D., Dutkiewicz, S., Flierl, G., Bragg, J. & Follows, M. J. Patterns of diversity in marine phytoplankton. *Science* 327, 1509-1511 (2010).
116. Thomas, M. K., Kremer, C. T., Klausmeier, C. A. & Litchman, E. A. Global pattern of thermal adaptation in marine phytoplankton. *Science* 338, 1085-1088 (2012).
117. Swan, B. K. et al. Prevalent genome streamlining and latitudinal divergence of surface ocean bacterioplankton. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 110, 11463-11468 (2013).
118. Barton, A. D., Irwin, A. J., Finkel, Z. V. & Stock, C. A. Anthropogenic climate change drives shift and shuffle in North Atlantic phytoplankton communities. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 113, 2964-2969 (2016).

119. Cavicchioli, R. On the concept of a psychrophile. *ISME J.* 10, 793-795 (2016).
120. Toseland, A. et al. The impact of temperature on marine phytoplankton resource allocation and metabolism. *Nat. Clim. Change* 3, 979-984 (2013).
121. Moran, X. A. G., Lopez-Urrutia, A., Calvo-Diaz, A. & Li, W. K. L. Increasing importance of small phytoplankton in a warmer ocean. *Glob. Change Biol.* 16, 1137-1144 (2010).
122. Thornton, D. C. O. Dissolved organic matter (DOM) release by phytoplankton in the contemporary and future ocean. *Eur. J. Phycol.* 49, 20-46 (2014).
123. Jiang, H.-B. et al. Ocean warming alleviates iron limitation of marine nitrogen fixation. *Nat. Clim. Change* 8, 709-712 (2018).
124. Webster, N. S., Wagner, M. & Negri, A. P. Microbial conservation in the Anthropocene. *Environ. Microbiol.* 20, 1925-1928 (2018).
125. Cavicchioli, R. A vision for a 'microcentric' future. *Microb. Biotechnol.* 12, 26-29 (2019).
126. Singh, B. K., Bardgett, R. D., Smith, P. & Reay, D. S. Microorganisms and climate change : terrestrial feedbacks and mitigation options. *Nat. Rev. Microbiol.* 8, 779-790 (2010).
127. Bardgett, R. D. & van der Putten, W. H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* 515, 505-511 (2014).
128. Fellbaum, C. R., Mensah, J. A., Pfeffer, P. E., Kiers, E. T. & Bücking, H. The role of carbon in fungal nutrient uptake and transport Implications for resource exchange in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Signal. Behav.* 7, 1509-1512 (2012).
129. Ballantyne, A. et al. Accelerating net terrestrial carbon uptake during the warming hiatus due to reduced respiration. *Nat. Clim. Change* 7, 148-152 (2017).
130. Bonan, G. B. Forests and climate change : forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320, 1444-1449 (2008).
131. Pan, Y. et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333, 988-993 (2011).
132. Hovenden, M. J. et al. Globally consistent influences of seasonal precipitation limit grassland biomass response to elevated CO₂. *Nat. Plants* 5, 167-173 (2019).
133. Evans, R. D. et al. Greater ecosystem carbon in the Mojave Desert after ten years exposure to elevated CO₂. *Nat. Clim. Change* 4, 394-397 (2014).
134. Verpoorter, C., Kutser, T., Seekell, D. A. & Tranvik, L. J. A global inventory of lakes based on high-resolution satellite imagery. *Geophys. Res. Lett.* 41, 6396-6402 (2014).
135. Davidson, T. A. et al. Synergy between nutrients and warming enhances methane ebullition from experimental lakes. *Nat. Clim. Change* 8, 156-160 (2018).
136. van Bergen, T. J. H. M. et al. Seasonal and diel variation in greenhouse gas emissions from an urban pond and its major drivers. *Limnol. Oceanogr.* <https://doi.org/10.1002/lno.11173> (2019).
137. Bragazza, L., Parisod, J., Buttler, A. & Bardgett, R. D. Biogeochemical plant-soil microbe feedback in response to climate warming in peatlands. *Nat. Clim. Change* 3, 273-277 (2013).
138. Gallego-Sala, A. V. & Prentice, I. C. Blanket peat biome endangered by climate change. *Nat. Clim. Change* 3, 152-155 (2013).
139. Lupascu, M. et al. High Arctic wetting reduces permafrost carbon feedbacks to climate warming. *Nat. Clim. Change* 4, 51-55 (2014).
140. Hultman, J. et al. Multi-omics of permafrost, active layer and thermokarst bog soil microbiomes. *Nature* 521, 208-212 (2015).
141. Schuur, E. A. G. et al. Climate change and the permafrost carbon feedback. *Nature* 520, 171-179 (2015).
142. Hoegh-Guldberg, O. et al. in *Special Report : Global Warming of 1.5°C* (eds Masson-Delmotte, V. et al.) Ch. 3 (IPCC, 2018).
143. Crowther, T. W. et al. Quantifying global soil carbon losses in response to warming. *Nature* 540, 104-108 (2016).
144. Hicks Pries, C. E., Castanha, C., Porras, R. C. & Torn, M. S. The whole-soil carbon flux in response to warming. *Science* 355, 1420-1423 (2017).
145. van Gestel, N. et al. Predicting soil carbon loss with warming. *Nature* 554, E4-E5 (2018).
146. Crowther, T. W. et al. Crowther et al. reply. *Nature* 554, E7-E8 (2018).
147. Karhu, K. et al. Temperature sensitivity of soil respiration rates enhanced by microbial community response. *Nature* 513, 81-84 (2014).
148. Norby, R. J., Ledford, J., Reilly, C. D., Miller, N. E. & O'Neill, E. G. Fine-root production dominates response of a deciduous forest to atmospheric CO₂ enrichment. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 101, 9689-9693 (2004).
149. Lewis, S. L. et al. Increasing carbon storage in intact African tropical forests. *Nature* 457, 1003-1006 (2009).
150. Schlesinger, W. H. & Lichter, J. Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO₂. *Nature* 411, 466-469 (2001).
151. Sayer, E. J., Heard, M. S., Grant, H. K., Marthews, T. R. & Tanner, E. V. J. Soil carbon release enhanced by increased tropical forest litterfall. *Nat. Clim. Change* 1, 304-307 (2011).
152. Bradford, M. A. et al. Managing uncertainty in soil carbon feedbacks to climate change. *Nat. Clim. Change* 6, 751-758 (2016).
153. Hartley, I. P. et al. A potential loss of carbon associated with greater plant growth in the European Arctic. *Nat. Clim. Change* 2, 875-879 (2012).
154. Giardina, C. P., Litton, C. M., Crow, S. E. & Asner, G. P. Warming-related increases in soil CO₂ efflux are explained by increased below-ground carbon flux. *Nat. Clim. Change* 4, 822-827 (2014).
155. Bradford, M. A. et al. Climate fails to predict wood decomposition at regional scales. *Nat. Clim. Change* 4, 625-630 (2014).
156. Fernández-Martínez, M. Nutrient availability as the key regulator of global forest carbon balance. *Nat. Clim. Change* 4, 471-476 (2014).
157. Högberg, P. et al. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411, 789-792 (2001).

158. Clemmensen, K. E. et al. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science* 339, 1615-1618 (2013).
159. Keiluweit, M. et al. Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. *Nat. Clim. Change* 5, 588-595 (2015).
160. Tang, J. & Riley, W. J. Weaker soil carbon-climate feedbacks resulting from microbial and abiotic interactions. *Nat. Clim. Change* 5, 56-60 (2015).
161. Schmidt, M. W. et al. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature* 478, 49-56 (2011).
162. Sulman, B. N., Phillips, R. P., Oishi, A. C., Shevliakova, E. & Pacala, S. W. Microbe-driven turnover offsets mineral-mediated storage of soil carbon under elevated CO₂. *Nat. Clim. Change* 4, 1099-1102 (2014).
163. Stevnbak, K. et al. Interactions between aboveand belowground organisms modified in climate change experiments. *Nat. Clim. Change* 2, 805-808 (2012).
164. Bardgett, R. D. & Wardle, D. A. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84, 2258-2268 (2003).
165. Lubbers, I. M. et al. Greenhouse-gas emissions from soils increased by earthworms. *Nat. Clim. Change* 3, 187-194 (2013).
166. Thakur, M. P. et al. Reduced feeding activity of soil detritivores under warmer and drier conditions. *Nat. Clim. Change* 8, 75-78 (2018).
167. Hodgkins, S. B. et al. Tropical peatland carbon storage linked to global latitudinal trends in peat recalcitrance. *Nat. Commun.* 9, 3640 (2018).
168. Jansson, J. K. & Tas, N. The microbial ecology of permafrost. *Nat. Rev. Microbiol.* 12, 414-425 (2014).
169. McCalley, C. K. et al. Methane dynamics regulated by microbial community response to permafrost thaw. *Nature* 514, 478-481 (2014).
170. Grosse, G., Goetz, S., McGuire, A. D., Romanovsky, V. E. & Schuur, E. A. G. Changing permafrost in a warming world and feedbacks to the Earth system. *Environ. Res. Lett.* 11, 040201 (2016).
171. Hicks Pries, C. E., Schuur, E. A. G., Natali, S. M. & Crummer, K. G. Old soil carbon losses increase with ecosystem respiration in experimentally thawed tundra. *Nat. Clim. Change* 6, 214-218 (2016).
172. Knoblauch, C., Beer, C., Liebner, S., Grigoriev, M. N. & Pfeiffer, E.-M. Methane production as key to the greenhouse gas budget of thawing permafrost. *Nat. Clim. Change* 8, 309-312 (2018).
173. Jing, X. et al. The links between ecosystem multifunctionality and aboveand belowground biodiversity are mediated by climate. *Nat. Commun.* 6, 8159 (2015).
174. Delgado-Baquerizo, M. et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nat. Commun.* 7, 10541 (2016).
175. Walker, T. W. N. et al. Microbial temperature sensitivity and biomass change explain soil carbon loss with warming. *Nat. Clim. Change* 8, 885-889 (2018).
176. Zhou, J. Z. et al. Microbial mediation of carbon-cycle feedbacks to climate warming. *Nat. Clim. Change* 2, 106-110 (2012).
177. Zhou, J. et al. Temperature mediates continental-scale diversity of microbes in forest soils. *Nat. Commun.* 7, 12083 (2016).
178. Guo, X. et al. Climate warming leads to divergent succession of grassland microbial communities. *Nat. Clim. Change* 8, 813-818 (2018).
179. Bradford, M. A. et al. Cross-biome patterns in soil microbial respiration predictable from evolutionary theory on thermal adaptation. *Nat. Ecol. Evol.* 3, 223-231 (2019).
180. Dacal, M., Bradford, M. A., Plaza, C., Maestre, F. T. & García-Palacios, P. Soil microbial respiration adapts to ambient temperature in global drylands. *Nat. Ecol. Evol.* 3, 232-238 (2019).
181. Lipson, D. A. The complex relationship between microbial growth rate and yield and its implications for ecosystem processes. *Front. Microbiol.* 6, 615 (2015).
182. Frey, S. D., Lee, J., Melillo, J. M. & Six, J. The temperature response of soil microbial efficiency and its feedback to climate. *Nat. Clim. Change* 3, 395-398 (2013).
183. Hagerty, S. B. et al. Accelerated microbial turnover but constant growth efficiency with warming in soil. *Nat. Clim. Change* 4, 903-906 (2014).
184. Melillo, J. et al. Long-term pattern and magnitude of soil carbon feedback to the climate system in a warming world. *Science* 358, 101-105 (2017).
185. Wieder, W. R., Bonan, G. B. & Allison, S. D. Global soil carbon projections are improved by modelling microbial processes. *Nat. Clim. Change* 3, 909-912 (2013).
186. Koven, C. D., Hugelius, G., Lawrence, D. M. & Wieder, W. R. Higher climatological temperature sensitivity of soil carbon in cold than warm climates. *Nat. Clim. Change* 7, 817-822 (2017).
187. Mackelprang, R., Saleska, S. R., Jacobsen, C. S., Jansson, J. K. & Tas, N. Permafrost meta-omics and climate change. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 44, 439-462 (2016).
188. Tas, N. et al. Landscape topography structures the soil microbiome in arctic polygonal tundra. *Nat. Commun.* 9, 777 (2018).
189. Woodcroft, B. J. Genome-centric view of carbon processing in thawing permafrost. *Nature* 560, 49-54 (2018).
190. Emerson, J. B. et al. Host-linked soil viral ecology along a permafrost thaw gradient. *Nat. Microbiol.* 3, 870-880 (2018).
191. Singleton, C. M. et al. Methanotrophy across a natural permafrost thaw environment. *ISME J.* 12, 2544-2558 (2018).
192. Xue, K. et al. Tundra soil carbon is vulnerable to rapid microbial decomposition under climate warming. *Nat. Clim. Change* 6, 595-600 (2016).
193. Kane, E. S. Squeezing the arctic carbon balloon. *Nat. Clim. Change* 2, 841-842 (2012).
194. Hill, P. W. et al. Vascular plant success in a warming Antarctic may be due to efficient nitrogen acquisition. *Nat. Clim. Change* 1, 50-53 (2011).
195. Newsham, K. K. et al. Relationship between soil fungal diversity and temperature in the maritime Antarctic. *Nat. Clim. Change* 6, 182-186 (2016).
196. Kleinteich, J. et al. Temperature-related changes in polar cyanobacterial mat diversity and toxin production. *Nat. Clim. Change* 2, 356-360 (2012).
197. Paerl, H. W. & Huisman, J. Blooms like it hot. *Science* 320, 57-58 (2008).

198. Huisman, J. et al. Cyanobacterial blooms. *Nat. Rev. Microbiol.* 16, 471-483 (2018).
199. Sitoki, L., Kurmayer, R. & Rott, E. Spatial variation of phytoplankton composition, biovolume, and resulting microcystin concentrations in the Nyanza Gulf (Lake Victoria, Kenya). *Hydrobiologia* 691, 109-122 (2012).
200. Metcalf, J. S. et al. Public health responses to toxic cyanobacterial blooms : perspectives from the 2016 Florida event. *Water Policy* 20, 919-932 (2018).
201. Visser, P. M. et al. How rising CO₂ and global warming may stimulate harmful cyanobacterial blooms. *Harmful Algae* 54, 145-159 (2016).
202. Walsby, A. E., Hayes, P. K., Boje, R. & Stal, L. J. The selective advantage of buoyancy provided by gas vesicles for planktonic cyanobacteria in the Baltic Sea. *New Phytol.* 136, 407-417 (1997).
203. Jöhnk, K. D. et al. Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Glob. Chang. Biol.* 14, 495-512 (2008).
204. Lehman, P. W. et al. Impacts of the 2014 severe drought on the *Microcystis* bloom in San Francisco Estuary. *Harmful Algae* 63, 94-108 (2017).
205. Sandrini, G. et al. Rapid adaptation of harmful cyanobacteria to rising CO₂. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 113, 9315-9320 (2016).
206. Lanz, B., Dietz, S. & Swanson, T. The expansion of modern agriculture and global biodiversity decline : an integrated assessment. *Ecol. Econ.* 144, 260-277 (2018).
207. Dai, Z. et al. Long-term nitrogen fertilization decreases bacterial diversity and favors the growth of Actinobacteria and Proteobacteria in agro-ecosystems across the globe. *Glob. Change Biol.* 24, 3452-3461 (2018).
208. Gålfalk, M., Olofsson, G., Crill, P. & Bastviken, D. Making methane visible. *Nat. Clim. Change* 6, 426-430 (2016).
209. Nisbet, E. G. et al. Very strong atmospheric methane growth in the four years 2014-2017 : implications for the Paris Agreement. *Global Biogeochem. Cycles* 33, 318-342 (2019).
210. van Groenigen, K. S., van Kessel, C., Hungate, B. & A. Increased greenhouse-gas intensity of rice production under future atmospheric conditions. *Nat. Clim. Change* 3, 288-291 (2013).
211. Ripple, W. J. et al. Ruminants, climate change and climate policy. *Nat. Clim. Change* 4, 2-5 (2014).
212. Steffen, W. et al. Sustainability. Planetary boundaries : guiding human development on a changing planet. *Science* 347, 1259855 (2015).
213. Greaver, T. L. et al. Key ecological responses to nitrogen are altered by climate change. *Nat. Clim. Change* 6, 836-843 (2016).
214. Itakura, M. et al. Mitigation of nitrous oxide emissions from soils by Bradyrhizobium japonicum inoculation. *Nat. Clim. Change* 3, 208-212 (2013).
215. Godfray, H. C. et al. Food security : the challenge of feeding 9 billion people. *Science* 327, 812-818 (2010).
216. de Vries, F. T. et al. Land use alters the resistance and resilience of soil food webs to drought. *Nat. Clim. Change* 2, 276-280 (2012).
217. de Vries, F. T. et al. Soil bacterial networks are less stable under drought than fungal networks. *Nat. Commun.* 9, 3033 (2018).
218. Bahram, M. et al. Structure and function of the global topsoil microbiome. *Nature* 560, 233-237 (2018).
219. Maestre, F. T. et al. Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 112, 15684-15689 (2015).
220. Posch, T., Köster, O., Salcher, M. M. & Pernthaler, J. Harmful filamentous cyanobacteria favoured by reduced water turnover with lake warming. *Nat. Clim. Change* 2, 809-813 (2012).
221. Harvell, C. D. et al. Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science* 296, 2158-2162 (2002).
222. Altizer, S., Ostfeld, R. S., Johnson, P. T., Kutz, S. & Harvell, C. D. Climate change and infectious diseases : from evidence to a predictive framework. *Science* 341, 514-519 (2013).
223. Johnson, P. T. J., de Roode, J. C. & Fenton, A. Why infectious disease research needs community ecology. *Science* 349, 1259504 (2015).
224. Bruno, J. F. et al. Thermal stress and coral cover as drivers of coral disease outbreaks. *PLOS Biol.* 5, e124 (2007).
225. Randall, J. & van Woesik, R. Contemporary whiteband disease in Caribbean corals driven by climate change. *Nat. Clim. Change* 5, 375-379 (2015).
226. Maynard, J. et al. Projections of climate conditions that increase coral disease susceptibility and pathogen abundance and virulence. *Nat. Clim. Change* 5, 688-694 (2015).
227. Randall, C. J. & van Woesik, R. Some coral diseases track climate oscillations in the Caribbean. *Sci. Rep.* 7, 5719 (2017).
228. Frommel, A. Y. et al. Severe tissue damage in Atlantic cod larvae under increasing ocean acidification. *Nat. Clim. Change* 2, 42-46 (2012).
229. Harvell, C. D. et al. Disease epidemic and a marine heat wave are associated with the continental-scale collapse of a pivotal predator (*Pycnopodia helianthoides*). *Sci. Adv.* 5, eaau7042 (2019).
230. Ling, S. D. et al. Global regime shift dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing. *Phil. Trans. R. Soc. B* 370, 20130269 (2015).
231. Maynard, J. et al. Improving marine disease surveillance through sea temperature monitoring, outlooks and projections. *Phil. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 371, 20150208 (2016).
232. Anderegg, W. R. L., Kane, J. M. & Anderegg, L. D. L. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nat. Clim. Change* 3, 30-36 (2013).
233. Bebber, D. P., Ramotowski, M. A. T. & Gurr, S. J. Crop pests and pathogens move polewards in a warming world. *Nat. Clim. Change* 3, 985-988 (2013).
234. Raffel, T. R. et al. Disease and thermal acclimation in a more variable and unpredictable climate. *Nat. Clim. Change* 3, 146-151 (2013).
235. Pounds, J. A. et al. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439, 161-167 (2006).

236. MacFadden, D. R., McGough, S. F., Fisman, D., Santillana, M. & Brownstein, J. S. Antibiotic resistance increases with local temperature. *Nat. Clim. Change* 8, 510-514 (2018).
237. Patz, J. A., Campbell-Lendrum, D., Holloway, T. & Foley, J. A. Impact of regional climate change on human health. *Nature* 438, 310-317 (2005).
238. Semenza, J. C. & Domanovic, D. Blood supply under threat. *Nat. Clim. Change* 3, 432-435 (2013).
239. Semenza, J. C. et al. Climate change impact assessment of food and waterborne diseases. *Crit. Rev. Environ. Sci. Technol.* 42, 857-890 (2012).
240. McIntyre, K. M. et al. Systematic assessment of the climate sensitivity of important human and domestic animal pathogens in Europe. *Sci. Rep.* 7, 7134 (2017).
241. Jones, A. E. et al. Bluetongue risk under future climates. *Nat. Clim. Change* 9, 153-157 (2019).
242. Baker-Austin, C. et al. Emerging *Vibrio* risk at high latitudes in response to ocean warming. *Nat. Clim. Change* 3, 73-77 (2013).
243. Pascual, M., Rodó, X., Ellner, S. P., Colwell, R. & Bouma, M. J. Cholera dynamics and El Niño-Southern Oscillation. *Science* 289, 1766-1769 (2000).
244. Vezzulli, L. et al. Climate influence on *Vibrio* and associated human diseases during the past half century in the coastal North Atlantic. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 113, E5062-E5071 (2016).
245. Bhatt, S. et al. The global distribution and burden of dengue. *Nature* 496, 504-507 (2013).
246. Powell, J. R. Mosquitoes on the move. *Science* 354, 971-972 (2016).
247. Lessler, J. et al. Assessing the global threat from Zika virus. *Science* 353, aaf8160 (2016).
248. Scheffers, B. R. et al. The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science* 354, aaf7671 (2016).
249. Weaver, S. C. Prediction and prevention of urban arbovirus epidemics : a challenge for the global virology community. *Antiviral Res.* 156, 80-84 (2018).
250. Bouma, M. J. & Dye, C. Cycles of malaria associated with El Niño in Venezuela. *JAMA* 278, 1772-1774 (1997).
251. Baylis, M., Mellor, P. S. & Meiswinkel, R. Horse sickness and ENSO in South Africa. *Nature* 397, 574 (1999).
252. Rohani, P. The link between dengue incidence and El Niño Southern Oscillation. *PLOS Med.* 6, e1000185 (2009).
253. Kreppel, K. S. et al. A non-stationary relationship between global climate phenomena and human plague incidence in Madagascar. *PLOS Neglect. Trop. Dis.* 8, e3155 (2014).
254. Caminade, C. et al. Global risk model for vector-borne transmission of Zika virus reveals the role of El Niño 2015. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 114, 119-124 (2017).
255. Giraud, T., Koskella, B. & Laine, A.-L. Introduction : microbial local adaptation : insights from natural populations, genomics and experimental evolution. *Mol. Ecol.* 26, 1703-1710 (2017).
256. Croll, D. & McDonald, B. A. The genetic basis of local adaptation for pathogenic fungi in agricultural ecosystems. *Mol. Ecol.* 26, 2027-2040 (2017).
257. Robin, C., Andanson, A., Saint-Jean, G., Fabreguettes, O. & Dutech, C. What was old is new again : thermal adaptation within clonal lineages during range expansion in a fungal pathogen. *Mol. Ecol.* 26, 1952-1963 (2017).
258. King, J. G., Souto-Maior, C., Sartori, L. M., Maciel-deFreitas, R. & Gomes, M. G. M. Variation in *Wolbachia* effects on *Aedes* mosquitoes as a determinant of invasiveness and vectorial capacity. *Nat. Commun.* 9, 1483 (2018).
259. Bakken, L. R. & Frostegård, Å. Sources and sinks for N₂O, can microbiologist help to mitigate N₂O emissions? *Environ. Microbiol.* 19, 4801-4805 (2017).
260. Henderson, G. et al. Rumen microbial community composition varies with diet and host, but a core microbiome is found across a wide geographical range. *Sci. Rep.* 5, 14567 (2015).
261. Roehe, R. et al. Bovine host genetic variation influences rumen microbial methane production with best selection criterion for low methane emitting and efficiently feed converting hosts based on metagenomic gene abundance. *PLOS Genet.* 12, e1005846 (2016).
262. Ritchie, H., Reay, D. S. & Higgins, P. Potential of meat substitutes for climate change mitigation and improved human health in high-income markets. *Front. Sustain. Food Syst.* 2, 16 (2018).
263. Weng, Z. H. et al. Biochar built soil carbon over a decade by stabilizing rhizodeposits. *Nat. Clim. Change* 7, 371-376 (2017).
264. Liu, D. et al. Constructed wetlands as biofuel production systems. *Nat. Clim. Change* 2, 190-194 (2012).
265. Sánchez, O. Constructed wetlands revisited : microbial diversity in the -omics era. *Microb. Ecol.* 73, 722-733 (2017).
266. Timmis, K. et al. The contribution of microbial biotechnology to sustainable development goals. *Microb. Biotechnol.* 10, 984-987 (2017).
267. Union of Concerned Scientists. World scientists' warning to humanity. UCSUSA <http://www.ucsusa.org/sites/default/files/attach/2017/11/WorldScientists27WarningtoHumanity1992.pdf> (1992).
268. Ripple, W. J. et al. The role of Scientists' Warning in shifting policy from growth to conservation economy. *BioScience* 68, 239-240 (2018).
269. Finlayson, C. M. et al. The Second Warning to Humanity — providing a context for wetland management and policy. *Wetlands* 39, 1 (2019).
270. Colwell, R. R. & Patz, J. A. *Climate, Infectious Disease and Health : An Interdisciplinary Perspective* (American Academy of Microbiology, 1998).
271. Reid, A. *Incorporating Microbial Processes Into Climate Models* (American Academy of Microbiology, 2012).
272. Reid, A. & Greene, S. *How Microbes Can Help Feed The World* (American Academy of Microbiology, 2013).
273. Paull, S. H. et al. Drought and immunity determine the intensity of West Nile virus epidemics and climate change impacts. *Proc. R. Soc. B* 284, 20162078 (2017).
274. Paaïmans, K. P. et al. Influence of climate on malaria transmission depends on daily temperature variation. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 107, 15135-15139 (2010).

275. Colón-González, F. J. et al. Limiting global-mean temperature increase to 1.5-2°C could reduce the incidence and spatial spread of dengue fever in Latin America. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 115, 6243-6248 (2018).
276. Ostfeld, R. S. & Brunner, J. L. Climate change and Ixodes tick-borne diseases of humans. *Philos. Trans. R. Soc. B* 370, 20140051 (2015).
277. Moore, S. M. et al. El Niño and the shifting geography of cholera in Africa. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 114, 4436-4441 (2017).
278. Peng, X., Murphy, T. & Holden, N. M. Evaluation of the effect of temperature on the die-off rate for *Cryptosporidium parvum* oocysts in water, soils, and feces. *Appl. Environ. Microbiol.* 74, 7101-7107 (2008).
279. Atchison, C. J. et al. Temperature-dependent transmission of rotavirus in Great Britain and The Netherlands. *Proc. R. Soc. Biol. B* 277, 933-942 (2010).
280. Shaman, J. & Lipsitch, M. The El Niño-Southern Oscillation (ENSO)-pandemic Influenza connection : coincident or causal? *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 110, 3689-3691 (2013).
281. Shaman, J. & Karspeck, A. Forecasting seasonal outbreaks of influenza. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 109, 20425-20430 (2012).
282. Nguyen, C. et al. Recent advances in our understanding of the environmental, epidemiological, immunological, and clinical dimensions of coccidioidomycosis. *Clin. Microbiol. Rev.* 26, 505-525 (2013).
283. Tian, H. et al. Interannual cycles of Hantaan virus outbreaks at the human-animal interface in Central China are controlled by temperature and rainfall. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 114, 8041-8046 (2017).
284. Glass, G. E. et al. Satellite imagery characterizes local animal reservoir populations of Sin Nombre virus in the southwestern United States. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 99, 16817-16822 (2002).

Glossaire

Habitats. Environnements dans lesquels un organisme vit normalement ; par exemple : les lacs, les forêts, les sédiments et les environnements polaires représentent différents types d'habitats.

Ecosystème. La communauté en interaction d'organismes et de composants non vivants, tels que les minéraux, les nutriments, l'eau, les conditions météorologiques et topographiques, présents dans un environnement spécifique.

Réseau alimentaire. Interconnexion décrivant les interactions trophiques (alimentaires) dans un écosystème, souvent composé de plusieurs chaînes alimentaires ; par exemple : les producteurs primaires microbiens marins et les reminéralisateurs hétérotrophes jusqu'aux prédateurs trophiques supérieurs ou aux arbres en tant que producteurs primaires, herbivores et fixateurs microbiens d'azote et reminéralisants.

Sous-sol. Zone située sous la surface de la Terre, avec des écosystèmes souterrains s'étendant sur plusieurs kilomètres et comprenant un aquifère profond terrestre, des systèmes d'hydrocarbures et de mines, ainsi que des sédiments marins et la croûte océanique.

Eutrophisation. Apport accru de minéraux et d'éléments nutritifs dans un système aquatique ; généralement des apports d'azote et de phosphore provenant d'engrais, d'eaux usées et de détergents.

Phytoplancton. Micro-organismes de type monocellulaires contenant de la chlorophylle (eucaryotes et bactéries) qui se développent par photosynthèse et dérivent relativement passivement avec le courant dans les océans ou les lacs.

Biomes. Systèmes contenant plusieurs écosystèmes ayant des propriétés physiques communes (telles que le climat et la géologie) ; « biome » désigne ici tous les environnements terrestres (continents) et tous les environnements marins (mers et océans).

Phototrophe. Utiliser la lumière du soleil pour générer de l'énergie pour la croissance.

Stratification. Des couches d'eau se forment en raison d'une différence de densité d'eau entre les eaux de surface et les eaux plus profondes ; la stratification augmente en raison du réchauffement des eaux de surface et des apports en eau douce provenant des précipitations et de la fonte des glaces.

Colonne d'eau. La couche d'eau dans un lac ou un océan.

Reminéralisant. Reconvertir la matière organique en ses composants inorganiques constitutifs ; la reminéralisation par les hétérotrophes marins et terrestres implique une respiration qui libère du CO₂ à l'atmosphère.

Sédiments. Matériaux qui ont précipité dans la colonne d'eau et se sont déposés au fond d'un lac ou d'un océan.

Production primaire. Production de biomasse par des organismes phototrophes, tels que le phytoplancton ou les plantes.

Efflorescence. La croissance à haute concentration de certains types de micro-organismes, tels que le phytoplancton ; typiquement sous la forme d'un cycle d'expansion et de ralentissement qui comprend la division cellulaire rapide du phytoplancton suivie de la croissance, par exemple, d'un virus qui lyse les cellules et provoque l'effondrement de la prolifération.

Diatomées. Une classe (*Bacillariophyceae*) d'algues unicellulaires ayant un squelette contenant de la silice.

Respiration. La respiration hétérotrophe par les micro-organismes et la respiration autotrophe par les plantes génère du CO₂, et la respiration photosynthétique par les plantes, les microalgues et les cyanobactéries fixe le CO₂ et génère de l'O₂.

Méthanogènes. Les membres anaérobies des archées qui produisent du méthane par méthanogenèse. Ils réduisent le dioxyde de carbone, l'acide acétique ou divers composés méthylés, tels que les méthylamines ou le méthanol, afin de générer de l'énergie pour la croissance.

Efficacité de la croissance. Une mesure de l'efficacité avec laquelle les micro-organismes convertissent la matière organique en biomasse, avec une efficacité inférieure, ce qui signifie que plus de carbone est rejeté dans l'atmosphère.

Boucle microbienne. Le composant microbien d'un réseau alimentaire ; par exemple, la mort cellulaire et la prédation par les pâturages et les virus libèrent de la matière organique dans les micro-organismes marins et sont utilisées comme nutriments pour la croissance de cellules qui se nourrissent ensuite d'organismes de niveau trophique supérieur.

Autotrophe. Capable de croître sur le dioxyde de carbone comme source unique de carbone.

Oligotrophe. Conditions faibles en nutriments ou flux de nutriments, en particulier de carbone, d'azote ou de phosphore, limitant ainsi la concentration de cellules supportées par le système ; la majeure partie de l'océan est oligotrophe, à l'exception de la côte et des sites d'*upwelling* (remontée en surface des eaux profondes).

Photosynthèse. La conversion de la lumière solaire en énergie utilisée pour produire de l'ATP et la fixation ultérieure (conversion) du CO₂ en matière organique ; le processus est photoautotrophe.

Cyanobactéries. Il s'agit de bactéries photosynthétiques ; c'est-à-dire qu'elles produisent de l'oxygène et qui utilisent la lumière du soleil comme source d'énergie.

Hétérotrophe. Utiliser des composés organiques comme nutriments pour produire de l'énergie de croissance.

Modèle terrestre. Une simulation des processus physiques (chimiques et biologiques) de la Terre (y compris le climat) intégrant les interactions de la biosphère avec l'atmosphère, les océans, les terres et la glace.

Rhizosphère. La zone de sol qui entoure et est influencée par les racines des plantes.

Détritivores. Organismes qui se développent en décomposant des débris (matière organique animale et végétale).

Dénitrification

Processus de conversion de formes azotées oxydées telles que le nitrate (NO₃) ou le nitrite (NO₂) en formes plus réduites, notamment l'oxyde nitreux (N₂O) et l'azote gazeux (N₂).

Forcings. Les forçages climatiques (ou radiatifs) sont des facteurs (par exemple, les gaz à effet de serre anthropiques, la réflectivité de surface (albédo), les aérosols) autres que le système climatique lui-même (par exemple, les océans, la surface terrestre, la cryosphère, la biosphère et l'atmosphère) qui causent le changement climatique. Le forçage positif se produit lorsque la Terre absorbe plus d'énergie de la lumière solaire qu'elle est renvoyée dans l'espace.