

RESTAURATION ASSISTÉE PAR LE MICROBIOME D'HABITATS MARINS DÉGRADÉS

ANNÉE 2024

Par Anne-Sophie BURLLOT



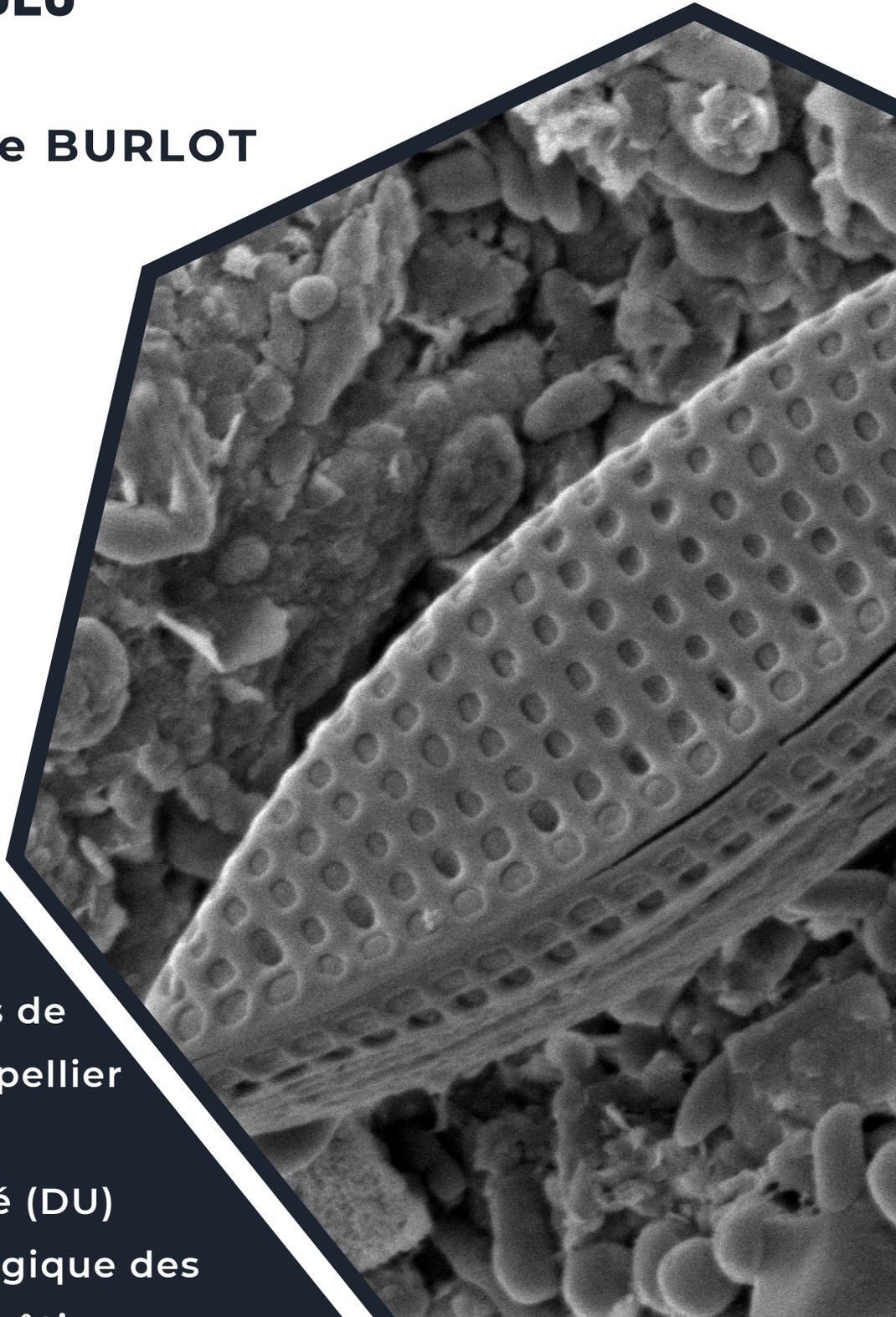
Faculté des sciences de
l'Université de Montpellier

Diplôme d'Université (DU)
« Restauration écologique des
petits fonds marins côtiers »

Tutrice : Julie DETER



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER



Remerciements

Cette formation a été très riche en enseignements. Elle ouvre un nouveau champ des possibles pour mon travail d'enseignement et de recherche et permet d'accéder à un réseau de scientifiques, d'entrepreneurs, de membres d'associations et de gestionnaires qui ont pour vocation la préservation et la restauration écologique des écosystèmes marins. Pour cela, je tiens à remercier l'ensemble des intervenants et des personnes qui ont permis cette formation. Merci aux intervenant.e.s Philippe Lenfant, Pierre Boissery, Gwenaëlle Delaruelle, Gilles Lecaillon, Laure Thierry de Ville d'Avray et Eirini Apazoglou. Un grand MERCI à Julie Deter pour l'organisation, l'animation de ce diplôme universitaire et pour avoir accepté d'être ma tutrice. Merci pour les conseils et pour la lecture de ce mémoire.

La semaine de formation à l'université de Montpellier a rassemblé une douzaine d'étudiant.e.s de tout horizon animé.e.s par cette même passion de prendre soin de nos écosystèmes marins. Je les remercie également pour avoir rendu cette semaine conviviale, agréable et stimulante. Merci Hortense, Alice, Manon, Coline, Daphné, Alexis, Cyril, Paul, Clément, les deux Ahmed, et Thomas.



Pour terminer, je pense aux Bretons, à mes collègues du Laboratoire de Biotechnologie et Chimie Marines de l'Université Bretagne Sud, qui m'ont soutenue dans ce projet. Merci Isabelle Linossier, directrice du laboratoire, d'avoir accepté ma participation à cette formation, à Murielle Poix pour avoir géré la partie administrative de mon inscription et merci à Pierre, Nathalie et Gilles pour l'intérêt que vous portez à mes perspectives de recherche.

Puis, je n'oublie pas la famille et Pierrot pour leur soutien indéniab le et pour avoir accepté mes absences les week-ends, les soirs et pendant les jours fériés, en espérant ne pas les décevoir. Merci infiniment.

Résumé

Les microorganismes jouent un rôle fondamental dans le maintien de la santé, dans la productivité des écosystèmes marins et de manière générale dans le fonctionnement de la biosphère globale. L'ensemble de ces microorganismes et de leurs interactions, constituant le microbiome, possède un rôle multifonctionnel et essentiel dans les écosystèmes, influençant leur structure, leur fonctionnement, leur résistance et leur résilience face aux changements environnementaux. Aujourd'hui, les perturbations de l'environnement impactent des habitats qui se dégradent causant la perte de la biodiversité. Pour réduire cet impact négatif, il est important avant tout de stopper ou de limiter ces pressions sur les écosystèmes puis d'agir en restaurant les habitats dégradés. Pour cela, des outils jugés comme étant opérationnels existent aujourd'hui, mais ils ne considèrent pas le rôle du microbiome. C'est pourquoi, il est proposé, dans ce mémoire, d'analyser l'approche de la restauration assistée par le microbiome comme une piste d'innovation. Des éléments de réponses sont apportés aux questions scientifiques suivantes : **Qu'est-ce la restauration assistée par le microbiome ? et comment cette nouvelle approche peut-elle s'appliquer, être efficace et être évaluée dans une optique de restauration écologique de petits fonds marins côtiers ?** En se basant sur les méthodes employées et sur les résultats obtenus dans des travaux de restauration assistée par microbiome en milieu terrestre et chez l'être-humain, il a été testé et prouvé chez les coraux que l'inoculation de probiotiques permettait d'augmenter leur résistance aux maladies et leur résilience face à l'augmentation de la température de l'océan. Néanmoins, les travaux sur cette nouvelle approche en milieu marin ne sont qu'à l'étape de recherche à l'échelle du laboratoire. Des défis technologiques et réglementaires sont à relever pour l'appliquer en milieu naturel, comme celui de la production de probiotiques, de leur application *in situ* et du suivi de leur impact sur l'environnement. Il est alors nécessaire de poursuivre les efforts de recherche et de communication, en collaborant avec tous les acteurs de la restauration écologique afin d'offrir aux habitats marins dégradés une nouvelle piste d'innovation à explorer.

Sommaire

Remerciements	i
Résumé	2
Sommaire.....	3
Table des Figures.....	4
Table des Tableaux.....	5
Avant-propos	1
Introduction	1
I. Microbiote, Microbiome, Holobionte et Environnement	7
I.1. Définitions.....	7
I.2. Fonctions et rôle du microbiome dans les écosystèmes terrestres et marins.....	10
I.3. Facteurs environnementaux influençant la composition du microbiome	12
I.4. Menaces impactant la composition et la fonction du microbiome	15
I.5. Méthodes d'analyse du microbiome.....	16
II. Approches de restauration écologique assistée par microbiome	17
II.1. Restauration assistée par microbiome des habitats terrestres	17
II.2. Restauration assistée par microbiome chez l'être humain.....	21
II.3. Etudes en cours sur le microbiome pour la restauration des habitats marins côtiers.....	23
II.4. Étude de cas réussie : Probiotiques pour les récifs coralliens	25
III. Défis et perspectives	30
III.1. Proposition de piste pour concrétiser cette approche de restauration assistée par le microbiome	30
III.2. Obstacles potentiels à la mise en œuvre de la restauration assistée par microbiome d'habitats marins dégradés	31
III.3. Intégration de l'approche microbiome dans les politiques de conservation marine	31
III.4. Besoins en recherche et perspectives pour l'avenir	33
Conclusion.....	34
Références bibliographiques	35

Table des Figures

- Figure 1** Exemples de déclin de la biodiversité au niveau mondial, provoqués par des facteurs de changement directs et indirects d'origine anthropique (IPBES 2019).
- Figure 2** Actions envisageables afin de parvenir, si possible, jusqu'à un écosystème de référence (Lenfant et al. 2015).
- Figure 3** Quelques outils de restauration jugés opérationnels (Lenfant et al. 2015).
- Figure 4** Biofilms marins colonisant différents substrats (Qian et al. 2022)
- Figure 5** Définition de l'holobionte d'après Theis et al. (2016).
- Figure 6** Holobionte d'une macroalgue et de son microbiote associé (Egan et al. 2013).
- Figure 7** Les processus interconnectés et liés aux cycles du carbone, de l'azote et du soufre, à l'intérieur d'un holobionte de plante aquatique marine (Ugarelli et al. 2017).
- Figure 8** *Ulva sp.* est une macroalgue verte marine cosmopolite qui habite une variété d'écosystèmes régis par des facteurs environnementaux différents (Ghaderiardakani et al. 2020).
- Figure 9** Photographie prise au Microscope Electronique à Balayage (MEB) montrant le microbiote associé à la surface de la macroalgue verte *Ulva sp.* (donnée personnelle).
- Figure 10** Recrutement et activation des microorganismes utiles par ou pour la plante en cas d'attaque (Berendsen et al. 2012).
- Figure 11** Approches potentielles de la restauration écologique en milieu marin, inspiré de Corinaldesi et al. 2023.
- Figure 12** Top 5 des espèces de récifs coraliens qui font l'objet du plus grand nombre de projets de restauration
- Figure 13** Stratégies d'applications de BMC pour augmenter la résilience des coraux face aux changements environnementaux, adapté de Peixoto et al. 2017.
- Figure 14** Exemple de plan expérimental suivi pour montrer l'impact de BMC pour la résilience et la résistance de coraux, inspiré de Zhang et al. 2021.
- Figure 15** Utilisation du microbiome dans une approche de restauration écologique de petits fonds côtiers marins et défis à relever pour son application.

Table des Tableaux

Tableau I Besoins et Perspectives pour l'avenir de la restauration assistée par microbiome d'habitats marins.

Avant-propos

Enseignante-chercheuse au Laboratoire de Biotechnologie et Chimie Marines (LBCM) de l'Université Bretagne Sud, mes travaux de recherche s'articulent autour de trois axes en lien avec la valorisation des algues. Le premier est centré sur la caractérisation des interactions moléculaires au sein d'holobiontes formés de macroalgues et de leur microbiote associé, dans un habitat donné. Quant au deuxième axe, il consiste à valoriser les molécules de défense et de médiation de l'holobionte pour des applications diverses en utilisant des procédés d'extraction et de purification éco-responsables. Les activités biologiques antioxydantes, antimicrobiennes, antibiofilms, antifouling, photoprotectrices sont ainsi évaluées sur des extraits et molécules pour des applications en nutrition et santé animales et végétales et pour le domaine des cosmétiques. Enfin, je m'intéresse à la restauration écologique du milieu marin en étudiant, d'une part, les interactions entre les espèces endémiques d'un habitat et les espèces non-indigènes. D'autre part, j'aimerais proposer une nouvelle application de ces molécules issues du microbiome d'holobiontes pour assister une restauration d'un habitat dégradé, d'où la proposition de ce sujet pour ce mémoire, dans le cadre du Diplôme Universitaire intitulé «Restauration écologique des petits fonds marins côtiers».

Introduction

L'Océan recouvre plus des deux tiers de la surface de notre planète et contient de nombreux habitats. Il héberge une importante biodiversité, permet la régulation du climat et offre des services écosystémiques non négligeables. En effet, il joue un rôle crucial dans la sécurité alimentaire en apportant un approvisionnement en ressources halieutiques. L'Océan absorbe des teneurs considérables de chaleur et de dioxyde de carbone, ce qui permet de maintenir et de réguler le cycle du carbone et les flux thermiques et énergétiques. De plus, il offre des opportunités pour le développement économique, social et aussi culturel de certaines populations, notamment celles vivant sur les côtes littorales (Reuver et al. 2022).

Aujourd'hui, plus de 40 % de la population humaine mondiale vit dans un rayon de moins de 200 km de la côte et une quinzaine de mégapoles côtières peuvent être comptées comme, par exemple, New-York, Sao Paulo, Istanbul, Le Caire, Tokyo, Jakarta et Shanghai (Reuver et al. 2022). Ainsi, il est aisé de percevoir les pressions émanant de cette forte population humaine qui augmente d'année en année et qui demande toujours plus de nourriture, de place et d'énergie tout en produisant des déchets en continu. Cette pression impacte grandement les écosystèmes littoraux et est responsable des cinq causes expliquant la perte des habitats et de la biodiversité, à savoir :

- La surexploitation des ressources marines,
- l'artificialisation des sols,
- la pollution (plastiques, marées noires, contaminants comme les pesticides, les engrais, les antibiotiques, les éléments traces métalliques ou encore les perturbateurs endocriniens),
- le changement climatique qui implique l'augmentation de la température de l'Océan, l'élévation des eaux, la fréquence plus élevée des événements extrêmes et l'acidification de l'eau de mer et enfin,
- les espèces exotiques envahissantes, qui arrivent le plus souvent par le trafic maritime intense à travers le monde.

Toutes ces causes sont d'origine anthropique de manière directe ou indirecte (IPBES 2019). Des exemples de déclin de la biodiversité, illustrés notamment par des

chiffres, sont exposés sur la **Figure 1** de même que les facteurs indirects et directs d'origine anthropique expliquant cette perte.

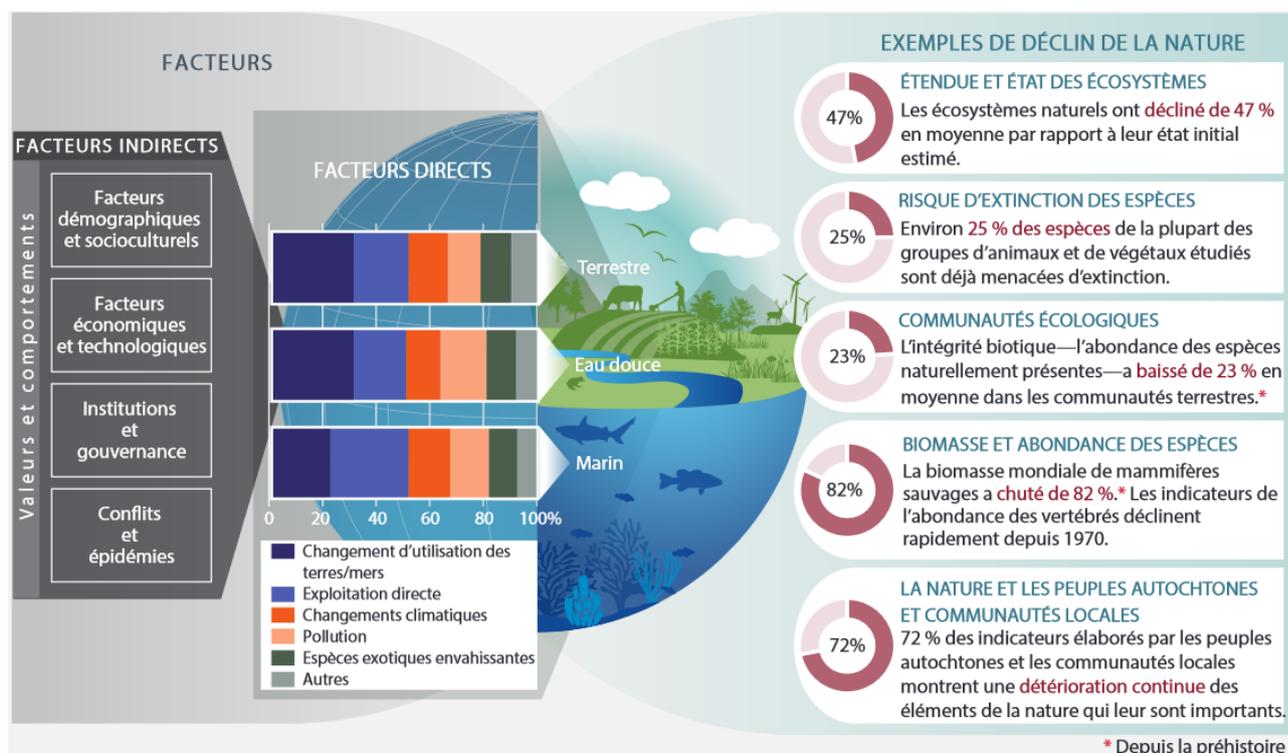


Figure 1 Exemples de déclins de la biodiversité au niveau mondial, provoqués par des facteurs de changement directs et indirects d'origine anthropique (IPBES 2019).

Consciente de ce déséquilibre dans les interactions entre espèces, entre espèces et habitats, entre facteurs biotiques et abiotiques des écosystèmes bâtissant notre planète, l'humanité doit observer, apprendre des milieux pour pouvoir agir et prendre des mesures d'évitement, de réduction des pressions et des mesures de régénération ou de restauration écologique au service de la biodiversité. La **restauration écologique** se définit comme étant « un procédé qui accompagne le rétablissement, la régénération ou l'auto-régénération d'un écosystème endommagé, dégradé ou détruit » (Lenfant et al. 2015; Society for Ecological Restoration 2019). Cela implique, avant tout, d'avoir mis en place des mesures de limitation des pressions pour réduire les impacts sur l'environnement et la non-dégradation, par le biais de la maîtrise des activités humaines (mesures de gestion efficaces). Selon l'état de l'écosystème, s'il est perturbé ou s'il est dégradé voire très

dégradé, il existe plusieurs actions envisageables afin de parvenir, si possible, jusqu'à un écosystème de référence, jugé comme « écosystème sain auto-entretenu et demandant peu de gestion » (Figure 2). L'action de restauration considère l'écosystème dans son intégralité. L'objectif sera de réparer toutes les composantes ainsi que les fonctions écologiques et les services rendus par l'écosystème.

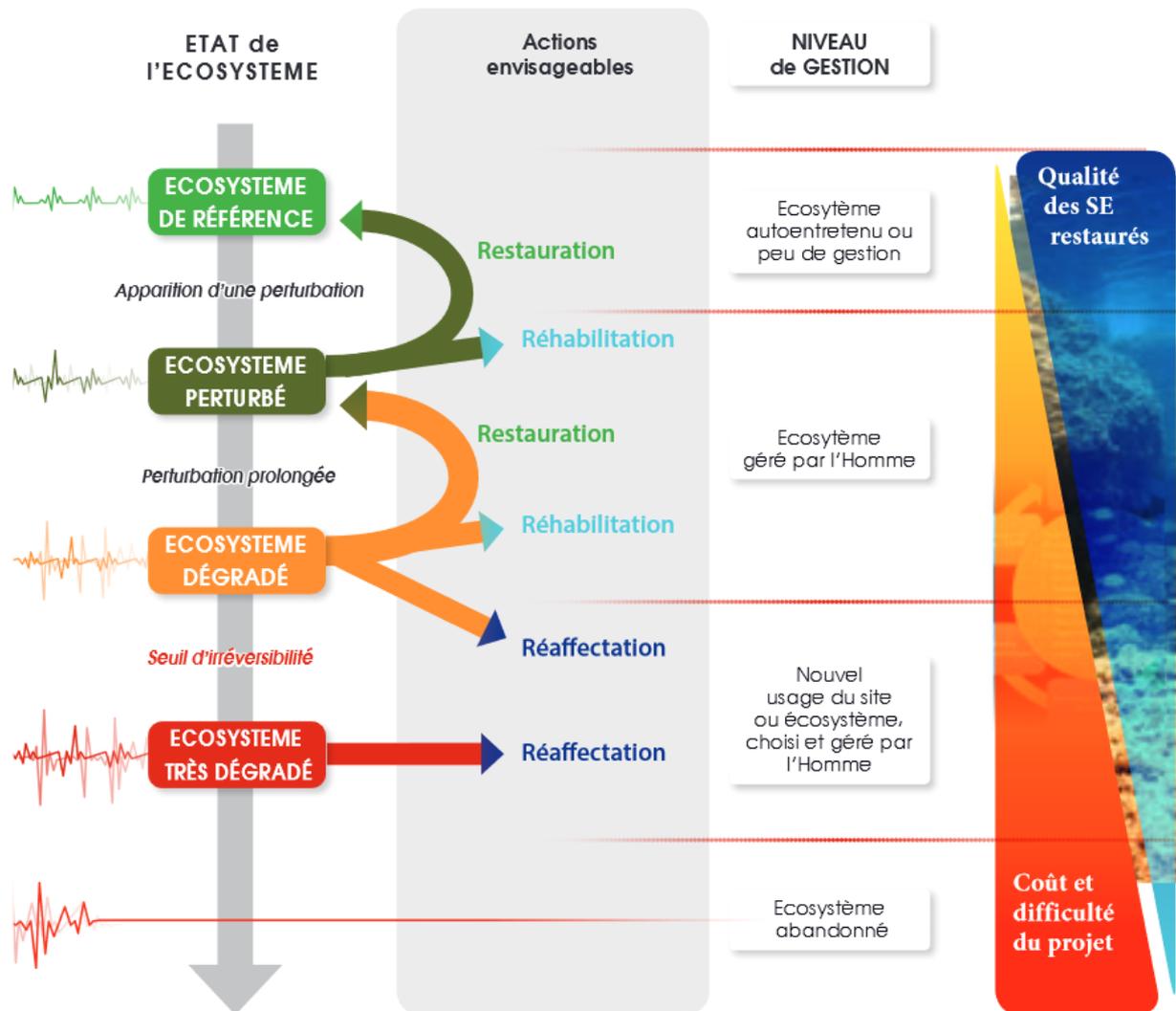


Figure 2 Actions envisageables afin de parvenir, si possible, jusqu'à un écosystème de référence (Lenfant et al. 2015).

Quand la restauration n'est pas ou plus possible, il existe d'autres actions envisageables comme la réhabilitation et la réaffectation. La **réhabilitation** se concentre sur une ou des fonctions ou des services de l'écosystème dégradé. Quant à la **réaffectation**, elle est appliquée quand l'écosystème est dégradé et vise à le

modifier pour l'utiliser à d'autres fins. Par exemple, des bassins, servant à la base de zones de traitement des eaux usées de la ville de Nadar au Maroc, ont été transformés en parc ornithologique (Lenfant et al. 2015). Enfin, quand l'écosystème est considéré comme détruit, c'est-à-dire quand il a dépassé un certain seuil d'irréversibilité, il peut être abandonné (aucune action n'y est envisageable).

Une fois la pression enlevée et/ou stoppée, pour effectuer ces actions de restauration, de réhabilitation et/ou de réaffectation, des **outils de génie et d'ingénierie écologiques** sont disponibles. Ils constituent des moyens de suivis et des techniques de restauration qualifiées « **d'actives** », incluant la restauration assistée par une combinaison d'interventions de nature biotique et abiotique et la restauration « re-constructive » qui consiste aussi en une combinaison d'interventions avec en plus une étape de réintroduction d'espèces désirées pour reconstituer un habitat et/ou un écosystème (Atkinson and Bonser 2020). Ces moyens permettent de rétablir le bon état écologique d'un écosystème (Lenfant et al. 2015). Il peut être cité les récifs artificiels (Dalle and Lapinski 2021), les habitats de quai et de pontons (Boissery et al. 2023) et la transplantation de macroalgues (Verdura et al. 2018), de coraux, d'assemblages coralligènes (Casoli et al. 2022) et/ou de végétaux aquatiques comme la posidonie en Méditerranée (Verdura et al. 2018; Orth et al. 2020; Bianchimani et al. 2022; Casoli et al. 2022; Mancini et al. 2022; Bockel et al. 2024) (**Figure 3**).

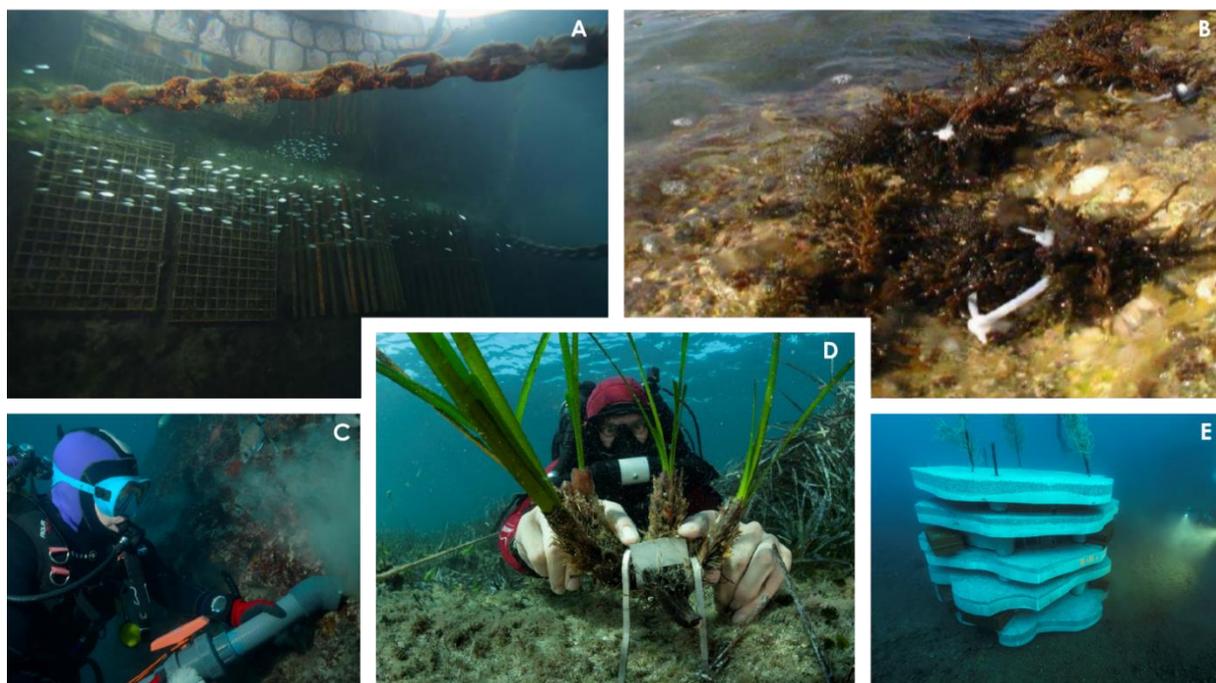


Figure 3 Quelques outils de restauration jugés opérationnels (Lenfant et al. 2015).

Légende : Les Biohuts déployés par Ecocean sur les quais ou les pontons **(A)** ; l'ensemencement de bouquets de rameaux fertiles de la cystoseire Ericaria amentacea dans le port d'Antibes du projet CYSTORE **(B)** ; le désensevelissement de récifs coralligènes par Andromède Océanologie du projet SPELUGUES **(C)** ; le repiquage des posidonies arrachées par les ancres dans le cadre du projet REPIC par Andromède Océanologie **(D)** et le récif artificiel « ragues » de Seaboost du projet REXCOR **(E)**. Ces projets sont décrits dans le rapport IZOMARE (ANDROMEDE OCEANOLOGIE 2023).

Aujourd'hui, ces outils sont jugés comme étant opérationnels, mais ils ne considèrent pas le rôle des microorganismes présents dans ces écosystèmes. Il y a trois ans, la société internationale des récifs coralliens (ICRS) a publié un document scientifique soulignant l'importance de conduire l'innovation en développant de nouvelles approches pour des habitats et une biodiversité dont les actions actuelles ne sont pas satisfaisantes (Corinaldesi et al. 2023). En 2021, les Nations Unies déclarent entrer dans la décennie des « Sciences océanologiques pour un développement durable » et dans celle de la « Restauration des écosystèmes » (2021-2030) (Reuver et al. 2022). Dans ce contexte, l'approche de la **restauration assistée par le microbiome** pourrait être une piste d'innovation.

L'exploration du microbiome s'est en effet accélérée dans les années 2010. Elle est principalement menée sur le microbiome humain puis sur celui du sol et de la rhizosphère prouvant l'importance des microorganismes dans les structures et dans les fonctionnements des écosystèmes. Puis, de plus en plus d'études se focalisent sur le microbiome marin (Reuver et al. 2022). Sunagawa et al. ont analysé les microorganismes présents dans des échantillons d'eau provenant de plus de 200 stations marines à travers le monde. Ils ont ainsi pu identifier un core microbien fonctionnel océanique. De plus, malgré les différences physico-chimiques que peuvent avoir les écosystèmes entre-eux, plus de 73 % de ce core microbien océanique est retrouvé dans le microbiome intestinal de l'être humain (Sunagawa et al. 2015). Récemment, une expédition, ayant pour nom de mission « Microbiome » et réalisée à bord du bateau scientifique « Tara », a été conduite de 2020 à 2022. Le Tara a parcouru 70 000 km en longeant les côtes de l'Atlantique Sud, du Pacifique Sud puis celles de l'Antarctique. L'objectif était d'étudier le microbiome océanique et ses interactions avec le climat et la pollution. Ainsi, les populations composant le microbiome océanique ont pu être décodées ou encore la diversité du microbiome des récifs coralliens de l'océan Pacifique (Galand et al. 2023; Logares 2024).

Ainsi, cette nouvelle piste incluant le microbiome sera le sujet d'étude de ce mémoire qui apportera des éléments de réponse aux questions scientifiques suivantes : Qu'est-ce la restauration assistée par le microbiome ? et comment cette nouvelle approche peut-elle s'appliquer, être efficace et être évaluée dans une optique de restauration écologique de petits fonds marins côtiers ?

Pour ce faire, il s'agira dans un premier temps de définir ce qu'est un microbiome issu d'un microbiote, qui peut être influencé par un ensemble nommé holobionte et par un environnement. Les outils pour analyser le microbiome seront également partagés. Puis, dans un deuxième temps, une synthèse des travaux de restauration assistée par le microbiome, réalisés et/ou en cours, en milieu terrestre, chez l'être humain et en milieu marin sera réalisée. Enfin, dans un dernier temps, les défis technologiques mais aussi réglementaires, face auxquels la restauration assistée par microbiome en milieu marin est confrontée, seront relevés. L'intégration des politiques de conservation sera abordée avant de conclure sur cette nouvelle approche de restauration écologique assistée par microbiome.

I. Microbiote, Microbiome, Holobionte et Environnement

« La santé des organismes aquatiques dépend de la santé de leur microbiome »

Anthony Bertucci,
chercheur en biologie moléculaire et en écotoxicologie et
porteur de la première Chaire Bleue de l'Ifremer sur le thème
« contaminants, mer et santé » (Ifremer 2023)

Dans cette première partie, les termes de microbiome, de microbiote et d'holobionte seront définis de même que leur rôle dans les écosystèmes. L'influence des facteurs environnementaux sur leur structure et leur fonction sera illustrée ainsi que les menaces auxquelles cet ensemble d'organismes peut faire face.

I.1. Définitions

Le **microbiote** représente l'ensemble des microorganismes se trouvant dans un écosystème, à savoir : des bactéries, des microalgues, des protistes, des champignons ou encore des virus. Quant au **microbiome**, il correspond aux composés produits par le microbiote ; aux molécules issues de son expression génique et issues des interactions au sein du microbiote et ce celles entre le microbiote et son environnement. Par abus de langage, il est souvent mentionné dans les articles et les revues le terme de microbiome pour représenter le microbiote et son microbiome dans son ensemble. Ce terme de microbiome sera utilisé également dans ce sens dans ce mémoire.

Les microorganismes sont omniprésents et ubiquistes, ils sont retrouvés dans tous les écosystèmes et notamment dans l'océan. Ils sont présents dans les estuaires côtiers, dans les mangroves, dans les herbiers marins ou encore dans les forêts de laminaires (Corinaldesi et al. 2023). Un millilitre d'eau de mer contient 10^3 cellules fongiques, 10^6 bactéries et 10^7 virus incluant des pathogènes qui peuvent causer des mortalités importantes chez les organismes vivants (Kubanek et al. 2003). Ces microorganismes peuvent être seuls et libres dans le milieu pélagique, mais aussi se regrouper sous forme de biofilms colonisant des substrats de nature inorganique ou organique en milieu pélagique et aussi benthique (Figure 4).

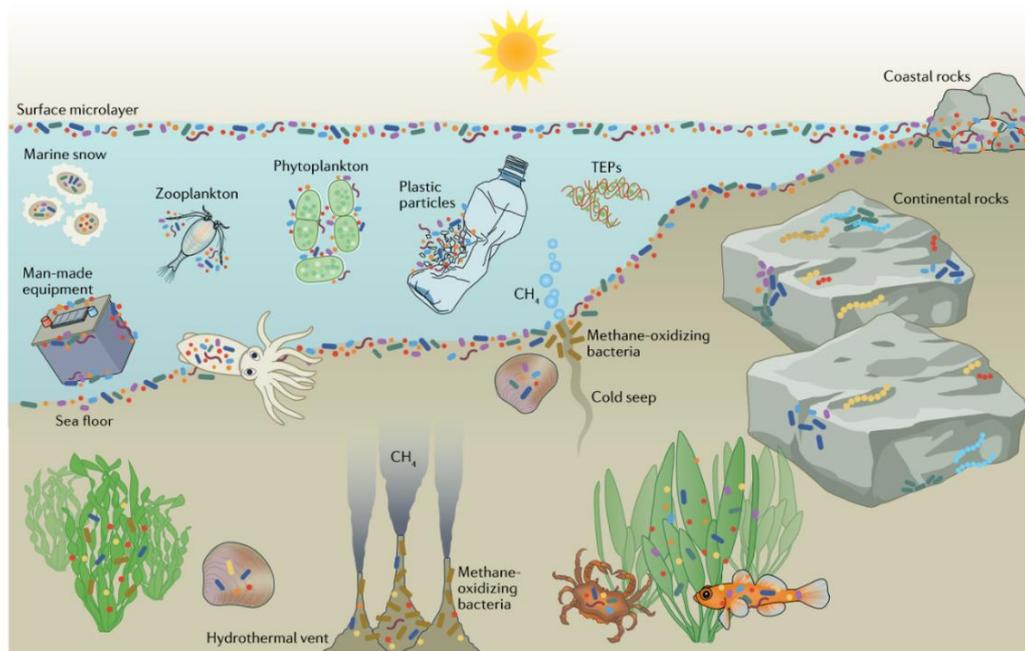


Figure 4 Biofilms marins colonisant différents substrats (Qian et al. 2022)

Les microorganismes sont souvent associés à des animaux, à des algues, à des végétaux. Ils contribuent à leur nutrition, leur défense, leur « immunité » et à leur développement (Egan et al. 2013; Wichard 2022). Ces associations impliquent que les organismes pluricellulaires ne sont plus vus comme des entités individuelles mais comme des entités plurielles appelées « holobiontes ». Ces derniers incluent l'organisme hôte et son microbiote associé y compris ceux qui affectent le phénotype de l'holobionte et qui ont co-évolué avec l'hôte, ceux qui affectent le phénotype de l'holobionte mais qui n'ont pas co-évolué avec l'hôte et ceux qui n'affectent pas le phénotype. Ainsi, l'holobionte est capable d'évoluer dans le temps et l'espace à mesure que les microorganismes l'intègrent. Le concept d'hologénome s'est aussi

développé. Ce concept d'évolution postule que l'holobionte et son hologénome, qui regroupe le génome de l'hôte et le génome du microbiote, représentent des « blocs » de sélection dans l'évolution (Figure 5) (Theis et al. 2016; Burgunter-Delamare 2022).

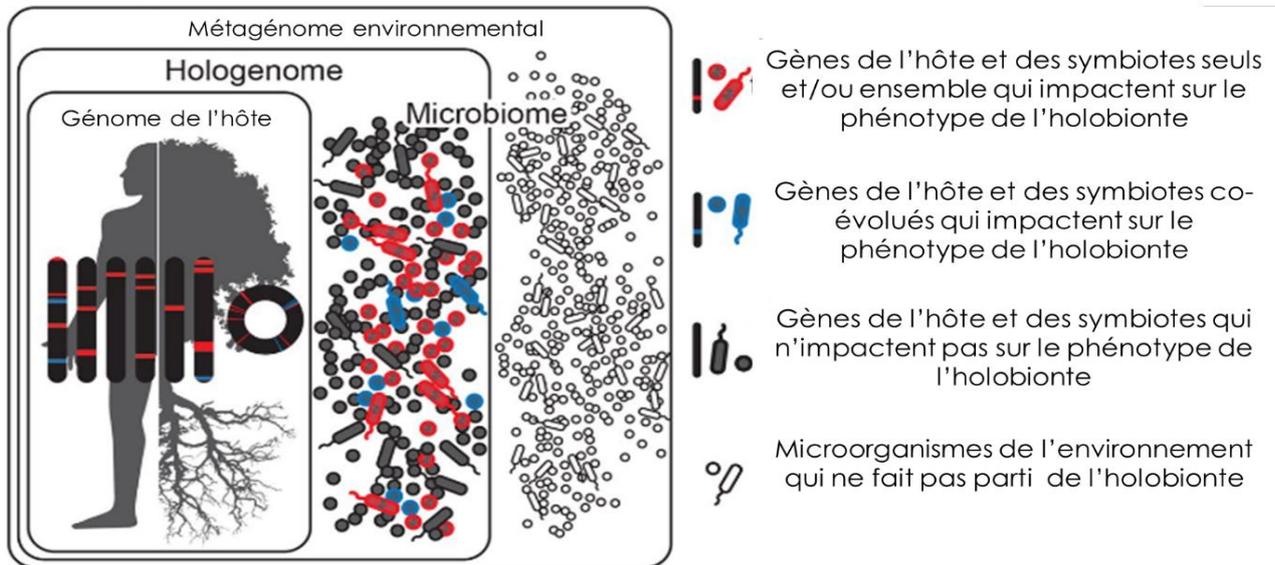


Figure 5 Définition de l'holobionte d'après Theis et al. (2016).

Dans le milieu marin, un exemple d'holobionte, formé d'une macroalgue et de son microbiote associé de surface peut être représenté comme illustré sur la Figure 6.

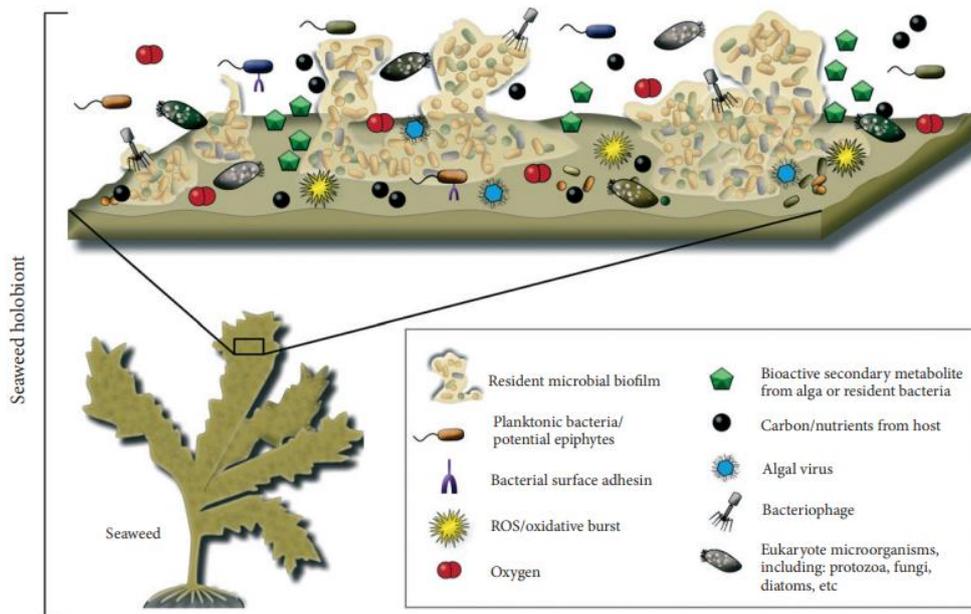


Figure 6 Holobionte d'une macroalgue et de son microbiote associé (Egan et al. 2013).

Légende : Il est composé de bactéries, de virus et de microorganismes eucaryotes formant des biofilms microbiens permettant leur colonisation sur l'hôte. Le microbiome est aussi illustré par la présence d'oxygène, de composés dérivés réactifs de l'oxygène, de métabolites secondaires bioactifs, de nutriments carbonés et autres provenant de l'hôte et du microbiote.

L'**environnement** ou le biotope, dans lequel les organismes (biocénose) vivent et interagissent, est régi par des facteurs de nature abiotique (température, précipitation, salinité, pH, luminosité, nature du substrat) et des facteurs biotiques. Un phénomène de **dysbiose** peut se déclencher au sein d'un holobionte en cas de perturbation du microbiote et ainsi impacter négativement l'hôte. Par exemple, Marzinelli *et al.* en 2018 ont montré que les bactéries isolées de la surface de la macroalgue brune *Ecklonia sp.*, qui forme des forêts de laminaires le long des côtes Australiennes, étaient différentes si les algues venaient de zones urbanisées ou si elles venaient de zones plus « naturelles ». Leurs résultats ont notamment montré que les bactéries isolées d'algues de zones urbanisées, appartenaient à des taxa responsables de maladies chez les macroalgues (Marzinelli *et al.* 2018). Ils expliquent ce phénomène par le fait que les habitats des deux zones étudiées n'avaient pas les mêmes apports en luminosité ni la même diversité en faune herbivore. Une lumière plus faible peut affecter directement le microbiote des laminaires, ce qui peut rendre les algues plus susceptibles d'être colonisées par des organismes responsables de fouling (salissure). En zone urbanisée, une dominance de bryozoaires impactait aussi de manière négative le développement de l'holobionte en recouvrant parfois plus de 50 % de la surface du thalle de l'algue (Marzinelli *et al.* 2018; Burgunter-Delamare 2022).

1.2. Fonctions et rôle du microbiome dans les écosystèmes terrestres et marins

Les microorganismes ont un rôle fondamental dans le maintien de la santé et dans la productivité des écosystèmes marins et de manière générale dans le fonctionnement de la biosphère globale (Wilkins *et al.* 2019; Corinaldesi *et al.* 2023). En effet, ils contribuent au **recyclage des éléments nutritifs** essentiels tels que le

carbone, l'azote, le phosphore et le soufre, jouant ainsi un rôle clé dans la disponibilité des nutriments pour les producteurs primaires comme les algues et les plantes aquatiques et par conséquent pour tous les organismes vivants (Fierer et al. 2021). En dégradant la matière organique morte (algue, feuilles, fèces, cadavres), ils permettent le maintien de la fertilité du sol, la **séquestration du carbone** dans les sédiments (puits de carbone) et la **productivité** des écosystèmes marins en transformant la matière organique en matière minérale. (Baldrian 2017). A quoi s'ajoutent certains microorganismes, comme les bactéries **fixatrices d'azote**, qui sont capables de convertir l'azote atmosphérique en formes utilisables par les plantes et les algues (Welsh 2000; Zehr and Turner 2001; Tarquinio et al. 2019; Coale et al. 2024). Il peut être cité les bactéries *Azospirillum spp.* au niveau des racines des zostères ou encore *Campylobacter spp.* dans les racines de spartines maritimes ou bien des bactéries anaérobiques strictes comme *Desulfovibrio spp.* dans la rhizosphère de *Zostera noltii* ou dans les racines de *Zostera marina* (Welsh 2000). La **figure 7** illustre certaines fonctions physiologiques d'une plante aquatique marine rendues possibles grâce à son microbiome associé. Des taxa bactériens et fongiques acteurs de ces rôles sont indiqués (**Figure 7**)

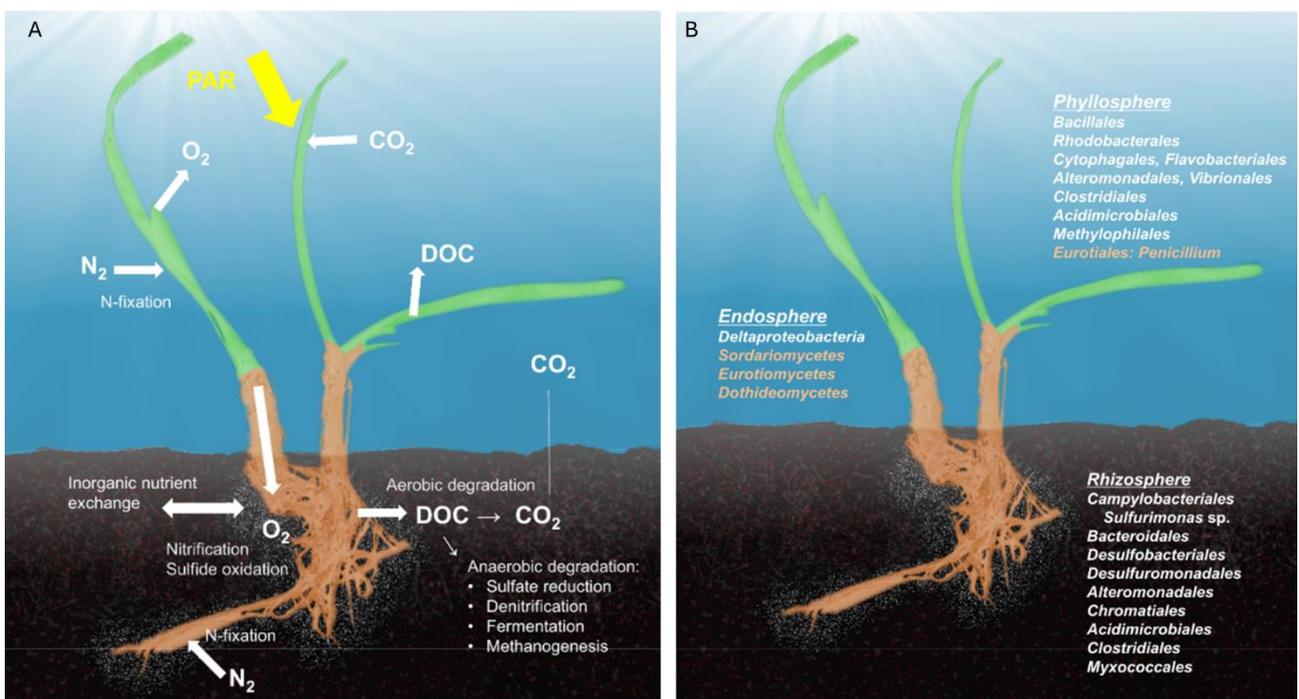


Figure 7 Les processus interconnectés et liés aux cycles du carbone, de l'azote et du soufre, à l'intérieur d'un holobionte de plante aquatique marine (Ugarelli et al. 2017).

Légende : Les radiations photosynthétiques actives (PAR) déterminent l'activité photosynthétique des plantes, qui fixe le carbone. Le carbone organique produit peut être en excès dans la plantes et donc excrété et dissous (DOC) dans l'eau et dans le sédiment. Des échanges de gaz (dioxyde de carbone et dioxygène) sont issus des activités de l'holobionte (**A**). La plante aquatique est responsable de ces fonctions écologiques de même que son microbiote associé que sont des bactéries, indiquées en blanc, ou encore des champignons, indiqué en orange (**B**).

Le microbiome participe à l'intégrité de l'holobionte en le protégeant aussi contre des pathogènes par la production de composés antimicrobiens comme la tambjamine. Cette molécule est un composé dérivé d'un pigment bleu tetrapyrrole et est synthétisée par la bactérie marine *Pseudoalteromonas tunicata*. Cette molécule a des propriétés antibactériennes, antifongiques et antifouling. *P. tunicata* fait partie de microbiotes associés à des bryozoaires et à des tuniciers, qui sont des organismes sessiles devant se protéger par la production de ce type de molécules. De plus, le microbiome peut stimuler le développement et/ou le système immunitaire des organismes hôtes et améliorer la nutrition et la détoxification. De nombreux microorganismes qui produisent des composés stimulant la croissance des plantes (PGP : Plant Growth- Promoting trait) ont été isolés et sont aujourd'hui acceptés en agriculture comme des agents biofertilisants, biostimulants ou de biocontrôle (Ke et al. 2021).

Ainsi, le microbiome joue ainsi un rôle multifonctionnel et essentiel dans les écosystèmes terrestres et marins, influençant leur structure, leur fonctionnement, leur résistance et leur résilience.

1.3. Facteurs environnementaux influençant la composition du microbiome

La composition du microbiome marin est influencée par une multitude de facteurs environnementaux comme la salinité, la température, le pH, la dessiccation, les rayonnements UV, la disponibilité des nutriments, l'oxygène et la pression hydrostatique (Gilbert et al. 2012; Paix et al. 2020; Ghaderiardakani et al. 2020). Les holobiontes sont aussi capables de se réguler en modulant les interactions entre

l'organismes hôte et le microbiote associé, ce qui leur permet d'occuper différents environnements (Ghaderiardakani et al. 2020; Wichard 2023).

Une étude sur 6 ans, à Plymouth en Angleterre, a montré une dynamique saisonnière reproductible des communautés microbiennes, se trouvant dans l'eau de mer, avec une forte diversité marquée en hiver. Les facteurs abiotiques expliquent beaucoup plus la variation des bactéries au cours des saisons que celles observées pour les protistes et pour la biomasse représentée par les métazoaires. De plus, les changements de l'environnement qui ont lieu en une journée expliquent plus de 65 % de la variance retrouvée dans les communautés microbiennes. Ce sont les *Alpha-Proteobacteria* qui constituent la classe la plus abondante, et les unités taxonomiques opérationnelles (OTU) les plus fréquemment enregistrées sont des membres des Rickettsiales et des Rhodobacterales. Néanmoins, il est intéressant de noter que l'analyse des réseaux d'associations microbiennes montre que les corrélations d'abondance sont plus fortes au sein des taxons bactériens qu'entre les bactéries et les eucaryotes, ou entre les bactéries et les variables environnementales (Gilbert et al. 2012; Paix et al. 2020).

La croissance, le développement et la répartition d'espèces et notamment des algues, par exemple, ont été étudiés dans de nombreux écosystèmes en tenant compte de divers facteurs abiotiques et aussi en prenant en compte les animaux herbivores, les maladies et les effets climatiques à long terme (Ghaderiardakani et al. 2020). Les acides aminés de type mycosporine (MAA) sont des substances photoprotectrices produites par les macroalgues qui vivent dans des environnements marins avec un fort ensoleillement (Lalegerie et al. 2019). Quant aux cryoprotecteurs, ils jouent un rôle dans la tolérance au froid des macroalgues. La bêtaïne est un de ces composés qui est produit par des bactéries et qui induit une tolérance au froid en favorisant la synthèse d'acides gras fluidifiant les membranes. Il est donc tentant de spéculer que les composés protecteurs chez les organismes macroscopiques pourraient être fournis par les bactéries associées à leur surface (Ghaderiardakani et al. 2020). Au sein du Laboratoire de Biotechnologie et Chimie Marines, des recherches sont justement menées pour étudier le lien entre la macroalgue rouge *Porphyra sp.*, les microorganismes associés à sa surface et la production des MAA.

Un autre exemple bien étudié est celui de la macroalgue verte *Ulva sp.* (laitue de mer). En effet, c'est une algue marine cosmopolite qui habite une variété

d'écosystèmes régis par des facteurs environnementaux divers et variés (Figure 8). Les mécanismes physiologiques d'adaptation d'*Ulva* sp. aux conditions environnementales extrêmes font l'objet d'études de travaux de recherche en cours (Wichard 2015, 2023; Paix et al. 2020; Ghaderiardakani et al. 2020). Des composés ont été identifiés et leurs rôles élucidés. Les acides aminés comme la proline, et leurs dérivés tels que la bétaine ainsi que des métabolites comme le dimethylsulfoniopropionate (DMSP) et le glycérol, sont produits par *Ulva* sp. quand il fait froid, ce qui attire et nourrit des bactéries qui produisent la thallusine et d'autres composés similaires ayant un rôle dans la morphogénèse des algues. Les bactéries communiquent entre elles en synthétisant des molécules attractives (N-acyl homosérine lactones ou AHL). Ainsi, cet ensemble de molécules d'interactions entre les bactéries et les macroalgues permet l'établissement de l'holobionte dans de nombreux environnements.

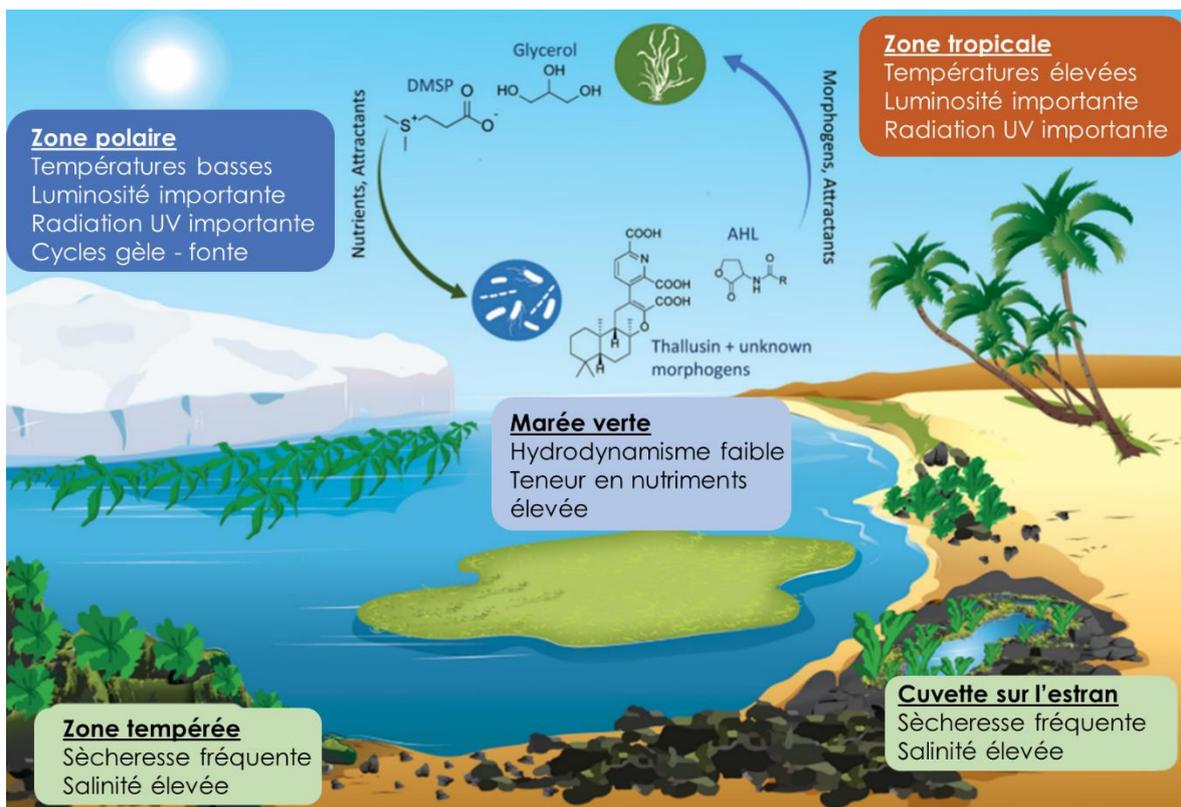


Figure 8 *Ulva* sp. est une macroalgue verte marine cosmopolite qui habite une variété d'écosystèmes régis par des facteurs environnementaux différents (Ghaderiardakani et al. 2020).

Les facteurs environnementaux peuvent influencer le microbiome et expliquer la répartition des espèces.

I.4. Menaces impactant la composition et la fonction du microbiome

Les menaces impactant la composition et les fonctions du microbiome sont en lien avec celles décrites dans la partie introductive de ce rapport. Il peut être cité le réchauffement climatique, l'acidification des océans, la déplétion en oxygène et les menaces d'origine humaine comme la pollution due aux contaminants chimiques, au plastique et l'eutrophisation (Danovaro et al. 2011; Torda et al. 2017; Danovaro et al. 2021; Corinaldesi et al. 2023). Le microbiote peut être une aide précieuse pour une adaptation de l'hôte à un environnement changeant. En effet, les microorganismes prospèrent dans les environnements les plus extrêmes, des habitats les plus froids aux plus chauds, des environnements acides et hypersalins aux systèmes anoxiques et même aux pressions les plus élevées des profondeurs marines, comme au niveau des sources hydrothermales situées entre 500 et 5000 m de profondeur (Boetius et al. 2015; Danovaro et al. 2017). De nombreuses études ont démontré que le microbiote permettait de conférer aux organismes hôtes la capacité à faire face à des conditions extrêmes. Cette capacité dépendrait des réponses de leur microbiote associé qui peut réguler le maintien de leur fitness (Bang et al. 2018), en leur conférant résistance et résilience (Danovaro et al. 2017; Sogin et al. 2020; Corinaldesi et al. 2023).

Les microorganismes et les organismes hôtes établissent des relations symbiotiques formant cette unité structurelle d'holobionte qui réagit, dans son ensemble, aux changements environnementaux. Cette dynamique de réponses, qui reste aujourd'hui à élucider, peut représenter un **outil de suivi** d'écosystème et/ou un **indicateur écologique** afin de détecter les premières phases d'une réponse d'organismes face à un stress. Ainsi, le microbiome peut être considéré comme un **sentinelle de l'impact du changement** et/ou de la pollution sur l'état de « santé » d'un écosystème (Peixoto et al. 2019; Conte et al. 2021).

1.5. Méthodes d'analyse du microbiome

De plus en plus d'études sont menées sur les holobiontes. Certains sont déjà bien connus, comme chez l'humain, les plantes ou les lichens (Burgunter-Delamare 2022). Plusieurs méthodes sont utilisées pour obtenir une compréhension de la composition, de la fonction et de la dynamique du microbiome dans différents environnements et conditions. Les approches multi-omics sont souvent privilégiées. En effet, il est réalisé du séquençage de l'ADN métagénomique (métabarcoding) à partir d'un échantillon d'holobionte afin d'obtenir des données sur la composition et la diversité du microbiome. Du séquençage de l'ARN métatranscriptomique peut également être utilisé pour analyser les gènes exprimés et les voies métaboliques actives dans la communauté microbienne étudiée. Une fois les données de séquençage obtenues, des outils en bioinformatique sont utilisés pour analyser, traiter et interpréter les données (Paix et al. 2020; van der Loos et al. 2021; Lu et al. 2023). A quoi s'ajoutent les méthodes de PCR quantitative, de cytométrie en flux et de microscopie à fluorescence et électronique pour mesurer des abondances, des densités microbiennes et visualiser les communautés associées aux organismes hôtes (Figure 9) (Camps et al. 2014; Carreira et al. 2015; Paix et al. 2020).

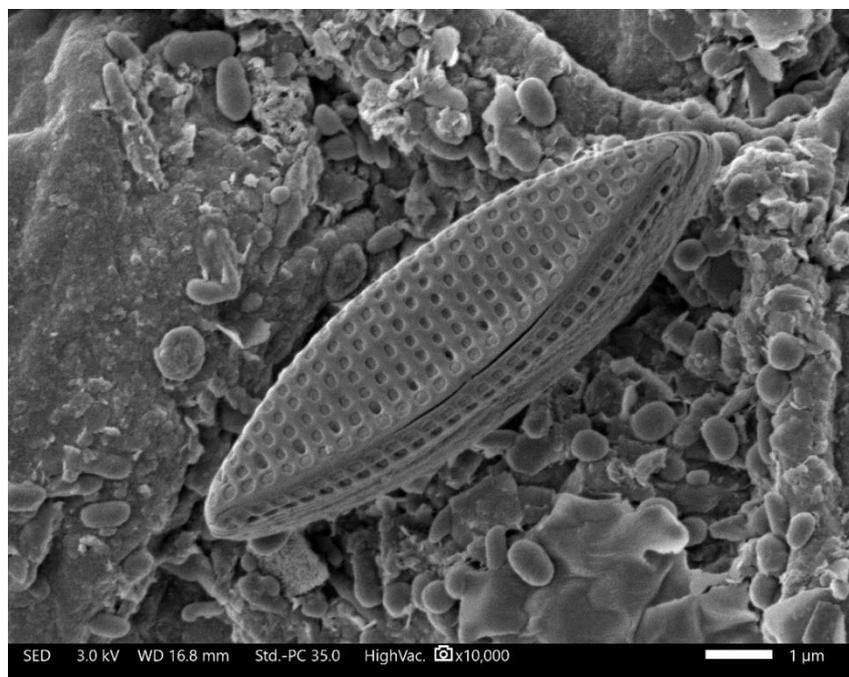


Figure 9 Photographie prise au Microscope Electronique à Balayage (MEB) montrant le microbiote associé à la surface de la macroalgue verte *Ulva* sp. (donnée personnelle). Légende : De nombreuses bactéries ainsi qu'une diatomée sont visibles.

En parallèle, les méthodes de microbiologie puis d'extraction et de purification de métabolites ainsi que des outils de chimie analytique comme les systèmes de chromatographie et de spectroscopie sont employées. Elles permettent d'isoler et de caractériser les molécules d'interaction des holobiontes afin de comprendre leur fonction (Abdul Malik et al. 2020a, b; Paix et al. 2020; Wichard 2023; Adouane et al. 2024).

II. Approches de restauration écologique assistée par microbiome

Le rôle écologique clé des microbiotes dans tous les écosystèmes n'est plus à démontrer. Quant à leur potentiel pour les actions de restauration des habitats dégradés, il reste largement inexploité. En raison du déclin rapide des écosystèmes marins et de leur biodiversité associée, tant dans les habitats côtiers que profonds, les actions de restauration écologique semblent être une stratégie prometteuse pour les reconstruire (Corinaldesi et al. 2023). Des actions de restauration assistée par le microbiome ont déjà été menées dans des écosystèmes terrestres et chez l'être humain où les travaux sont les plus avancés. Il s'agira ainsi de synthétiser ces travaux et de mettre en avant les études qui s'en inspirent et qui agissent pour restaurer des habitats de petits fonds marins côtiers.

II.1. Restauration assistée par microbiome des habitats terrestres

Il existe sur le marché international actuel des produits commerciaux d'inoculants microbiens pour favoriser la croissance des plantes et améliorer la qualité physico-chimique du sol. Ces produits sont à base de bactéries du genre *Rhizobium* ou d'*Azospirillum brasilense* (bactérie fixatrice d'azote) et de *Bacillus pumilus* (bactérie protectrice contre des microorganismes pathogènes). De plus, dans un objectif de restauration écologique, il a été démontré qu'il existait un core microbien, c'est-à-dire, un ensemble de taxa microbiens qui sont caractéristiques de chaque organisme hôte et/ou de l'environnement d'intérêt (Neu et al. 2021). Ce core microbien est essentiel pour le maintien et pour la stabilité fonctionnelle de l'écologie microbienne d'un sol, pour le cycle de la matière et pour l'établissement des plantes dans un

contexte d'écosystème restauré par reforestation par exemple. Cette communauté microbienne présente dans le sol exerce aussi une influence sur le microbiome associé aux plantes, qui joue un rôle fondamental dans l'assimilation des nutriments, des minéraux, des vitamines et dans la protection des plantes contre des stress de nature abiotique et biotique. Les champignons responsables des mycorhizes sont aussi des bons inoculants pour l'amélioration de la croissance des plantes et pour la restauration de prairies (Smith et al. 1998). Ainsi, la prise en compte de la communauté microbienne du sol semble être une étape clé dans les processus de restauration d'habitats terrestres (Wubs et al. 2016).

Deux techniques semblent se démarquer. La première consiste à ajouter l'inoculant dans l'habitat à restaurer (Wubs et al. 2016). Quant à la deuxième, il s'agit de transplanter du sol « sain » contenant le core microbien essentiel (Jaunatre et al. 2014).

Les expériences ont montré qu'une co-inoculation donne de meilleurs résultats que plusieurs inoculations à la suite (Crossay et al. 2019). La richesse spécifique de l'inoculant semble aussi être un facteur important de réussite. Par exemple, un consortium de microorganismes contenant une importante proportion de souches du genre *Pseudomonas* a montré des effets bénéfiques sur la croissance de plantes, notamment chez des plants de tomate (Hu et al. 2022). En outre, le concept « d'appel à l'aide », développé un peu avant 2020, fait référence à une réponse développée par les plantes et leurs racines pour résister au stress environnemental et anthropogénique (Rizaludin et al. 2021). Il s'agit de stratégies adaptatives mises en place par les plantes consistant à synthétiser des métabolites ayant des effets défensifs directs ainsi que des molécules qui attirent des microorganismes bénéfiques les protégeant contre les infections. Cela a été démontré dans une étude publiée en 2021 sur du blé infecté par le champignon *Fusarium pseudograminearum*. Un enrichissement de bactéries *Stenotrophomonas rhizophila* sur la culture de blé induit une résistance de la plante face à la maladie en stimulant sa défense en présence de l'agent pathogène. L'inoculant a été appliqué dans le sillon, au-dessus des graines au moment des semis (Liu et al. 2021). Quant à la transplantation de sol, elle est aussi efficace dans la restauration de prairies par exemple. Elle montre de meilleurs résultats à grandes échelles qu'à plus petite échelle, même s'il reste à prouver que ce succès traverse le temps et bénéficie à plusieurs générations de plantes structurant l'habitat restauré (Pywell et al. 2011; Jaunatre et al. 2014; Corinaldesi et al. 2023).

De plus, le microbiome est utilisé en **bioremédiation** pour restaurer des écosystèmes terrestres. Il permet de dégrader les polluants présents dans le sol. Les méthodes de bioremédiation et de biorestauration s'efforcent d'exploiter la diversité catabolique microbienne naturelle pour dégrader, transformer ou accumuler de grandes quantités de composés problématiques, notamment des radionucléides, des métaux, des substances pharmaceutiques, des hydrocarbures polycycliques (HAP) et des biphényles polychlorés (PCB) (Jørgensen 2007). La biorestauration à médiation microbienne est d'une grande importance car elle promet une méthode moins coûteuse, plus simple et plus respectueuse de l'environnement par rapport aux méthodes de remédiation non biologiques les plus couramment employées, dans lesquelles les contaminants sont simplement pompés ou creusés, puis expédiés ailleurs. Une liste exhaustive des microorganismes qui réalisent les processus de bioremediation est disponible (Malla et al. 2018). Ces derniers peuvent restaurer l'environnement par le biais de divers processus, tels que la fixation, l'oxydation, la volatilisation et l'immobilisation ou la transformation chimique des polluants. L'un des types les plus courants de technique de biorestauration est l'oxydation des polluants organiques toxiques en produits inoffensifs (Mishra et al. 2021). La culture microbienne, avec des densités allant de 10^8 à 10^{11} cellules/L est appliquée dans l'étape d'arrosage de la parcelle de terre à restaurer (ESTCP 2005; Jørgensen 2007).

Enfin, les **composés allélochimiques** synthétisés par l'holobionte peuvent jouer un rôle important dans la restauration écologique pour contrôler par exemple les organismes non désirables et/ou pathogènes, influencer le microbiome et modifier les interactions entre les organismes hôtes et les microorganismes (Berendsen et al. 2012; Ain et al. 2023). Il s'agit d'une ou de plusieurs molécules produites par un organisme qui affectent la croissance, la survie et/ou la reproduction d'autres organismes (Malik 2020). La **figure 10** illustre un exemple de recrutement et « d'activation » de microorganismes bénéfiques par et pour une plante qui fait face à une infection microbienne pathogène.

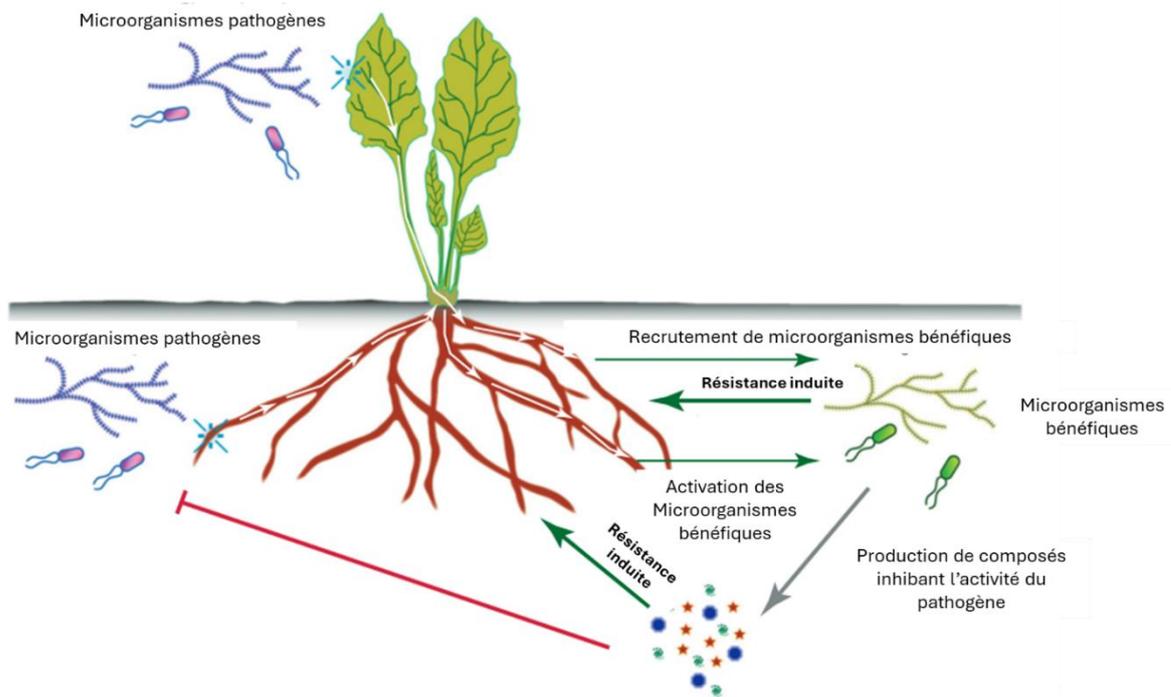


Figure 10 Recrutement et activation des microorganismes utiles par ou pour la plante en cas d'attaque (Berendsen et al. 2012).

Légende : Les plantes infectées perçoivent l'invasion du pathogène dans les racines ou les feuilles et augmentent la sécrétion de composés stimulant les microorganismes dans les racines non infectées. Ces stimulants peuvent recruter et activer des microorganismes bénéfiques pour la plante. Les microorganismes bénéfiques peuvent induire une résistance directement ou produire des composés inhibiteurs de pathogènes. Certains composés inhibiteurs de pathogènes sont connus pour induire eux-mêmes la résistance.

Les plantes peuvent exercer une influence sur leur microbiote associé en produisant des acides organiques comme l'acide citrique, l'acide succinique ou encore l'acide malique qui favorisent ou inhibent la croissance d'espèces faisant partie du microbiote. Cela a été démontré chez des plants de tomate, de concombre et de poivrons. Elles peuvent aussi synthétiser des métabolites secondaires tels que des benzazinoïdes qui sont des molécules antimicrobiennes. Aussi, les bactéries associées à ces plantes communiquent entre elles (Quorum Sensing) par l'intermédiaire de molécule d'*N*-acyl-homosérine lactone (AHL) ce qui permet de réguler leur densité en fonction des besoins de l'holobionte (Berendsen et al. 2012). Aujourd'hui, les composés allélochimiques sont appliqués qu'aux cultures et constituent une méthode

économique et efficace pour améliorer la productivité des cultures et favoriser la croissance et le développement des espèces cultivées, mais il est tout à fait envisageable de l'appliquer dans une optique de restauration (Ain et al. 2023).

II.2. Restauration assistée par microbiome chez l'être humain

Le microbiome humain, qui désigne l'ensemble des microorganismes vivant en symbiose avec notre corps, joue un rôle essentiel dans le maintien de notre santé (digestion et métabolisme, système immunitaire, santé mentale, protection contre les infections, régulation des hormones, rétablissement après des traitements thérapeutiques) (Zmora et al. 2018). Dans certaines situations pathologiques, le microbiote est déséquilibré et présente une composition modifiée avec une perte de diversité. Une dysbiose du microbiote intestinal apparaît comme un facteur de prédisposition à certaines maladies (ANSM 2016). Aujourd'hui, la recherche pour la compréhension de son fonctionnement est la plus avancée et a permis de proposer des solutions pour le restaurer et ainsi maintenir la santé chez l'être humain. Des solutions qui pourront peut-être représentées une source d'inspiration pour la restauration écologique assistée par microbiome de petits fonds marins côtiers.

Plusieurs méthodes sont utilisées pour restaurer le microbiome humain lorsque celui-ci est perturbé. Il y a les **probiotiques**, qui sont des microorganismes vivants, généralement des bactéries bénéfiques du genre *Lactobacillus*, *Bifidobacterium*, *Lactococcus* et *Streptococcus*, qui peuvent être consommés sous forme de compléments alimentaires ou en consommant certains aliments fermentés, comme le yaourt et le kéfir. Leur objectif est de repeupler le microbiome intestinal avec des espèces bénéfiques pour restaurer l'équilibre microbiologique. En outre, une étude récente a montré que les microorganismes probiotiques ont une capacité à adsorber et à séquestrer les métaux lourds, tandis que leurs exopolysaccharides (EPS) présentent des propriétés chélatrices, contribuant ainsi à atténuer la toxicité des métaux lourds. En effet, l'exposition de ces derniers se fait par divers canaux, tels que l'eau, les aliments, l'air et les lieux de travail contaminés, ce qui a de graves conséquences sur la santé puisqu'ils perturbent l'équilibre microbien de l'intestin, entraînant une dysbiose caractérisée par une diminution des micro-organismes bénéfiques et une prolifération des micro-organismes nocifs (Dahiya et al. 2024).

Les **prébiotiques** peuvent aussi être utilisés. Ce sont des fibres alimentaires non digestibles qui nourrissent les bactéries bénéfiques déjà présentes dans le microbiote intestinal et ainsi rétablir l'équilibre après une perturbation (Gibson et al. 2017).

Il existe aussi la **transplantation de microbiote fécal** (TMF). Cette méthode implique l'introduction des selles d'un donneur sain dans le tube digestif d'un patient receveur afin de rééquilibrer la flore intestinale altérée de l'hôte. Les infections à *Clostridium difficile* et particulièrement celles réfractaires à un traitement antibiotique conventionnel sont parmi les pathologies les plus étudiées. Des recommandations internationales proposent ce traitement dans les infections à *Clostridium* (ANSM 2016).

Enfin, un régime alimentaire équilibré et riche en fibres, en fruits, en légumes et en aliments fermentés peut favoriser la diversité et l'équilibre du microbiome intestinal. De même que la réduction de l'exposition aux perturbateurs microbiens en évitant autant que possible leur exposition (antibiotiques, stress, tabagisme et aliments ultra-transformés). Néanmoins, si la pathologie persiste, des **thérapies médicamenteuses ciblées** sont employées. Par exemple, des **antibiotiques** peuvent être utilisés pour cibler des infections bactériennes spécifiques, tandis que des **agents antifongiques** peuvent être utilisés pour traiter les infections à des champignons et levures (ANSM 2016). Toutes ces méthodes peuvent être utilisées seules ou en combinaison.

II.3. Etudes en cours sur le microbiome pour la restauration des habitats de petits fonds marins côtiers.

Comme il a été mentionné précédemment, le microbiome a un impact écologique important dans les écosystèmes. Les processus de résiliences des organismes vivants aux changements environnementaux ont suscité l'intérêt scientifique pour l'ingénierie du microbiome. L'objectif est de sélectionner le microbiome qui permet d'améliorer le fitness de l'organisme hôte avec une communauté microbienne adaptée. Pour l'atteindre, des méthodes de microbiologie (probiotiques, transplant microbien), de biochimie (prébiotique et antibiotiques), de virologie (bactériophages), ou des méthodes de modulation du microbiome par l'hôte (métabolisme des composés allélochimiques) peuvent être mises en œuvre pour améliorer « l'état de santé » des organismes hôtes, comme il a été prouvé en milieu terrestre et chez l'être humain. Ainsi, ces méthodes peuvent être proposées pour restaurer les petits fonds marins côtiers (Figure 11)

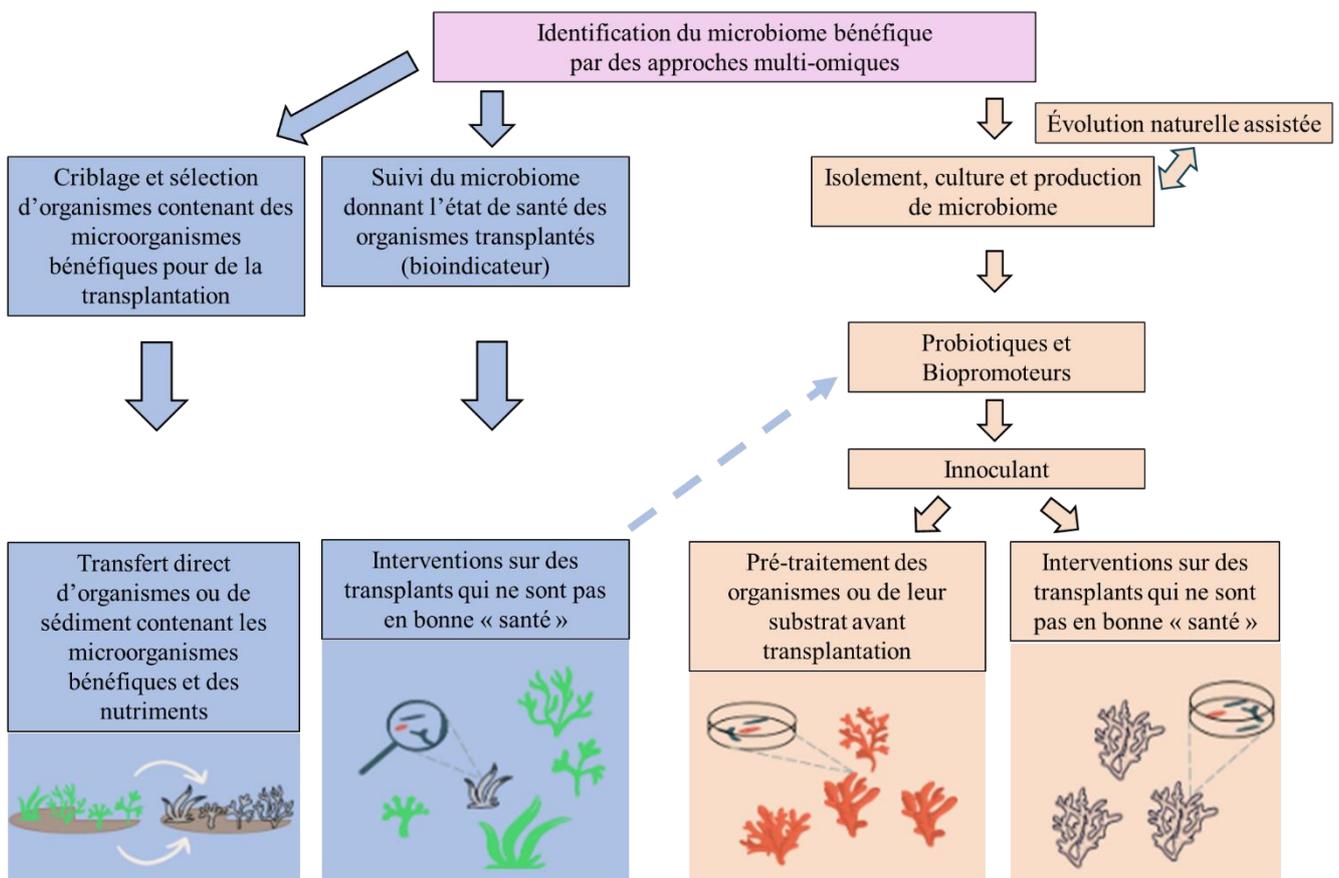


Figure 11 Approches potentielles de la restauration écologique en milieu marin, inspiré de Corinaldesi et al. 2023.

Tout d'abord, il faut avoir identifié le microbiome bénéfique. Pour cela, 4 étapes peuvent être suivies :

- 1- échantillonnage et caractérisation du microbiome
- 2- modélisation du microbiome et caractérisation de réseaux
- 3 - reconstruction de génomes assemblés par métagénome (MAG)
- 4- construction de modèles métaboliques à l'échelle du génome.

Une fois que le microbiome a été identifié, il peut être sélectionné des organismes présentant à leur surface ou en leur sein les microorganismes bénéfiques et/ou résistants en vue d'une transplantation sur un site à restaurer. Pour des herbiers de plantes aquatiques à restaurer, il peut aussi être envisagé de transplanter du sédiment après avoir vérifié leur contenance en microbiome bénéfique. En outre, le microbiome peut servir de **bioindicateur** pour le suivi d'organismes transplantés. Par exemple, il est possible d'échantillonner et d'identifier le microbiote ou de doser des métabolites issus du microbiome afin de prédire l'évolution de l'état de santé d'un organisme hôte transplanté et d'intervenir au besoin. D'autre part, les microorganismes et/ou les molécules bénéfiques peuvent être produits en bioréacteurs et devenir ainsi des probiotiques ou encore de biopromoteurs, c'est-à-dire de molécules qui vont agir sur les régions d'ADN promotrices, qui enclenchent la transcription de gènes et donc leur expression. Ces derniers sont ensuite utilisés en prétraitement sur des organismes ou des substrats avant leur transplantation ou alors sur des transplants qui ne sont pas en bonne « santé » (**Figure 11**).

La production de microorganismes ou de métabolites issus du microbiome peut aussi émaner de travaux réalisés sur des organismes cultivés en condition de stress (température élevée, baisse du pH, présence de métaux lourds etc.). Les organismes survivants à ces conditions sont étudiés ainsi que leur microbiome, qui est par la suite sélectionné et produits pour en faire des probiotiques et ou des composés stimulants (« Evolution naturelle assistée sur la **figure 11**). Des expériences sur les coraux en laboratoire, dans des bassins d'eau de mer à des température de 26°C et de 30°C ou en présence de pathogènes comme la bactérie *Vibrio corallilyticus* ont montré qu'il était possible d'utiliser des probiotiques à base de *Pseudoalteromonas sp.*, *Halomonas taeanensis* et des souches proches de *Cobetia marina*, afin de réduire le blanchissement des coraux expliqué par l'élévation de la température de l'eau de

mer ou par des maladies (Rosado et al. 2019; Maire and Oppen 2022; Corinaldesi et al. 2023).

Pour finir, tout comme pour le milieu terrestre ou chez le microbiote humain, il peut aussi être cité l'utilisation de microorganismes pour dépolluer le milieu marin. Il s'agit de **bioremédiation**, qui inclue la **bioaugmentation** (des bactéries sont ajoutées pour transformer les polluants en composés moins toxiques) et la **biostimulation** (des nutriments spécifiques sont ajoutés dans le milieu pour stimuler la croissance des microorganismes indigènes dégradant les polluants). C'est le cas de certaines bactéries capables de transformer les hydrocarbures en source de carbone, d'énergie et en composés moins toxiques (Reuver et al. 2022). De même qu'il existe une approche de l'utilisation de microorganismes pour dégrader voire pour minéraliser les débris plastiques retrouvés en mer. Le projet MycoPLAST, qui a débuté en 2020, a pour objectif d'apporter des connaissances sur la diversité et les fonctions des champignons associés aux débris plastiques ainsi que sur leur capacité à dégrader ces derniers (Project-ANR-19-CE04-0001, Reuver et al. 2022).

II.4. Étude de cas réussie : Probiotiques pour les récifs coralliens

La restauration assistée par microbiome dans le milieu marin a été initiée sur les récifs coralliens. Le terme **BMC** pour « Beneficial Microorganisms for Coral » soit les **Microorganismes Bénéfiques pour les Coraux**, a été créé en 2017 par Peixoto et al. (Peixoto et al. 2017). Les récifs coralliens forment des habitats pour de nombreuses espèces. Ils sont des « hot spots » de biodiversité. Leur rapide déclin dans le monde causé par les pollutions anthropiques et par le changement climatique a accéléré les recherches et les travaux pour restaurer ces habitats. Différentes méthodes sont aujourd'hui employées : le « jardinage » des coraux, la transplantation de fragments de coraux, la micro-fragmentation et l'utilisation des récifs artificiels (Corinaldesi et al.

2023). La **figure 12** expose les 5 espèces de corail qui font l'objet du plus grand nombre de projets de restauration (Corinaldesi et al. 2023).



Figure 12 Top 5 des espèces de récifs coralliens qui font l'objet du plus grand nombre de projets de restauration. *Porites cylindrica* (A) *Acropora palmata* (B), *Pocillopora damicornis* (C), *Acropora cervicornis* (D) et *Stylophora pistillata* (E) (photos extraites de DORIS).

En parallèle, la recherche sur la compréhension du microbiome des récifs coralliens a permis d'identifier le microbiote et de montrer que ce dernier change en fonction du lieu géographique, des conditions environnementales et du stade de vie du corail. Néanmoins, il a été mis en évidence qu'un core microbien, ce consortium de microorganismes essentiels pour le fonctionnement de l'hôte, persiste quel que soit le lieu et le temps. Ce core microbien permet à l'holobionte d'être stable et de faire face aux stress environnementaux. C'est l'étude de ce core microbien qui va permettre d'établir des stratégies de restauration sur les récifs corallien. L'approche actuelle de la restauration assistée par microbiome des récifs coralliens consiste à appliquer un consortium de microorganismes probiotiques, notamment ceux du core microbien, pour améliorer la résistance après des événements de blanchissement et pour assister le corail à s'acclimater/s'adapter aux changements environnementaux.

Ainsi, les BMC peuvent être employés en curatif, en préventif et aussi en association avec d'autres méthodes (Figure 13).

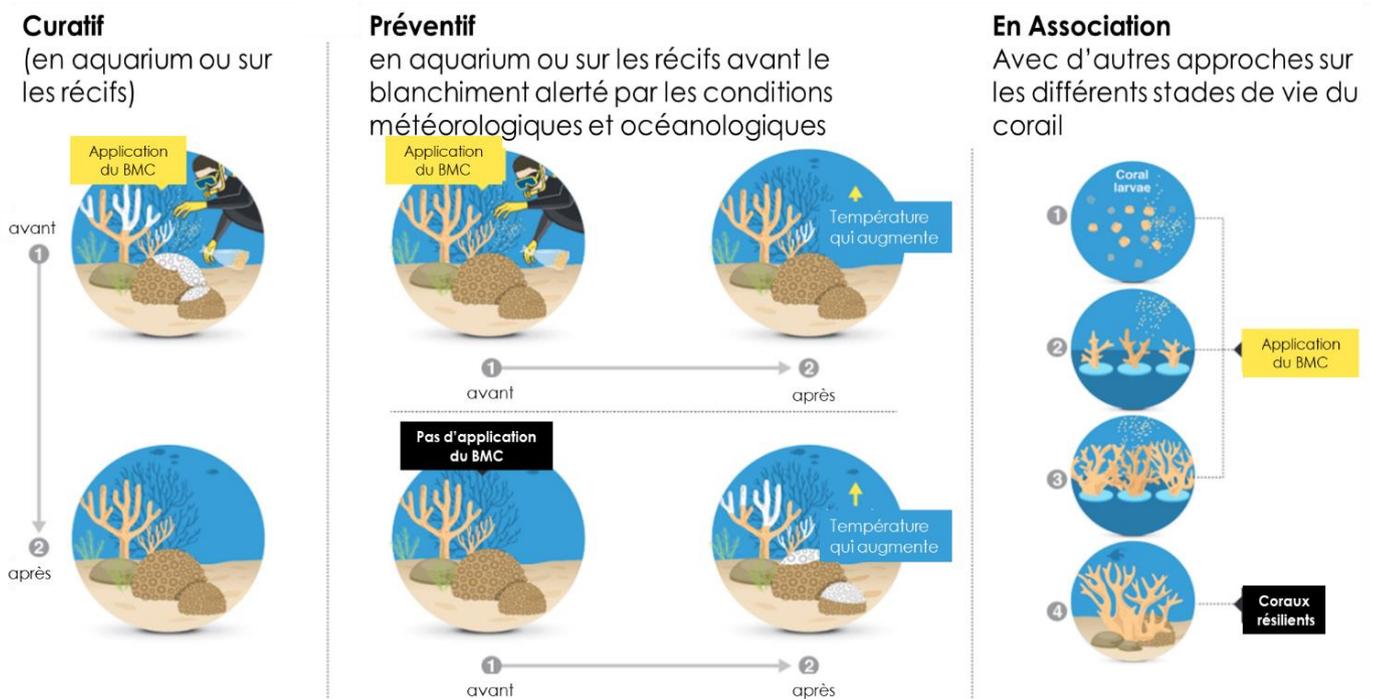


Figure 13 Stratégies d'applications de BMC pour augmenter la résilience des coraux face aux changements environnementaux, adapté de Peixoto et al. 2017.

A l'échelle du laboratoire, les essais sont efficaces. Rosado et al. (2019) ont ajouté un consortium de microorganismes natifs et bénéfiques sur les coraux dans une expérience contrôlée en aquarium. Ils ont constaté que leur consortium avait la capacité d'atténuer partiellement le blanchissement des coraux. Ils concluent que l'ajout de BMC représente une nouvelle approche prometteuse pour minimiser la mortalité corallienne face aux impacts environnementaux croissants (Rosado et al. 2019; Reuver et al. 2022). En outre, Damjanovic et al. (2019) ont montré qu'une seule exposition des larves de coraux aux microbes associés au mucus de quatre espèces de coraux différents entraînait des communautés microbiennes divergentes après quatre mois d'élevage dans de l'eau de mer stérilisée. Leur expérience a montré que les microbiomes associés aux coraux peuvent être influencés pour se développer dans différentes directions à la suite d'un traitement microbien et que le début de la vie corallienne, en particulier, peut convenir à une inoculation microbienne ciblée

(Damjanovic et al. 2019) . Puis, en 2021, une équipe Chinoise confirme qu'en manipulant les communautés microbiennes associés à *Pocillopora damicornis*, la physiologie du corail peut être améliorée dans des conditions sans stress en aquarium, ce qui peut contribuer à la résilience et à la résistance de l'organisme hôte (Zhang et al. 2021). Concrètement, ils ont procédé à 4 étapes (Figure 14).

1 - 5 colonies adultes de *Pocillopora damicornis* de la baie de Sanya Bay en Chine, où la pression touristique est importante ont été collectées. Les colonies ont été fragmentées et mises en tank de 1000 L d'eau de mer en flux continu pendant 1 semaine le temps qu'ils s'acclimatent. Puis, les fragments ont été collés sur des bases circulaires en céramique et répartis dans 4 aquariums de 12L.

2 - En parallèle, un consortium bactérien a été préparé. Ce dernier contenait 4 genres bactériens locaux et purs, à savoir : *Yangia* (NOV-1), *Roseobacter* (NOV-C), *Phytobacter* (SP4) et *Salinicola* (P1), qui avaient été préalablement isolés de différentes parties du corail. Chaque bactérie est mise en suspension dans un milieu de culture LB incubé à 28°C pendant 24h pour atteindre une concentration bactérienne de 10^8 cellules / mL. L'équipe de scientifiques procède ensuite à une centrifugation et le culot est récupéré. Celui-ci a été lavé avec de l'eau de mer stérilisée par filtration à 0,22 μ m et re-suspendu dans 25 mL de cette même eau pour atteindre une concentration de 10^9 cellules / mL. Ensuite, les chercheurs procèdent au mélange des bactéries. La concentration finale du consortium BMC inoculé est de 10^6 cellules / mL pour chaque bactérie.

3- Les fragments de coraux sont mis en contact avec le BCM dans deux des quatre aquariums de l'essai. Ceux qui ne reçoivent pas de BMC ont reçu de l'eau de mer stérilisée à 0, 22 μ m. L'inoculation se fait au jour 0, 7 et 14. Après chaque inoculation, l'échange de flux d'eau avec l'extérieur et les aquariums d'essais est interrompu pendant 24 heures afin de maintenir une concentration bactérienne fixe et de laisser au consortium bactérien le temps d'agir. Les pompes à eau individuelles à l'intérieur de chaque aquarium continuaient à fonctionner pour former une boucle de circulation de 24 heures.

4- Pour évaluer l'effet du BMC, plusieurs paramètres ont été prélevés :

4.1- Des fragments de coraux marqués sont pesés pour déterminer leur croissance au cours du temps (aux jours 7, 14 et 21).

4.2- Des paramètres physiologiques du corail ont été mesurées aux jours 7, 14 et 21. (rendement phytochimique du photosystème II, détermination des teneurs en chlorophylles a et b, des lipides, des protéines, des sucres et de la matière minérale.

4.3- Un suivi du microbiome par séquençage 16S est réalisé au cours du temps, également aux jours 7, 14 et 21 (Figure 14).

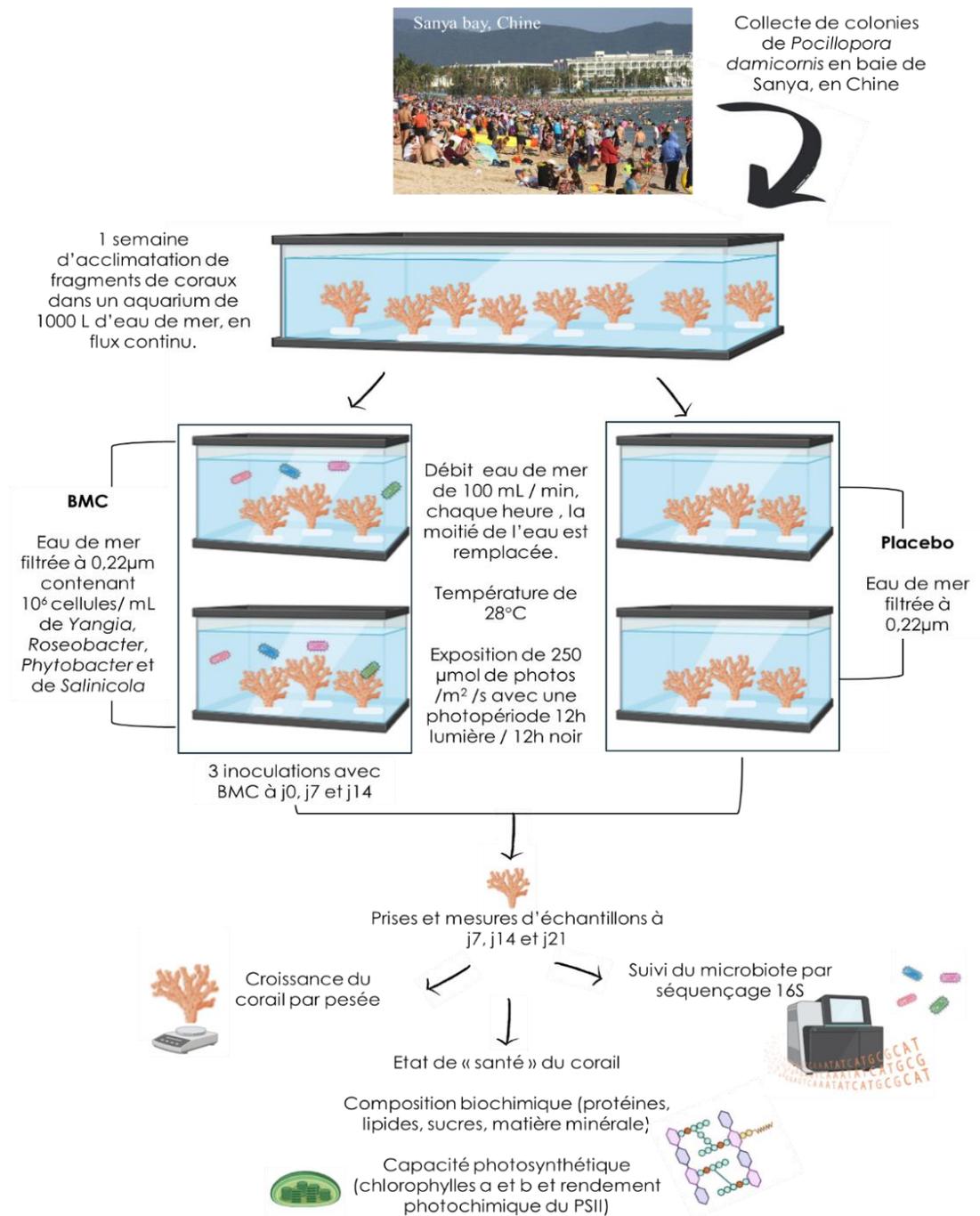


Figure 14 Exemple de plan expérimental suivi pour montrer l'impact de BMC pour la résilience et la résistance de coraux, inspiré de Zhang *et al.* 2021.

Les scientifiques mentionnent que cette technique pourrait entrer dans des stratégies de restauration écologique des récifs coralliens avec une étape en laboratoire pour l'application des BMC sur des fragments de coraux et une deuxième étape de transplantation en milieu naturel des fragments censés être plus résilients et résistants. Néanmoins, des recherches sont à poursuivre avec des essais sur la transplantation en milieu naturel (Zhang et al. 2021; Doering et al. 2021).

Enfin, Corinaldesi et al (2023) explique que les probiotiques pourraient aussi être appliqué sur d'autres espèces formant des habitats comme les forêts de gorgones, les herbiers de plantes aquatiques (*Zostera sp.*, *Posidonia oceanica*), les mangroves ou encore les forêts de macroalgues (*Saccharina latissima*, *Cystoseira compressa*). Ces dernières années, beaucoup d'études ont été menées sur le microbiome de ces espèces ingénieurs formant des habitats et menacées par les changements environnementaux. Les microorganismes de ces holobiontes ont été identifiés et leur rôle élucidé (Crump and Koch 2008; El-Tarabily and Youssef 2010; Mancuso et al. 2016; Tarquinio et al. 2019; Burgunter-Delamare et al. 2022; Corinaldesi et al. 2023c). Il est maintenant nécessaire de commencer des expériences *in vitro* et *in situ* sur des transplants inoculés par des probiotiques afin d'en comprendre davantage sur l'utilisation du microbiome dans des actions de restauration écologique.

III. Défis et perspectives

Si l'intégration du microbiome dans la conception et la gestion des actions de restauration terrestre fait déjà l'objet d'expérimentations *in situ*, elle est encore loin d'être prise en compte pour le milieu marin. Un nombre de défis est à considérer, ce qui amène à de nouvelles perspectives d'études.

III.1. Proposition de piste pour concrétiser cette approche de restauration assistée par le microbiome

La piste proposée consisterait à poursuivre les travaux menés dans le cadre du projet TRANSCOR (ANDROMEDE OCEANOLOGIE 2023). Le projet TRANSCOR avait pour objectif d'étudier la survie des gorgones rouges *Paramuricea clavata* à la suite du changement de localisation, par le biais d'une transplantation, d'un site sain vers un

site dégradé, proche du rejet de la station d'épuration des eaux usées (STEP) de Cortiou dans le parc national des Calanques. Le projet a duré 3 ans (2018-2021) et n'a pas montré de résultats concluants. Les scientifiques ont noté une faible présence des transplants de *P. clavata* restants après un an. En outre, les fragments transplantés montraient un état de dysbiose avancé. Il a été démontré que le microbiome des transplants était dominé par des taxons bactériens potentiellement pathogènes au détriment du taxon bactérien symbiotique majoritairement présent chez *P. clavata* (Estaque et al. 2022, ANDROMEDE OCEANOLOGIE 2023).

L'idée serait alors d'ajouter une étape en aquarium en présence de probiotiques avant la transplantation des fragments de *P. clavata* dans le milieu dégradé. Les probiotiques auraient pour effet de rendre plus forts et résistants les fragments de gorgones face aux taxons bactériens pathogènes du milieu de transplantation.

L'étude d'Estaque et al. de 2024 a permis une meilleure compréhension du microbiome de *P. clavata* dans le cadre du projet TRANSCOR (Estaque et al. 2024). Grâce à leurs résultats, il pourrait être proposé d'utiliser les *Gammaproteobacteria* affiliées au genre *Endozoicomonas* en tant que probiotiques. En effet, ces bactéries sont dominantes sur les gorgones des habitats sains alors que leur nombre se réduit sur les gorgones en milieu dégradé. Il est connu que la bactérie *Endozoicomonas* possède un rôle clé dans le développement des coraux et des gorgones. Elle est impliquée dans la synthèse des sucres et des acides aminés, ce qui apportent des éléments nutritifs à l'hôte. De plus, elle est capable de produire des composés antimicrobiens conférant une défense chimique à l'holobionte pour lutter contre les microorganismes pathogènes opportunistes (Estaque et al. 2024). Ainsi, les protocoles décrits par Zhang et al. 2021 (Cf. Figure 14, page 29) et par Estaque et al. 2024 pourraient être combinés et servir de base à une nouvelle approche de restauration assistée par le microbiome.

III.2. Obstacles potentiels à la mise en œuvre de la restauration assistée par microbiome d'habitats marins dégradés

La Figure 15 de la page suivante synthétise les modes d'utilisation du microbiome dans une approche de restauration écologique de petits fonds côtiers marins ainsi que les défis à relever pour son application.

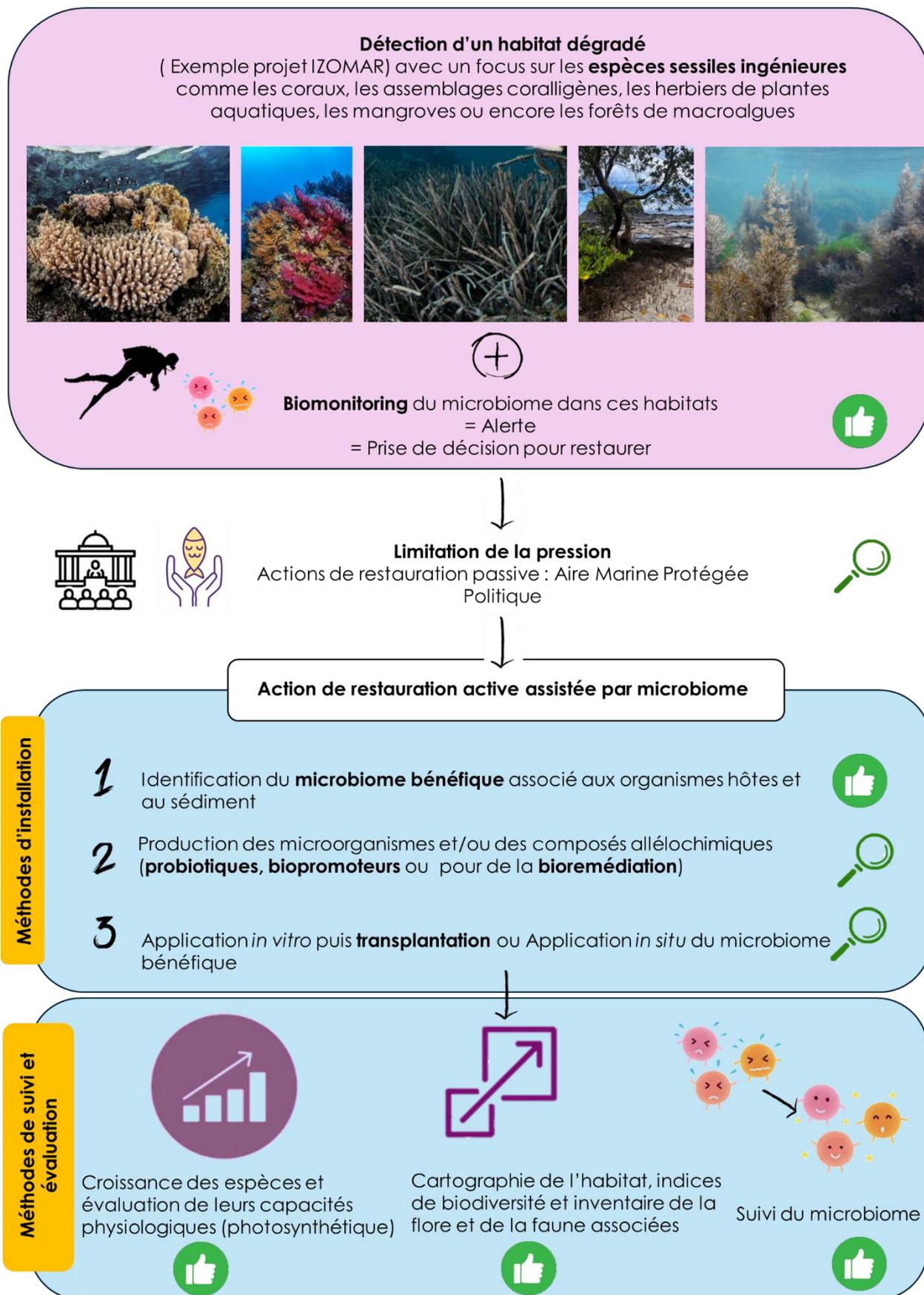


Figure 15 Utilisation du microbiome dans une approche de restauration écologique de petits fonds côtiers marins et défis à relever pour son application.

L'expérimentation *in situ*, en milieu marin, d'actions de restauration assistée par microbiome n'est pas encore en place. Cette lacune est due à la plus grande **complexité du milieu marin** par rapport au milieu terrestre, à sa **grande variabilité** due aux courants, à l'hydrodynamisme et à la difficulté d'appliquer et de gérer des inoculants microbiens dans l'eau. A quoi s'ajoute le fait que sur terre, la végétation est le principal composant biologique qui structure le paysage, alors que dans l'environnement marin, même les composants animaux tels que les coraux ou les assemblages coralligènes peuvent former des habitats. La recherche scientifique sur l'application du microbiome dans l'écologie de la restauration marine a donc une tâche plus complexe à accomplir. Cependant, les connaissances, accumulées dans la restauration terrestre, dans la restauration du microbiote humain basée sur le microbiome et dans la caractérisation du microbiome des espèces ingénieures marines, peuvent inspirer les recherches sur la restauration des écosystèmes marins (Corinaldesi et al. 2023). En outre, un autre obstacle à relever est celui de développer des **méthodes pour cultiver les microorganismes marins** afin de produire des probiotiques. En effet, il est possible d'identifier le microbiote notamment par des méthodes de métabarcoding, mais seule une proportion réduite de microorganismes et en l'occurrence de bactéries n'est cultivable sur milieu gélosés ou liquides, ce qui rend la production de probiotiques limitée. De même qu'extraire, purifier, caractériser et produire des composés allélochimiques bénéfiques pour les organismes hôtes des habitats à restaurer constitue aussi un verrou technologique à lever. Enfin, la **question d'appliquer des probiotiques en milieu naturel** ou des transplants inoculés de probiotiques en milieu naturel se pose.

III.3. Intégration de l'approche microbiome dans les politiques de conservation marine

Les Nations Unies sont clairement dans une dynamique affichée d'accélérer massivement la prévention, l'arrêt et la réversion de la dégradation des écosystèmes dans le monde entier. La déclaration de la décennie « de la restauration des écosystèmes » (2021-2030) coïncide également avec la décennie des Nations unies pour « l'océanologie au service du développement durable », qui vise à fournir un cadre commun pour faire en sorte que l'océanologie puisse soutenir pleinement les actions menées par les pays pour gérer durablement les océans. Dans cet élan,

l'Union Européenne a lancé sa stratégie de la Biodiversité 2030 qui est une pièce maîtresse dans son pacte vert Européen (« European Green Deal : stratégie de croissance de l'Europe) dont une des cibles à atteindre est la transformation de 30% des eaux Européennes en Aires Marines Protégées efficaces (Reuver et al. 2022).

Jusqu'à présent, les microorganismes ont été peu pris en compte dans les politiques de gestion des écosystèmes, mais avec la compréhension croissante de leur importance dans le maintien des écosystèmes et dans le renforcement de la résilience au changement global, les opportunités de les utiliser dans la restauration constituent une piste intéressante à explorer (Reuver et al. 2022). La complexité des écosystèmes microbiens et leurs interactions avec l'environnement rendent leur étude et leur intégration dans les politiques de conservation difficiles. Néanmoins, la déclaration d'un consensus de nombreux scientifiques, publiée dans la revue scientifique « Nature » en 2019 appelle à une prise en compte explicite des microorganismes dans les politiques et les décisions relatives à la gestion des écosystèmes (Cavicchioli et al. 2019). Dans cette optique, l'Alliance Atlantique pour la Recherche Océanique (AORA) a publié une feuille de route sur le microbiome marin, qui stipule que pour assurer une coordination et des interventions de prévention guidées par une vision commune, doivent se regrouper la science, l'industrie et les décideurs politiques. L'un de leurs objectifs à long terme est de communiquer les résultats afin de familiariser les gestionnaires et les décideurs politiques avec le microbiome et de développer des stratégies de gestion qui englobent les écosystèmes. Ainsi, **intégrer les données sur les microbiomes dans les programmes de surveillance de la biodiversité et de la qualité de l'eau et des sédiments** est une première piste à avancer dans les politiques de conservation intégrant le microbiome.

Deuxièmement, il faut renforcer l'établissement des réglementations qui protègent les habitats critiques, tels que les récifs coralliens, les mangroves et les herbiers marins. Ceci pourrait se faire en étendant et en rendant **plus efficaces les aires marines protégées** (mesures plus strictes, plus contrôlées et incitatives).

Troisièmement, la mise en place de programmes de conservation intégrant l'approche microbiome nécessite des financements substantiels et une allocation adéquate des ressources. La recherche scientifique et les **collaborations interdisciplinaires et internationales** sur les microbiomes marins doivent être encouragées afin de partager les données et les meilleures pratiques.

Enfin, la **communication** est une phase d'actions à ne pas négliger dans les politiques de conservation afin **d'éduquer et de sensibiliser** les enfants, le public et les décideurs. Elle doit servir à montrer l'importance du microbiome marin et son rôle dans la santé des océans et dans le bien-être humain (Reuver et al. 2022).

III.4. Besoins en recherche et perspectives pour l'avenir de la restauration des habitats marins

Les besoins en recherches et les perspectives pour l'avenir de la restauration assistée par microbiome des habitats marins ont été abordés précédemment. Ils sont regroupés dans le **Tableau I** ci-dessous :

Tableau I Besoins et Perspectives pour l'avenir de la restauration assistée par microbiome d'habitats marins.

Besoins	Nature du besoin	Sujet	Perspectives
RECHERCHE	Verrou technique	Production de probiotiques et/ou de composés allélochimiques	Produire en quantité et en qualité du microbiome bénéfique stable
RECHERCHE Et REGLEMENTATION	Verrou technique	Application des probiotiques et/ou des composés allélochimiques en milieu naturel et/ ou sur transplants	Appliquer et suivre l'impact du microbiome bénéfique sur les organismes et l'environnement
RECHERCHE	Apport de connaissances	Dynamique spatiale et temporelle du microbiome	Mieux connaître le microbiome pour mieux l'utiliser
REGLEMENTATION et PROTECTION	Collaboration, partage de données	Limitation de l'impact des pressions et recherche des meilleures pratiques de l'utilisation du microbiome dans la restauration active	Protection efficace des habitats
RECHERCHE Et REGLEMENTATION	Bioremédiation : Apport de connaissances et verrous technologiques	Interaction entre les microorganismes et leur environnement. Dépollution de contaminants et de débris plastiques	Réduire les concentrations en contaminants et composés plastiques toxiques.

Conclusion

Le microbiome joue un rôle crucial dans les écosystèmes marins, incluant la régulation des cycles biogéochimiques, la décomposition de la matière organique et le développement des organismes marins. Cet ensemble de microorganismes et de leurs interactions moléculaires avec leur environnement contribue à la résistance et à la résilience des espèces et des écosystèmes marins face aux perturbations, telles que le changement climatique, la pollution et les maladies. Ainsi, les communautés microbiennes peuvent servir de bioindicateurs pour évaluer l'état d'un écosystème. En effet, les changements dans la composition microbienne peuvent signaler des altérations environnementales. En outre, en comprenant les interactions microbiome-hôte, il est possible de développer des stratégies pour restaurer des habitats dégradés, par exemple en utilisant des probiotiques, des composés allélochimiques ou en réalisant des transplantations de sol ou de sédiment contenant des microorganismes bénéfiques pour le développement d'organismes hôtes. Aussi, les microorganismes peuvent être utilisés pour dégrader les polluants, comme les hydrocarbures, les métaux lourds et les débris plastiques, offrant des solutions naturelles pour la dépollution. Des exemples de ces approches de restauration existent dans le milieu terrestre et chez l'être humain et ont servi de base pour les travaux, encore à l'étape de recherche, sur la restauration assistée par microbiome des habitats de petits fonds marins côtiers. Le travail le plus avancé est celui sur l'utilisation de probiotiques qui permet de réduire le blanchissement et les maladies chez les coraux. La restauration assistée par microbiome pour le milieu marin rencontre des obstacles, qui font qu'elle n'a pas encore été appliquée, *in situ*, dans le milieu naturel. La production de probiotiques ou de composés allélochimiques est limitée aux microorganismes cultivables et aux composés identifiés, purifiés et caractérisés. Cette approche dépend également des connaissances acquises sur le rôle du microbiome dans les écosystèmes. En outre, l'application du microbiome en milieu naturel soulève les problématiques de sa dilution, du suivi de son impact sur l'environnement et de la mise en place de plan de gestion et de surveillance. C'est pourquoi, il est nécessaire de poursuivre les efforts de recherche et de communication, en collaboration avec tous les acteurs de la restauration écologique des petits fonds marins côtiers afin d'offrir aux habitats dégradés cette piste prometteuse d'innovation.

Références bibliographiques

- Abdul Malik SA, Bazire A, Gamboa-Muñoz A, et al (2020a) Screening of Surface-associated Bacteria from the Mexican Red Alga *Halymenia floresii* for Quorum Sensing Activity. *Microbiology* 89:778–788. <https://doi.org/10.1134/S0026261720060132>
- Abdul Malik SA, Bedoux G, Garcia Maldonado JQ, et al (2020b) Defence on surface: macroalgae and their surface-associated microbiome. *Advances in Botanical Research* 95:327–368. <https://doi.org/10.1016/bs.abr.2019.11.009>
- Adouane E, Mercier C, Mamelle J, et al (2024) Importance of quorum sensing crosstalk in the brown alga *Saccharina latissima* epimicrobiome. *iScience* 27:. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2024.109176>
- Ain Q, Mushtaq W, Shadab M, Siddiqui MB (2023) Allelopathy: an alternative tool for sustainable agriculture. *Physiol Mol Biol Plants* 29:495–511. <https://doi.org/10.1007/s12298-023-01305-9>
- ANDROMEDE OCEANOLOGIE (2023) Projet IZOMARE – Inventaire des zones marines côtières nécessitant des actions de restauration écologique et du paysage. Rapport final
- ANSM A ationale de écurité du médicament et des produits de santé (2016) La transplantation de microbiote fécal et son encadrement dans les essais cliniques
- Atkinson J, Bonser SP (2020) “Active” and “passive” ecological restoration strategies in meta-analysis. *Restoration Ecology* 28:1032–1035. <https://doi.org/10.1111/rec.13229>
- Baldrian P (2017) Forest microbiome: diversity, complexity and dynamics. *FEMS Microbiology Reviews* 41:109–130. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuw040>
- Bang C, Dagan T, Deines P, et al (2018) Metaorganisms in extreme environments: do microbes play a role in organismal adaptation? *Zoology* 127:1–19. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2018.02.004>
- Berendsen RL, Pieterse CMJ, Bakker PAHM (2012) The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science* 17:478–486. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001>
- Bianchimani O., Estaque T, Monfort T, et al (2022) Cigesmed for divers: a successful approach combining science and citizen involvement for the monitoring of NW Mediterranean coralligenous reefs. In: 4 th Mediterranean Symposium on the Conservation of the Coralligenous and other calcareous bio-concretions. p 63
- Bockel T, Marre G, Delaruelle G, et al (2024) Early signals of *Posidonia oceanica* meadows recovery in a context of wastewater treatment improvements. *Marine Pollution Bulletin* 201:116193. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2024.116193>

- Boetius A, Anesio AM, Deming JW, et al (2015) Microbial ecology of the cryosphere: sea ice and glacial habitats. *Nat Rev Microbiol* 13:677–690. <https://doi.org/10.1038/nrmicro3522>
- Boissery P, Lenfant P, Lecaillon G, et al (2023) Chapter 7 - The ecological restoration: A way forward the conservation of marine biodiversity. In: Espinosa F (ed) *Coastal Habitat Conservation*. Academic Press, pp 171–191
- Burgunter-Delamare B, Tanguy G, Legeay E, et al (2022) Effects of sampling and storage procedures on 16S rDNA amplicon sequencing results of kelp microbiomes. *Marine Genomics* 63:100944. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2022.100944>
- Camps M, Barani A, Gregori G, et al (2014) Antifouling coatings influence both abundance and community structure of colonizing biofilms: A case study in the Northwestern Mediterranean Sea. *Applied and Environmental Microbiology* 80:4821–4831. <https://doi.org/10.1128/AEM.00948-14/FORMAT/EPUB>
- Carreira C, Staal M, Middelboe M, Brussaard CPD (2015) Counting Viruses and Bacteria in Photosynthetic Microbial Mats. *Applied and Environmental Microbiology* 81:2149. <https://doi.org/10.1128/AEM.02863-14>
- Casoli E, Ventura D, Mancini G, et al (2022) Rehabilitation of Mediterranean animal forests using gorgonians from fisheries by-catch. *Restoration Ecology* 30:e13465. <https://doi.org/10.1111/rec.13465>
- Cavicchioli R, Ripple WJ, Timmis KN, et al (2019) Scientists' warning to humanity: microorganisms and climate change. *Nat Rev Microbiol* 17:569–586. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0222-5>
- Coale TH, Loconte V, Turk-Kubo KA, et al (2024) Nitrogen-fixing organelle in a marine alga. *Science* 384:217–222. <https://doi.org/10.1126/science.adk1075>
- Conte C, Rotini A, Manfra L, et al (2021) The Seagrass Holobiont: What We Know and What We Still Need to Disclose for Its Possible Use as an Ecological Indicator. *Water* 13:406. <https://doi.org/10.3390/w13040406>
- Corinaldesi C, Bianchelli S, Candela M, et al (2023a) Microbiome-assisted restoration of degraded marine habitats: a new nature-based solution? OPEN ACCESS EDITED BY. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1227560>
- Corinaldesi C, Bianchelli S, Candela M, et al (2023b) Microbiome-assisted restoration of degraded marine habitats: a new nature-based solution? OPEN ACCESS EDITED BY. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1227560>
- Corinaldesi C, Bianchelli S, Candela M, et al (2023c) Microbiome-assisted restoration of degraded marine habitats: a new nature-based solution? *Front Mar Sci* 10:. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1227560>
- Crossay T, Majorel C, Redecker D, et al (2019) Is a mixture of arbuscular mycorrhizal fungi better for plant growth than single-species inoculants? *Mycorrhiza* 29:325–339. <https://doi.org/10.1007/s00572-019-00898-y>

- Crump BC, Koch EW (2008) Attached Bacterial Populations Shared by Four Species of Aquatic Angiosperms. *Applied and Environmental Microbiology* 74:5948–5957. <https://doi.org/10.1128/AEM.00952-08>
- Dahiya P, Kumari S, Behl M, et al (2024) Guardians of the Gut: Harnessing the Power of Probiotic Microbiota and Their Exopolysaccharides to Mitigate Heavy Metal Toxicity in Human for Better Health. *Probiotics & Antimicro Prot.* <https://doi.org/10.1007/s12602-024-10281-9>
- Dalle J, Lapinski M (2021) Rexcor, Synthèse du projet Rexcor
- Damjanovic K, van Oppen MJH, Menéndez P, Blackall LL (2019) Experimental Inoculation of Coral Recruits With Marine Bacteria Indicates Scope for Microbiome Manipulation in *Acropora tenuis* and *Platygyra daedalea*. *Front Microbiol* 10:. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01702>
- Danovaro R, Aronson J, Cimino R, et al (2021) Marine ecosystem restoration in a changing ocean. *Restoration Ecology* 29:e13432. <https://doi.org/10.1111/rec.13432>
- Danovaro R, Corinaldesi C, Dell'Anno A, et al (2011) Marine viruses and global climate change. *FEMS Microbiology Reviews* 35:993–1034. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2010.00258.x>
- Danovaro R, Corinaldesi C, Dell'Anno A, Snelgrove PVR (2017) The deep-sea under global change. *Current Biology* 27:R461–R465. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.02.046>
- Doering T, Wall M, Putschim L, et al (2021) Towards enhancing coral heat tolerance: a “microbiome transplantation” treatment using inoculations of homogenized coral tissues. *Microbiome* 9:102. <https://doi.org/10.1186/s40168-021-01053-6>
- El-Tarabily KA, Youssef T (2010) Enhancement of morphological, anatomical and physiological characteristics of seedlings of the mangrove *Avicennia marina* inoculated with a native phosphate-solubilizing isolate of *Oceanobacillus picturae* under greenhouse conditions. *Plant Soil* 332:147–162. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0280-y>
- Estaque T, Basthard-Bogain S, Bianchimani O, et al (2024) Investigating the outcomes of a threatened gorgonian *in situ* transplantation: Survival and microbiome diversity in *Paramuricea clavata* (Risso, 1827). *Marine Environmental Research* 196:106384. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2024.106384>
- ESTCP (2005) Bioaugmentation for bioremediation of chlorinated solvents: Technology developments, status and research needs. Department of Defense.
- Fierer N, Wood SA, Bueno de Mesquita CP (2021) How microbes can, and cannot, be used to assess soil health. *Soil Biology and Biochemistry* 153:108111. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.108111>
- Ghaderiardakani F, Quartino ML, Wichard T (2020) Microbiome-Dependent Adaptation of Seaweeds Under Environmental Stresses: A Perspective. *Front Mar Sci* 7:. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.575228>

- Gibson GR, Hutkins R, Sanders ME, et al (2017) Expert consensus document: The International Scientific Association for Probiotics and Prebiotics (ISAPP) consensus statement on the definition and scope of prebiotics. *Nat Rev Gastroenterol Hepatol* 14:491–502. <https://doi.org/10.1038/nrgastro.2017.75>
- Gilbert JA, Steele JA, Caporaso JG, et al (2012) Defining seasonal marine microbial community dynamics. *The ISME Journal* 6:298–308. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.107>
- Hu Y, Wang Y, An F, Dai N (2022) The Efficacy of Double-Heart Nursing in Combination with Seaweed Polysaccharide for Patients with Coronary Heart Disease Complicated with Diabetes: A Pilot, Randomized Clinical Trial. *Dis Markers* 2022:2159660. <https://doi.org/10.1155/2022/2159660>
- Ifremer (2023) Anthony Bertucci : « La santé des organismes aquatiques dépend de la santé de leur microbiome » | Ifremer. <https://www.ifremer.fr/fr/actualites/anthony-bertucci-la-sante-des-organismes-aquatiques-depend-de-la-sante-de-leur>. Accessed 28 Apr 2024
- IPBES (2019) Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services
- Jaunatre R, Buisson E, Dutoit T (2014) Can ecological engineering restore Mediterranean rangeland after intensive cultivation? A large-scale experiment in southern France. *Ecological Engineering* 64:202–212. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.12.022>
- Jørgensen KS (2007) *In Situ* Bioremediation. In: *Advances in Applied Microbiology*. Academic Press, pp 285–305
- Ke J, Wang B, Yoshikuni Y (2021) Microbiome Engineering: Synthetic Biology of Plant-Associated Microbiomes in Sustainable Agriculture. *Trends in Biotechnology* 39:244–261. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2020.07.008>
- Kubanek J, Jensen PR, Keifer PA, et al (2003) Seaweed resistance to microbial attack: A targeted chemical defense against marine fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:6916–6921. <https://doi.org/10.1073/pnas.1131855100>
- Lalegerie F, Lajili S, Bedoux G, et al (2019) Photo-protective compounds in red macroalgae from Brittany: Considerable diversity in mycosporine-like amino acids (MAAs). *Marine environmental research* 147:37–48
- Lenfant P, Gudefin A, Fonbonne S, et al (2015) Restauration écologique des nurseries des petits fonds côtiers de Méditerranée - orientations et principes
- Lu D-C, Wang F-Q, Amann RI, et al (2023) Epiphytic common core bacteria in the microbiomes of co-located green (*Ulva*), brown (*Saccharina*) and red (*Grateloupia*, *Gelidium*) macroalgae. *Microbiome* 11:126. <https://doi.org/10.1186/s40168-023-01559-1>

- Maire J, Oppen MJH van (2022) A role for bacterial experimental evolution in coral bleaching mitigation? *Trends in Microbiology* 30:217–228. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2021.07.006>
- Malik S a A (2020) Defence on surface of Rhodophyta *Halymenia floresii*: metabolomic profile and interactions with its surface-associated bacteria
- Malla MA, Dubey A, Yadav S, et al (2018) Understanding and Designing the Strategies for the Microbe-Mediated Remediation of Environmental Contaminants Using Omics Approaches. *Front Microbiol* 9:. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01132>
- Mancini G, Ventura D, Casoli E, et al (2022) Transplantation on a *Posidonia oceanica* meadow to facilitate its recovery after the Concordia shipwrecking. *Marine Pollution Bulletin* 179:113683. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.113683>
- Mancuso FP, D'Hondt S, Willems A, et al (2016) Diversity and Temporal Dynamics of the Epiphytic Bacterial Communities Associated with the Canopy-Forming Seaweed *Cystoseira compressa* (Esper) Gerloff and Nizamuddin. *Front Microbiol* 7:. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00476>
- Mishra B, Varjani S, Kumar G, et al (2021) Microbial approaches for remediation of pollutants: Innovations, future outlook, and challenges. *Energy & Environment* 32:1029–1058. <https://doi.org/10.1177/0958305X19896781>
- Neu AT, Allen EE, Roy K (2021) Defining and quantifying the core microbiome: Challenges and prospects. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118:e2104429118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2104429118>
- Orth RJ, Lefcheck JS, McGlathery KS, et al (2020) Restoration of seagrass habitat leads to rapid recovery of coastal ecosystem services. *Science Advances* 6:eabc6434. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abc6434>
- Paix B, Carriot N, Barry-Martinet R, et al (2020) A Multi-Omics Analysis Suggests Links Between the Differentiated Surface Metabolome and Epiphytic Microbiota Along the Thallus of a Mediterranean Seaweed Holobiont. *Frontiers in Microbiology* 11:494. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00494>
- Peixoto RS, Rosado PM, Leite DC de A, et al (2017) Beneficial Microorganisms for Corals (BMC): Proposed Mechanisms for Coral Health and Resilience. *Front Microbiol* 8:. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00341>
- Peixoto RS, Sweet M, Bourne DG (2019) Customized Medicine for Corals. *Front Mar Sci* 6:. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00686>
- Pywell RF, Meek WR, Webb NR, et al (2011) Long-term heathland restoration on former grassland: The results of a 17-year experiment. *Biological Conservation* 144:1602–1609. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.02.010>
- Qian P-Y, Cheng A, Wang R, Zhang R (2022) Marine biofilms: diversity, interactions and biofouling. *Nat Rev Microbiol* 20:671–684. <https://doi.org/10.1038/s41579-022-00744-7>

- Reuver M, Maher J, Wilson AM (2022) Ocean Restoration and the Strategic Plan of the Marine Microbiome. In: Stal LJ, Cretoiu MS (eds) *The Marine Microbiome*. Springer International Publishing, Cham, pp 731–766
- Rosado PM, Leite DCA, Duarte GAS, et al (2019) Marine probiotics: increasing coral resistance to bleaching through microbiome manipulation. *The ISME Journal* 13:921–936. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0323-6>
- Smith MR, Charvat I, Jacobson RL (1998) Arbuscular mycorrhizae promote establishment of prairie species in a tallgrass prairie restoration. *Can J Bot* 76:1947–1954. <https://doi.org/10.1139/b98-205>
- Society for Ecological Restoration., Gann GD, McDonald T, Walder B, Aronson J, Nelson CR, Jonson J, Hallett JG, Eisenberg C, Guariguata MR, Liu J, Hua F, Echeverría C, Gonzales E., Shaw N, Decler K, Dixon KW (2019) *International principles and standards for the practice of ecological restoration*. Second edition. 2019 Restoration Ecology:S1-S46.
- Sogin EM, Leisch N, Dubilier N (2020) Chemosynthetic symbioses. *Current Biology* 30:R1137–R1142. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.07.050>
- Tarquinio F, Hyndes GA, Laverock B, et al (2019) The seagrass holobiont: understanding seagrass-bacteria interactions and their role in seagrass ecosystem functioning. *FEMS Microbiology Letters* 366:fnz057. <https://doi.org/10.1093/femsle/fnz057>
- Torda G, Donelson JM, Aranda M, et al (2017) Rapid adaptive responses to climate change in corals. *Nature Clim Change* 7:627–636. <https://doi.org/10.1038/nclimate3374>
- Ugarelli K, Chakrabarti S, Laas P, Stingl U (2017) The Seagrass Holobiont and Its Microbiome. *Microorganisms* 5:81. <https://doi.org/10.3390/microorganisms5040081>
- van der Loos LM, D'hondt S, Willems A, De Clerck O (2021) Characterizing algal microbiomes using long-read nanopore sequencing. *Algal Research* 59:102456. <https://doi.org/10.1016/J.ALGAL.2021.102456>
- Verdura J, Sales M, Ballesteros E, et al (2018) Restoration of a Canopy-Forming Alga Based on Recruitment Enhancement: Methods and Long-Term Success Assessment. *Front Plant Sci* 9:. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01832>
- Welsh D t. (2000) Nitrogen fixation in seagrass meadows: Regulation, plant–bacteria interactions and significance to primary productivity. *Ecology Letters* 3:58–71. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00111.x>
- Wichard T (2023) From model organism to application: Bacteria-induced growth and development of the green seaweed *Ulva* and the potential of microbe leveraging in algal aquaculture. *Seminars in Cell and Developmental Biology* 134:69–78. <https://doi.org/10.1016/J.SEMCDB.2022.04.007>
- Wilkins LGE, Leray M, O'Dea A, et al (2019) Host-associated microbiomes drive structure and function of marine ecosystems. *PLOS Biology* 17:e3000533. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000533>

- Wubs ERJ, van der Putten WH, Bosch M, Bezemer TM (2016) Soil inoculation steers restoration of terrestrial ecosystems. *Nature Plants* 2:1–5. <https://doi.org/10.1038/nplants.2016.107>
- Zehr JP, Turner PJ (2001) Nitrogen fixation: Nitrogenase genes and gene expression. In: *Methods in Microbiology*. Academic Press, pp 271–286
- Zhang Y, Yang Q, Ling J, et al (2021) Shifting the microbiome of a coral holobiont and improving host physiology by inoculation with a potentially beneficial bacterial consortium. *BMC Microbiol* 21:130. <https://doi.org/10.1186/s12866-021-02167-5>
- Zmora N, Zilberman-Schapira G, Suez J, et al (2018) Personalized Gut Mucosal Colonization Resistance to Empiric Probiotics Is Associated with Unique Host and Microbiome Features. *Cell* 174:1388–1405.e21. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.08.041>