

Mundo microbiano del océano, clave para la salud de los organismos marinos

Ocean's microbial world, key to the health of marine organisms

Natalia Carabantes^{a,c}; Luis Parmenio Suescún-Bolívar^{b,c,d}

^aCentro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, México.

^bDepartment of Licenciatura en Educación con Énfasis en Ciencias Sociales y Ambientales, Facultad de Ciencias Sociales y Educación, Universidad de Cartagena, Cartagena de Indias, Colombia.

^cBiomolgen Scholar Foundation, Ciudad de México, México

^dFundación para la Investigación en Inmunología, Farmacología y Toxicología (FIIFT), Cartagena de Indias, Colombia.

Corresponding author: nccarabantes@gmail.com; cnatalia@cicese.mx; lsuescunb@unicartagena.edu.co

Submitted: 12-05, 2025. Accepted: 27-05, 2025.

Resumen

La vida microscópica en los océanos, compuesta por bacterias, arqueas, virus, hongos, protozoos y microalgas, es esencial para la salud de los ecosistemas marinos. Estos microorganismos forman el microbioma, una comunidad que establece relaciones simbióticas con organismos como corales, anémonas y medusas del filo Cnidaria. En estos casos, el conjunto huésped-microbioma se denomina holobionte, donde los microbios brindan defensa frente a patógenos, producen compuestos antimicrobianos y aportan nutrientes que optimizan el metabolismo y la fisiología del hospedero. En esta revisión se explora el papel ecológico del microbioma en cnidarios y su respuesta al estrés ambiental. Un ejemplo clave es la simbiosis con microalgas de la familia Symbiodiniaceae, que proveen productos fotosintéticos que sustentan el gasto energético del huésped. Sin embargo, el cambio climático y la contaminación alteran esta relación, causando blanqueamiento, pérdida de simbioses y desestabilización del microbioma, lo que favorece la proliferación de bacterias patógenas y puede llevar a la muerte del cnidario. Se destaca el uso de anémonas, corales y medusas como sistemas modelo para estudiar estos procesos, la disminución de bacterias beneficiosas como *Endozoicomonas*, y el aumento de patógenos oportunistas como *Vibrio*. También se resalta la presencia de bacterias clave como *Ruegeria* incluso en condiciones de estrés. En conjunto, el microbioma se perfila como centinela de la salud marina, reflejando cambios ambientales antes de que los daños sean visibles y ofreciendo herramientas para la conservación ante el calentamiento global.

Palabras clave: Microbioma marino, Simbiosis, Cambio climático, 16S ADNr

Abstract

Microscopic life in the oceans—including bacteria, archaea, viruses, fungi, protozoa, and microalgae—is essential for the health of marine ecosystems. These microorganisms form the microbiome, a community that establishes symbiotic relationships with organisms such as corals, sea anemones, and jellyfish of the phylum Cnidaria. In these cases, the host–microbiome complex is known as a holobiont, where microbes provide defense against pathogens, produce antimicrobial compounds, and supply nutrients that optimize host metabolism and physiology. This review explores the ecological role of the microbiome in cnidarians and its response to environmental stress. A key example is the symbiosis with microalgae of the family Symbiodiniaceae, which provide photosynthetic products that support the host's energy needs. However, climate change and pollution disrupt this relationship, leading to bleaching, symbiont loss, and microbiome destabilization. These changes favor the proliferation of pathogenic bacteria and can ultimately result in cnidarian death. The use of anemones, corals, and jellyfish as model systems is highlighted to study these processes, including the decline of beneficial bacteria such as *Endozoicomonas* and the increase of opportunistic pathogens like *Vibrio*. The presence of key bacteria such as *Ruegeria*, even under stressful conditions, is also emphasized. Overall, the microbiome emerges as a sentinel of marine health, reflecting environmental shifts before visible damage occurs and offering tools for conservation in the face of global warming.

Keywords: Marine microbiome, Symbiosis, Climate change, 16S rRNA

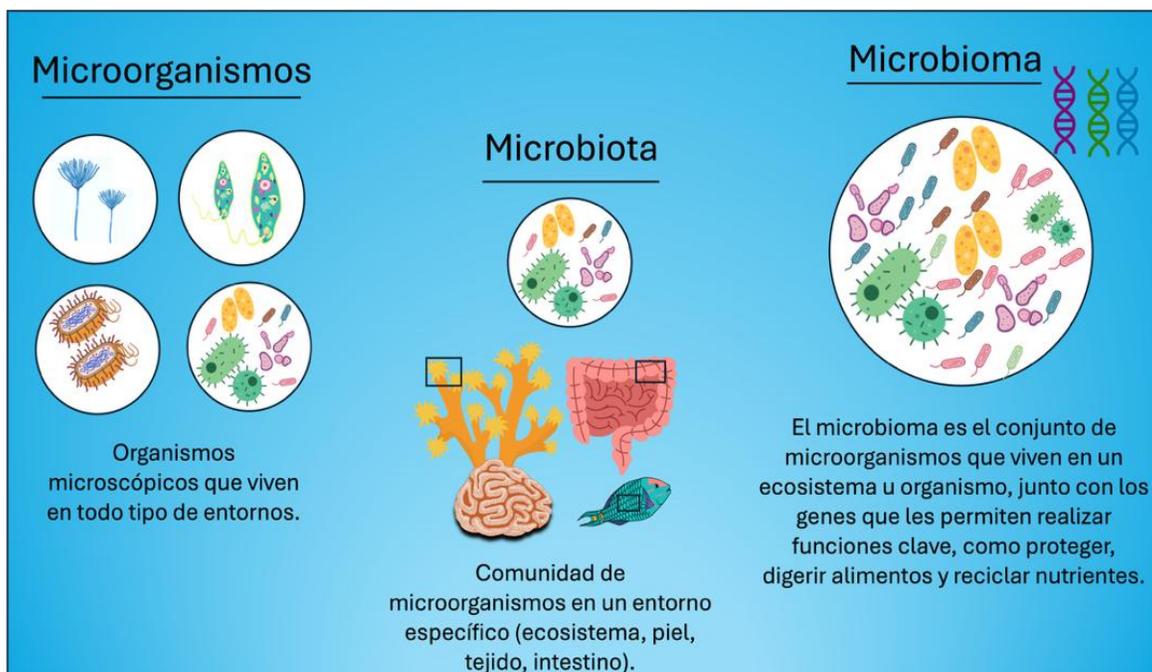


Figura 1. Infografía educativa sobre las diferencias entre microorganismos, microbiota y microbioma, con ejemplos en coral, intestino humano y pez. El microbioma incluye microorganismos, sus genes, funciones e interacciones en un entorno. Imagen: N. Carabantes y LP. Suescún-Bolívar.

1. ¿Cuál es la conexión entre el microbioma y la salud de los organismos marinos?

En realidad, el microbioma marino muestra directamente el estado de salud del organismo que funge como hospedero. Muchos animales marinos (ej. corales, esponjas, moluscos,

anémonas, medusas, entre otros) viven en estrecha colaboración. Un claro ejemplo de esta estrecha relación es la simbiosis que ocurre entre cnidarios y microalgas de la familia Symbiodiniaceae [12]. Estas algas viven dentro de células

especializadas de algunos corales, donde realizan fotosíntesis, a través de la captura de luz solar, dióxido de carbono (CO_2) y asimilación de nutrientes del agua, para producir compuestos energéticos como azúcares, lípidos y proteínas. Hasta el 90 % de esta energía es transferida al hospedero, que a cambio les proporciona un entorno estable y acceso a nutrientes derivados de su metabolismo (Figura 3) [13], [14].

Pero las microalgas no son sus únicas aliadas. En los tejidos de los cnidarios, en su esqueleto (en el caso de los corales) y en la capa de moco que producen —rica en nutrientes compartidos por las microalgas— habitan bacterias beneficiosas. Estas bacterias sintetizan compuestos antimicrobianos y actúan como una primera línea de defensa, impidiendo que microorganismos

con comunidades microbianas únicas [8]. Estos microorganismos forman el “equipo invisible” llamado microbioma, que protege al hospedero contra enfermedades y

patógenos y oportunistas se establezcan en el organismo (Figura 3) [6], [15].

El equilibrio en el holobionte (Figura 3) puede romperse bajo las condiciones ambientales actuales, como el aumento sostenido de la temperatura del mar y la contaminación causada por actividades humanas [1], [7], [9]. Uno de los efectos más visibles de la desestabilización de la simbiosis, es el blanqueamiento de corales, un proceso marcado por la pérdida de sus microalgas, lo cual los debilita gravemente (Figura 4) [1], [7], [16]. Pero eso no es todo, al desaparecer las microalgas, repercute en la variación de su microbioma bacteriano, dirigiendo a la proliferación de microorganismos oportunistas o incluso patógenos, que exacerbaban aún más el deterioro del organismo [1], [7], [10], [18].

mantiene su equilibrio metabólico y ecológico (Figura 2) [6], [7].

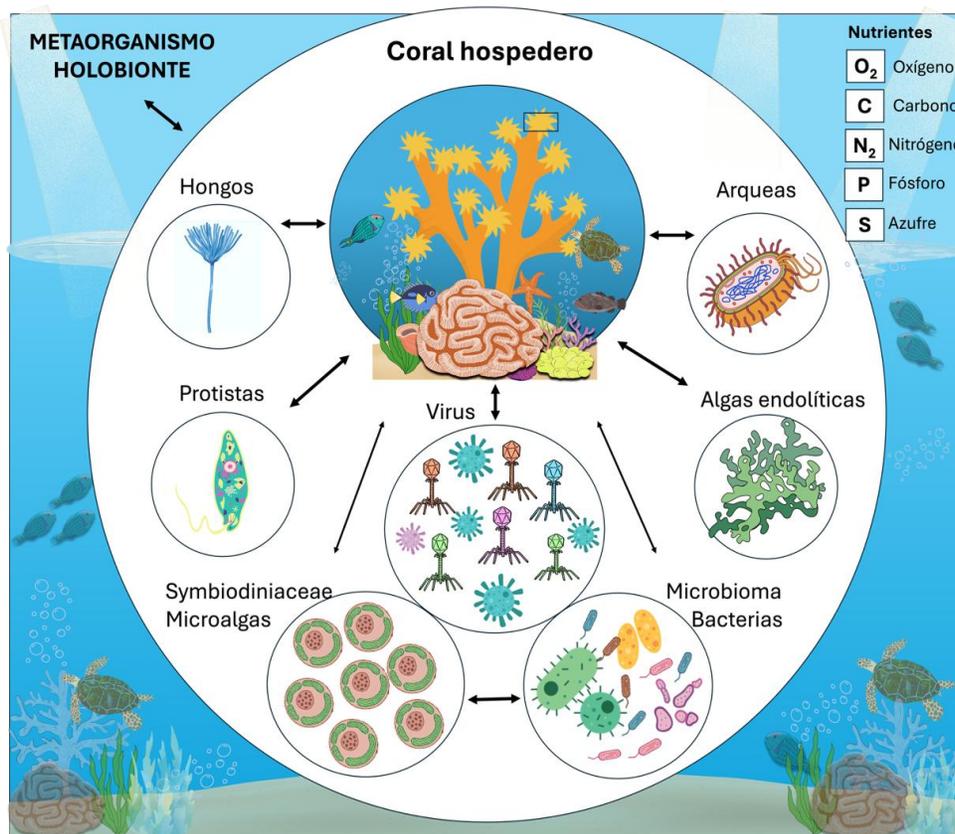


Figura 2. Coral como un holobionte. Se describe al coral y sus microorganismos asociados (algas, bacterias, virus y hongos) como una unidad funcional. Las flechas indican el intercambio de nutrientes e interacciones entre el coral y estos microorganismos. El fondo refleja el entorno marino. Imagen: N. Carabantes y LP. Suescún-Bolívar.

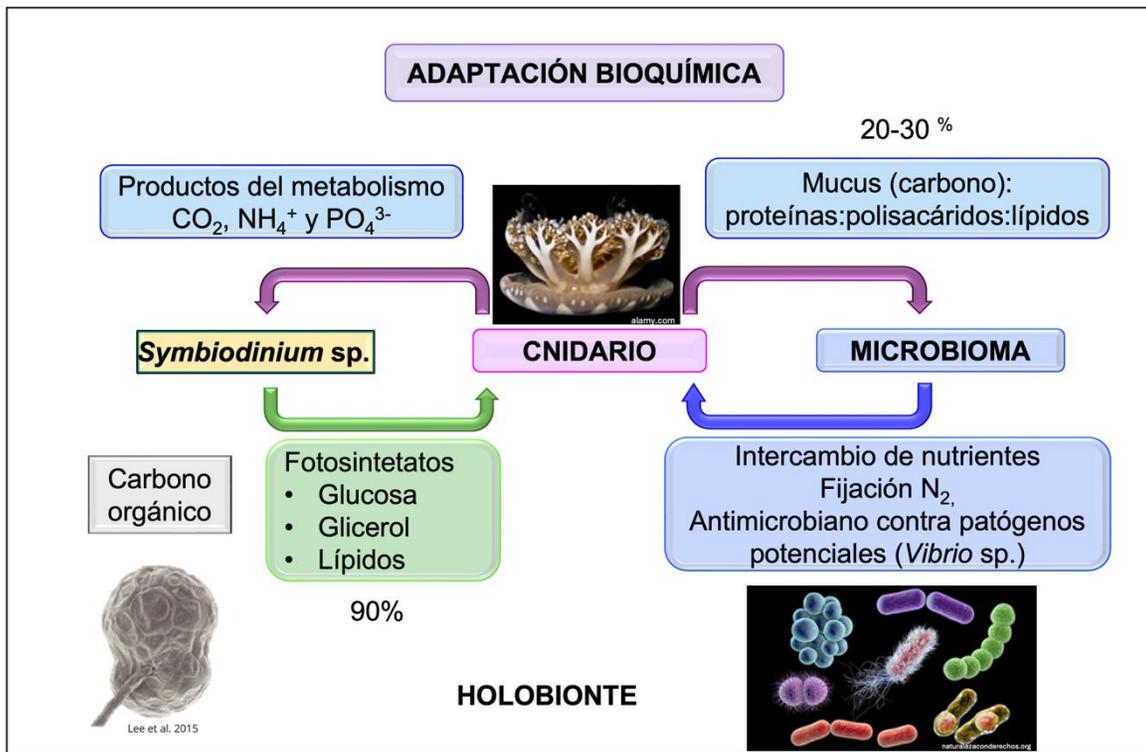


Figura 3. Interacciones bioquímicas e intercambio de nutrientes dentro del holobionte coralino. Hasta el 80% de la energía producida por las microalgas *Symbiodinium* sp. a través de la fotosíntesis es compartida con el cnidario, de esta cantidad hasta el 20% es utilizado por el cnidario para la producción de moco. Imagen: N. Carabantes y LP. Suescún-Bolívar.

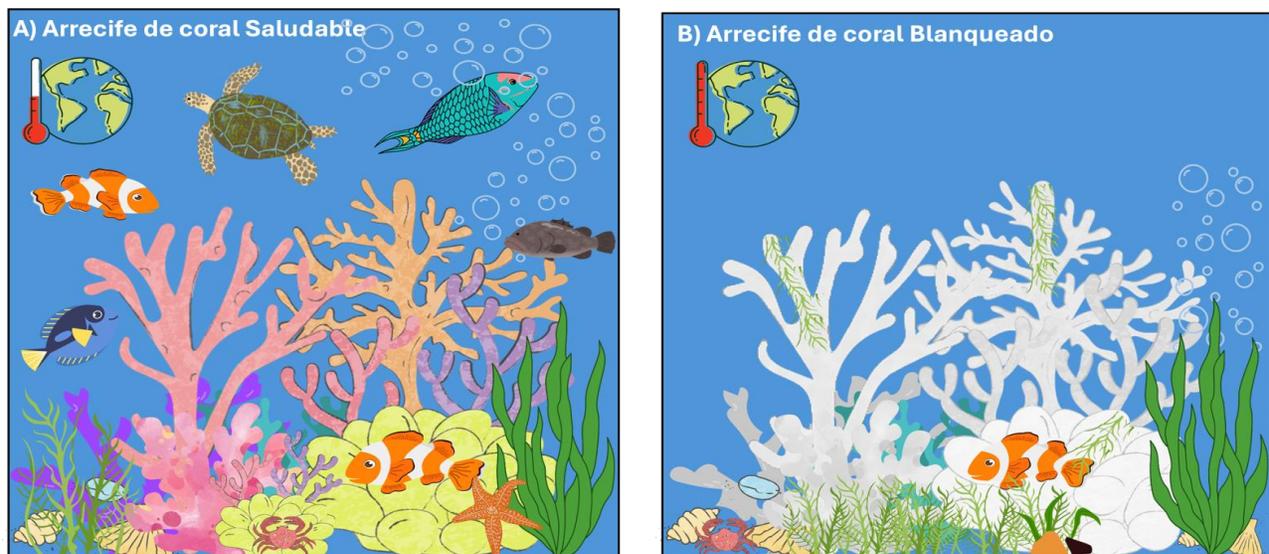


Figura 4. Comparación visual entre un arrecife de coral saludable y uno blanqueado. Izquierda: se muestra un arrecife saludable, colorido y diverso, con corales vibrantes y una alta presencia de peces y otros organismos marinos. Derecha: representa un arrecife blanqueado, con corales pálidos o blancos y una fauna reducida. Esta pérdida de color y biodiversidad está asociada al blanqueamiento coralino provocado por la pérdida de su microalga simbiote y el aumento de la temperatura del mar debido al cambio climático. Imagen: Carabantes et al. 2024.

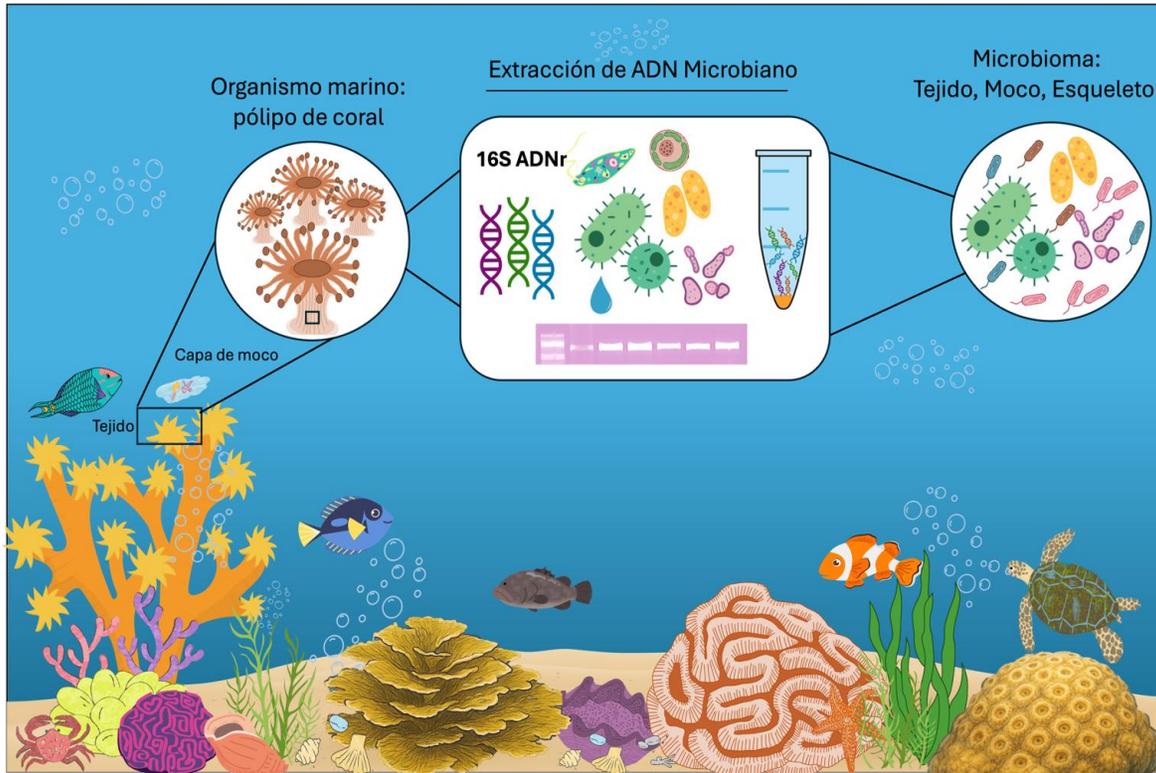


Figura 5. Obtención de ADN del microbioma asociado a pólipos de coral a partir de muestras de tejido, esqueleto o capa de moco. Se muestra el flujo de trabajo desde la recolección del material hasta el análisis molecular, utilizando la región 16S rRNA como marcador de “huella digital” para identificar y caracterizar el microbioma presente. Imagen: N. Carabantes y LP. Suescún-Bolívar

Para entender mejor estos cambios invisibles a nivel microscópico de posibles bacterias dañinas, los científicos recurren a herramientas de Biología Molecular. Una de las más utilizadas es la secuenciación del **gen 16S ADNr**, una región genética presente en el ADN de todas las bacterias, y actúa como una “huella digital” para identificarlas. Esta técnica permite identificar los microorganismos presentes en una muestra sin necesidad de cultivarlos, algo que en el pasado era una gran limitación [10], [17]. Gracias a estos avances, hoy se puede estudiar el microbioma completo de un organismo marino, analizar cómo varía en distintos ambientes y descubrir que cada especie marina alberga una comunidad microbiana única (Figura 5). Sin embargo, se han identificado patrones compartidos, ciertos microorganismos aparecen con frecuencia en animales marinos muy distintos entre sí, sugiriendo que existen núcleos microbianos comunes adaptados a la vida marina [10], [17].

3. Sistemas modelo para estudiar las simbiosis microbianas

El uso de organismos modelo en la ciencia permite estudiar procesos biológicos complejos en condiciones controladas. En el caso de las simbiosis entre cnidarios marinos y su microbioma, se han utilizado sistemas modelos como la anémona *Exaiptasia*, el coral *Pocillopora*, y la medusa *Cassiopea xamachana* [10], [19], [20], [21]. Esta última es una medusa tropical conocida como “medusa invertida”, habita en el fondo de estuarios y manglares, y alberga

microalgas simbióticas del género *Symbiodinium*, como *S. microadriaticum*, similares a las que viven en algunos corales [10], [21]. Estas microalgas realizan fotosíntesis, produciendo azúcares y aminoácidos que alimentan a la medusa, mientras que *Cassiopea* les proporciona un espacio protegido y dióxido de carbono para la fotosíntesis. Esta simbiosis no sólo beneficia a la medusa, sino también al ecosistema, ya que contribuye a la regulación de nutrientes en el agua [10], [21].

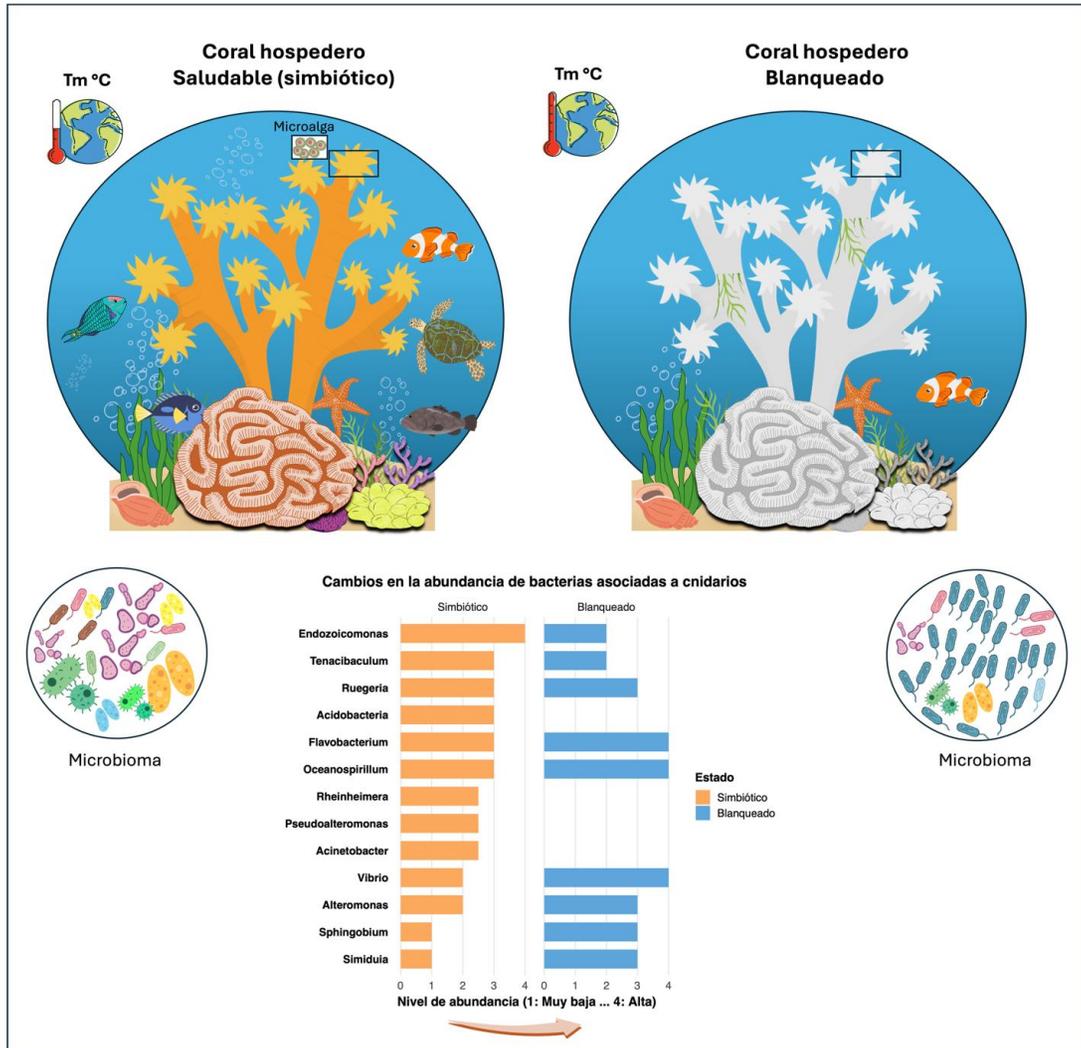


Figura 6. Microbioma en corales saludables y blanqueados. En corales simbióticos, los géneros bacterianos *Endozoicomonas* y *Tenacibaculum* son abundantes, mientras que *Vibrio* es muy poco frecuente. Después del blanqueamiento inducido por el aumento de temperatura marina, *Endozoicomonas* y *Tenacibaculum* disminuyen notablemente, y *Vibrio* se vuelve dominante. El gráfico de barras ilustra estos cambios en la abundancia de las bacterias asociadas comúnmente a cnidarios marinos simbióticos. Imagen: N. Carabantes y LP. Suescún-Bolívar.

En estudios de laboratorio, se elige a esta medusa, como organismo modelo para comprender cómo el microbioma del moco que las protege del medio externo, y que puede cambiar durante eventos de blanqueamiento, en los cuales la medusa *Cassiopea* pierde sus microalgas debido al estrés ambiental [10].

Para simular este proceso, se añaden azúcares al entorno de las medusas, reemplazando el carbono que normalmente aportan las microalgas similar al empleado por Pogoreutz et al. (2017). Luego, se analiza el microbioma del moco mediante extracción de ADN con kits especializados, y secuenciación del gen V3-V4 16S rRNA [10], [22], [23]. En estudios de nuestro laboratorio, hemos encontrado que en el mucus de la medusa

Cassiopea xamachana en condiciones normales -simbióticas-, predominan bacterias beneficiosas como *Endozoicomonas* y *Tenacibaculum*, pero después del blanqueamiento estas bacterias disminuyen y son reemplazadas por bacterias oportunistas como *Vibrio* y *Sphingobium* (Figura 6) [10]. Además, se observó que el microbioma varía estacionalmente, durante el verano predominan géneros bacterianos como *Rheinheimera* y *Sphingomonas*, los cuales suelen asociarse con temperaturas elevadas y una mayor actividad metabólica en el hospedero. En contraste, en invierno destacan *Acinetobacter* y *Pseudoalteromonas*, posiblemente vinculados a condiciones más frías y a una menor actividad fotosintética de las microalgas simbióticas [10].

Un hallazgo particularmente notable fue la presencia constante del género *Ruegeria* en la capa de moco de los individuos analizados, incluso en medusas blanqueadas —aquellas que han perdido sus microalgas simbióticas—. Este patrón sugiere que *Ruegeria* forma parte del microbioma núcleo, un conjunto estable de microorganismos esenciales que persisten independientemente del estado ambiental o fisiológico del hospedero [10], [24], [25], [26].

Este mismo patrón ha sido documentado en otros cnidarios, como corales y anémonas, lo que refuerza la hipótesis de que ciertas bacterias desempeñan funciones clave en la estabilidad, inmunidad y resiliencia del holobionte [1], [6], [7], [8], [10], [20], [24]. Por tanto, estudiar estas interacciones entre los organismos marinos y su microbioma resulta crucial para entender las variaciones estacionales, anticipar los efectos del estrés ambiental —como el blanqueamiento— y sus consecuencias sobre la funcionalidad y salud de los ecosistemas marinos (Tabla 1) [19]

Tabla 1. Bacterias comunes en organismos simbióticos marinos y su respuesta al blanqueamiento.

Género bacteriano	Organismo asociado	En estado simbiótico	En estado blanqueado	Referencia
<i>Endozoicomonas</i>	Corales, anémonas, medusas (Cassiopea)	Dominante y beneficiosa	Disminuye o desaparece	[1], [10], [20]
<i>Tenacibaculum</i>	Medusas (Cassiopea)	Moderada	Disminuye significativamente	[7], [10]
<i>Ruegeria</i>	Corales, medusas	Presente de forma constante	Se mantiene estable	[10]
<i>Vibrio</i>	Corales, medusas	Baja abundancia	Aumenta significativamente	[10], [20], [24]
<i>Sphingobium</i>	Medusas	Rara	Aumenta después de 28 días	[10]
<i>Simiduia</i>	Medusas	Rara	Aumenta después de 28 días	[10]
<i>Rheinheimera</i>	Corales (verano)	Presente estacionalmente	Asociado a cambios por temporada	[10]
<i>Pseudoalteromonas</i>	Corales (invierno)	Presente estacionalmente	Asociado a cambios por temporada	[7], [10]
<i>Acinetobacter</i>	Corales (invierno) Medusas	Presente estacionalmente	Asociado a cambios por temporada	[10], [25]
<i>Acidobacteria</i>	Corales, esponjas	Producción de metabolitos	Rol aún no definido	[6], [18]
<i>Alteromonas</i>	Corales	Parte del microbioma común	Aumenta bajo estrés térmico	[7]
<i>Flavobacterium</i>	Corales	Componente habitual	Puede proliferar con estrés	[7]
<i>Oceanospirillum</i>	Corales	Funciones metabólicas	Aumenta en hipoxia	[7], [10]

4. El microbioma como centinela del océano

Las comunidades microbianas asociadas a los organismos marinos actúan como verdaderas centinelas del océano. Son vigilantes microscópicos que detectan y advierten sobre los primeros signos de desequilibrio ambiental. Al igual que un centinela en una torre de vigilancia, los microbios responden con rapidez ante cualquier cambio en su entorno, mucho antes de que los efectos sean visibles. Un aumento de bacterias oportunistas como *Vibrio* o *Alteromonas* puede indicar estrés, enfermedad o deterioro en el organismo huésped, mientras que la pérdida de bacterias beneficiosas como *Endozoicomonas* puede señalar un desequilibrio que compromete su salud [10]. Estos cambios son señales tempranas de cómo los organismos marinos responden a presiones como el cambio climático o la contaminación. Gracias a herramientas moleculares sensibles, estudiar el microbioma permite monitorear la salud de los

ecosistemas marinos antes de que los daños se manifiesten. Aunque invisibles, las bacterias cumplen funciones esenciales en la vida marina. Entender su papel es clave para conservar el equilibrio del océano y anticiparse a las amenazas que lo ponen en riesgo.

Inspirados en los probióticos que se utilizan para mejorar la salud intestinal en los humanos, los investigadores han empezado a aplicar bacterias benéficas en corales, como un tratamiento que refuerza sus defensas microbianas. En los corales, a pesar de tener un repertorio inmunológico robusto para contrarrestar infecciones [27], los microorganismos conocidos como Microorganismos Benéficos para Corales (BMCs) son esenciales en la protección de la salud de estos cnidarios. Los BMCs viven naturalmente en el agua o en los tejidos coralinos, y pueden ayudar a resistir el estrés térmico, combatir enfermedades y mantener su capacidad de producir nutrientes [28], [29], [30].

Este tipo de apoyo microbiano resulta especialmente importante en un contexto de calentamiento global del océano, donde las olas de calor son cada vez más frecuentes e intensas. Cuando la temperatura del agua supera los 30 °C durante varios días, los corales se estresan y expulsan a sus algas simbióticas — responsables de su color y de gran parte de su nutrición[31].— en un proceso llamado blanqueamiento coralino. Si el estrés térmico persiste, los corales pueden morir.

En experimentos con especies como *Pocillopora damicornis* o *Mussismilia hispida*, los corales tratados con consorcios de bacterias como *Pseudoalteromonas*, *Cobetia*, *Ruegeria* o *Halomonas* fueron expuestos a temperaturas elevadas en acuarios —alcanzando hasta 32 °C— y mostraron menos blanqueamiento, mayor tasa de supervivencia y una mejor respuesta inmunológica [28], [29], [30], [32].

Estos resultados abren la puerta a un futuro en el que los probióticos marinos podrían convertirse en una herramienta clave para rehabilitar arrecifes dañados y aumentar la resistencia de los organismos marinos frente a eventos extremos de calor. Aunque aún queda mucho por estudiar, incluyendo el uso de microorganismos no cultivables —la llamada “materia oscura microbiana”—, esta estrategia representa una esperanza concreta para conservar la vida en ecosistemas que albergan más del 25 % de la biodiversidad marina.

En un escenario de cambio climático acelerado, los microorganismos benéficos podrían ser aliados fundamentales en la adaptación de los ecosistemas marinos. Al fortalecer la resiliencia de especies clave como los corales, estos microbios no solo mitigan los impactos inmediatos del estrés térmico, también ayudan a conservar los servicios ecosistémicos de los arrecifes, como la protección costera, la pesca y el turismo.

GLOSARIO

- **Microbioma:** Conjunto de microorganismos que viven en un organismo o ambiente, cumpliendo funciones esenciales para la salud y el equilibrio ecológico.
- **Simbiosis:** Relación íntima entre dos organismos de diferentes especies, donde al menos uno obtiene un beneficio.
- **Cnidarios:** Grupo de animales marinos que incluye corales, medusas y anémonas, muchos de los cuales forman simbiosis con microalgas.
- **Blanqueamiento:** Pérdida de microalgas simbióticas por parte de organismos marinos como corales o medusas, generalmente causada por estrés ambiental.
- **Bacterias oportunistas:** Microorganismos que aprovechan desequilibrios en el hospedador para crecer, a menudo causando enfermedades.
- **Secuenciación 16S rRNA:** Técnica molecular para identificar bacterias mediante el análisis de una región específica de su ADN.
- **Probióticos marinos:** Consorcios de microorganismos beneficiosos que pueden ser administradas a organismos marinos para reforzar su salud y resistencia frente al estrés ambiental.
- **Agradecimientos:** Agradecemos a la Biomolgen Scholar Foundation y la Fundación Investigación en Inmunología, Farmacología y Toxicología (FIIFT), por el apoyo para realizar esta revisión.

Referencias

- [1] D. Bourne et al., “Changes in Coral-Associated Microbial Communities During a Bleaching Event,” *ISME J.*, vol. 2, pp. 350–363, 2007. DOI: 10.1038/ismej.2007.112.
- [2] D. Gevers et al., “The Human Microbiome Project: A community resource for the healthy human microbiome,” *PLoS Biol.*, vol. 10, no. 8, e1001377, 2012. DOI: 10.1371/journal.pbio.1001377.
- [3] J. Lederberg and A. T. McCray, “‘Ome Sweet ‘Omics--A Genealogical Treasury of Words,” *The Scientist*, 15(7):8–8., 2001. DOI: 10.1186/s40168-015-0094-5.
- [4] Atlantic Ocean Research Alliance (AORA), *Marine Microbiome Roadmap*, 2020.
- [5] Administración Nacional de Aeronáutica y el Espacio (NASA), “NASA analysis confirms 2023 as warmest year on record,” 2024. [En línea]. Disponible: <https://www.nasa.gov/news-release/nasa-analysis-confirms-2023-as-warmest-year-on-record/>. [Consultado: 04-mayo-2025].
- [6] D. G. Bourne et al., “Insights into the coral microbiome: Underpinning the health and resilience of reef ecosystems,” *Annu. Rev. Microbiol.*, vol. 70, pp. 317–340, 2016. DOI: 10.1146/annurev-micro-102215-095440.
- [7] C. R. Voolstra et al., “The coral microbiome in sickness, in health and in a changing world,” *Nat. Rev. Microbiol.*, vol. 22, no. 8, 2024. DOI: 10.1038/s41579-024-01015-3.
- [8] S. Peng et al., “Bacterial Communities Associated With Four Blooming Scyphozoan Jellyfish: Potential Species-Specific Consequences for Marine Organisms and Human Health,” *Front. Microbiol.*, vol. 12, 647089, 2021. DOI: 10.3389/fmicb.2021.647089.
- [9] L. P. Suescún-Bolívar & P. E. Thomé. The specific inhibition of glycerol synthesis and the phosphorylation of a putative Mitogen-Activated Protein Kinase give insight into the mechanism of osmotic sensing in a dinoflagellate symbiont. *The Journal of eukaryotic microbiology*, 69(2), e12883. 2022. DOI: 10.1111/jeu.12883.
- [10] N. Carabantes et al., “Changes in the bacterial community associated with experimental symbiont loss in the mucus layer of *Cassiopea xamachana* jellyfish,” *Front. Mar. Sci.*, vol. 9, 879184, 2022. DOI: 10.3389/fmars.2022.879184.
- [11] M. McFall-Ngai et al., “Animals in a bacterial world, a new imperative for the life sciences,” *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, vol. 110, no. 9, pp. 3229–3236, 2013. DOI: 10.1073/pnas.1218525110.
- [12] T. C. LaJeunesse et al., “Systematic revision of Symbiodiniaceae highlights the antiquity and diversity of coral endosymbionts,” *Curr. Biol.*, vol. 28, no. 16, pp. 2570–2580.e6, 2018. DOI: 10.1016/j.cub.2018.07.008.

- [13] P. G. Falkowski and Z. Kolber, "Estimation of phytoplankton photosynthesis by active fluorescence" *Marine Science Symposium*. 1993. 197: 92–103.
- [14] P. Tremblay, R. Grover, J.F. Maguer, L. Legendre and C. Ferrier-Pagès, "Autotrophic carbon budget in coral tissue: a new ^{13}C -based model of photosynthate translocation". *The Journal of Experimental Biology*, 215(Pt 8), 1384–1393. 2012. DOI: 10.1242/jeb.065201.
- [15] A. Apprill, L. G. Weber, and A. E. Santoro, "Distinguishing between Microbial Habitats Unravels Ecological Complexity in Coral Microbiomes," *mSystems*, vol. 1, no. 5, p. e00143-16, Oct. 2016. DOI: 10.1128/mSystems.00143-16.
- [16] N. Carabantes, A. Munguía-Vega y L. E. Calderón-Aguilera, "El ADN ambiental como herramienta para conocer la biodiversidad del océano profundo," *Boletín de la SCME*, vol. 4, no. 9, p. 20, 2024.
- [17] S. Y. Lee, H. J. Jeong, N. S. Kang, T. Y. Jang, S. H. Jang, and T. C. Lajeunesse, "*Symbiodinium tridacnidorum* sp. nov., a dinoflagellate common to Indo-Pacific giant clams, and a revised morphological description of *Symbiodinium microadriaticum* Freudenthal, emended Trench & Blank," *Eur. J. Phycol.*, vol. 50, no. 2, pp. 155–172, 2015, doi: 10.1080/09670262.2015.1018336.
- [18] F. Sun, H. Yang, X. Zhang, F. Tan, G. Wang, and Q. Shi, "Significant response of coral-associated bacteria and their carbohydrate-active enzymes diversity to coral bleaching," *Marine Environmental Research*, vol. 201, p. 106694, 2024, doi: 10.1016/j.marenvres.2024.106694.
- [19] C. R. Voolstra, "A Journey Into the Wild of the Cnidarian Model System *Aiptasia* and Its Symbionts," *Mol. Ecol.*, vol. 22, p. 4366, 2013. DOI: 10.1111/mec.12464.
- [20] C. Pogoreutz, N. Rådecker, A. Cárdenas, A. Gärdes, C. R. Voolstra and C. Wild, "Sugar Enrichment Provides Evidence for a Role of Nitrogen Fixation in Coral BIANeaching," *Glob. Change Biol.*, vol. 23, pp. 3838–3848, 2017. DOI: 10.1111/gcb.13695.
- [21] A. H. Ohdera et al., "Upside-Down But Headed in the Right Direction: Review of the Highly Versatile *Cassiopea xamachana* System," *Front. Ecol. Evol.*, vol. 6, p. 35, 2018. DOI: 10.3389/fevo.2018.00035.
- [22] A. Klindworth et al., "Evaluation of General 16S Ribosomal RNA Gene PCR Primers for Classical and Next-Generation Sequencing-Based Diversity Studies," *Nucleic Acids Res.*, vol. 41, e1, 2013. DOI: 10.1093/nar/gks808.
- [23] B. J. Callahan et al., "Exact sequence variants should replace operational taxonomic units in marker-gene data analysis," *ISME J.*, vol. 11, pp. 2639–2643, 2017. DOI: 10.1038/ismej.2017.119.
- [24] K. B. Ritchie, "Regulation of microbial populations by coral surface mucus and mucus-associated bacteria," *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, vol. 322, pp. 1–14, 2006. DOI: 10.3354/meps322001.
- [25] K. H. Sharp, Z. A. Pratte, A. H. Kerwin, R. D. Rotjan and F. J. Stewart, "Season, But Not Symbiont State, Drives Microbiome Structure in the Temperate Coral *Astrangia poculata*," *Microbiome*, vol. 5, p. 120, 2017. DOI: 10.1186/s40168-017-0329-8.
- [26] A. Hernandez-Agreda et al., "Defining the core microbiome in corals' microbial soup," *Trends Microbiol.*, vol. 25, no. 2, pp. 125–140, 2017. DOI: 10.1016/j.tim.2016.11.003.
- [27] E. Leal et al., "Immunological mechanisms in Cnidaria: A highly complex basal immune system with bioprospective interest: Immunological mechanisms in Cnidaria". *Revista De Biología Tropical*, 70(1), 726–741. 2022. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v70i1.49798>
- [28] E.P. Santoro et al., "Coral microbiome manipulation elicits metabolic and genetic restructuring to mitigate heat stress and evade mortality," *Sci. Adv.*, vol. 7, no. 33, eabg3088, 2021. DOI: 10.1126/sciadv.abg3088.
- [29] P.M. Rosado et al., "Marine probiotics: increasing coral resistance to bleaching through microbiome manipulation," *ISME J.*, vol. 13, no. 4, pp. 921–936, 2019. DOI: 10.1038/s41396-018-0323-6.
- [30] E.O. Osman et al., "Phototrophic bacteria as potential probiotics for corals," *NPJ Biodivers.*, vol. 4, no. 1, 16, 2025. DOI: 10.1038/s44185-025-00085-7.
- [31] L.P. Suescún-Bolívar et al., "Coral Reefs: A Story of Two Longtime Friends". *Front. Young Minds*. 12:1137114. 2024. doi: 10.3389/frym.2024.1137114
- [32] M. de Breuyn et al., "Probiotics prevent mortality of thermal-sensitive corals exposed to short-term heat stress," *ISME Commun.*, vol. 5, no. 1, ycaf039, 2025. DOI: 10.1093/ismeco/ycaf039.