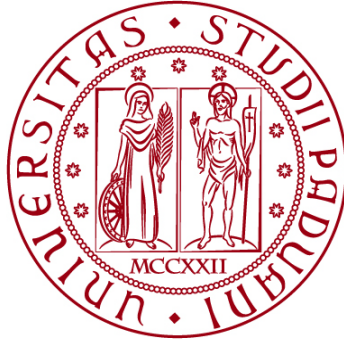


UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA

Corso di Laurea in Biologia



ELABORATO DI LAUREA

SIMBIOSI TRA ORGANISMI MARINI

Tutor: Prof.ssa Isabella Moro
Dipartimento di Biologia

Laureando: Leonardo Fornasiero

ANNO ACCADEMICO 2023/2024

Indice

1. Abstract	pag. 2
2. La simbiosi	pag. 3
2.1 Commensalismo ed inquilinismo	pag. 6
2.2 Mutualismo	pag. 7
2.3 Parassitismo	pag. 8
3. Simbiosi mutualistica coralli e zooxantelle	pag. 10
3.1 Azoto e fosforo	pag. 10
3.2 Fotosintesi	pag. 11
3.3 Cause della perdita della simbiosi	pag. 13
3.3.1 Macroalghe	pag. 13
3.3.2 Acidificazione degli oceani	pag. 14
3.3.3 Temperatura	pag. 14
3.3.4 Denutrizione	pag. 17
3.3.5 Irradiazione luminosa	pag. 18
3.3.6 Radiazione ultravioletta	pag. 19
4. Impatto antropico	pag. 20
4.1 Protezioni solari	pag. 20
4.2 Microplastiche	pag. 21
4.3 Idrocarburi	pag. 22
4.4 È possibile ridurre l'impatto antropico?	pag. 22
5. Bibliografia	pag. 24

1. Abstract

Nel corso di questo elaborato verrà inizialmente presentata una breve descrizione delle interazioni simbiotiche, riportando le condizioni e le caratteristiche indispensabili per definire una interazione come tale. Verranno illustrate le diverse tipologie di interazioni simbiotiche conosciute, con le loro differenze e diverse situazioni in cui si possono verificare. Successivamente verrà trattata più nel dettaglio la simbiosi presente tra organismi facenti parte del phylum dei Cnidari, più specificatamente alla classe degli Antozoi, e alghe unicellulari comunemente conosciute come zooxantelle, per lo più organismi Dinoflagellati facenti parte del genere *Symbiodinium*. Di questa simbiosi verranno presentati i diversi fattori che portano all'instaurarsi di quest'ultima, come ad esempio le diverse sostanze che vengono scambiate nell'obionte per permettere i diversi processi metabolici e le diverse necessità degli organismi coinvolti, e successivamente verranno illustrati i diversi fattori che portano al casso di questa interazione, dovuto essenzialmente a particolari condizioni di acidificazione degli oceani, temperatura, concentrazione di anidride carbonica, radiazione luminosa, presenza di altri organismi, inquinamento e altri fattori correlati. In seguito, verrà trattato l'impatto antropico che caratterizza gli ecosistemi di questi organismi, nel dettaglio verranno presentati gli effetti dovuti alle creme solari, microplastiche, petrolio e metalli pesanti, e di come una presenza eccessiva di queste sostanze possa comportare dei gravi danni a livello di fauna e flora. Per concludere verranno presentate alcune teorie e innovazioni atte alla salvaguardia degli ecosistemi marini e allo sviluppo di materiali sempre più sostenibili e meno inquinanti, riportando come un continuo studio e la riduzione dell'impatto antropico possano limitare gli effetti dannosi che negli ultimi anni stanno diventando sempre più impattanti e frequenti.

2. La simbiosi

Le interazioni tra individui che determinano un'integrazione degli stessi tale da influire sulle loro caratteristiche morfologiche e fisiologiche vengono ad essere descritte come associazioni biologiche. Nelle associazioni biologiche dove si instaura una relazione molto stretta fra i due partner, si parla di simbiosi. Il termine simbiosi significa letteralmente "vita insieme" ed è stato coniato nel 1879 dal patologo vegetale De Bary, il quale ha incluso in questo termine sia le associazioni mutualistiche che quelle parassitarie. La simbiosi, quindi, viene ad essere descritta come un'associazione intima tra due o più specie, dove le caratteristiche degli individui in associazione risultano completamente differenti da quelle degli individui isolati. Al giorno d'oggi vengono individuati all'interno della simbiosi fenomeni di commensalismo, mutualismo e parassitismo. Tuttavia, nella tradizione scientifica il termine di simbiosi è stato utilizzato come sinonimo di "mutualismo"; questo errore è dovuto ad un utilizzo del termine nel linguaggio comune con una connotazione di esclusiva collaborazione. Un'interazione simbiotica descrive quindi una associazione in cui due organismi di specie diversa vivono insieme in stretta relazione, descrivendo quindi un'interazione diretta, dove gli organismi entrano fisicamente in contatto tra di loro (Fig.1).

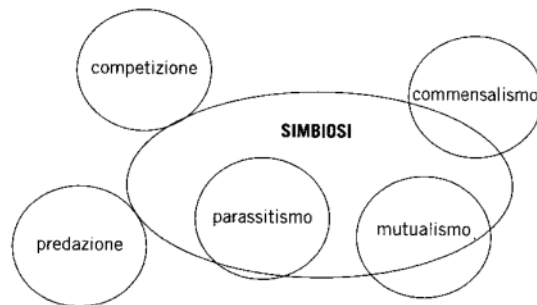


Figura 1. Schema rappresentativo di simbiosi
(Giangrande A. e Gravina M. F., 2000)

Si riportano di seguito le caratteristiche per le quali le associazioni tra organismi si distinguono dalle interazioni e rientrano nella definizione di simbiosi.

- Necessità dell'associazione: la simbiosi può essere obbligata, quando un organismo non può sopravvivere o riprodursi in assenza del partner, oppure facoltativa, se l'associazione non è necessaria alla sopravvivenza e

alla riproduzione. È presente un'ulteriore distinzione tra “simbiosi fisiologica obbligata”, in cui esiste una dipendenza assoluta fra gli organismi, e “simbiosi ecologica facoltativa”, la quale comporta da parte dei partner l'incapacità, in natura, di sopravvivere isolati. Quando il simbiote cresce isolato dal suo ospite viene detto a vita libera, mentre l'ospite privato dei suoi simbiotici viene detto aposimbiotico. Nella simbiosi mutualistica lo stadio a vita libera in natura è molto breve e il grado di capacità a vita libera può indicare l'antichità dell'associazione.

- Persistenza e stabilità dell'associazione: nella simbiosi il contatto fisico tra i partner persiste per un tempo considerevole relativamente alla durata della vita degli organismi. Nella simbiosi mutualistica la persistenza dell'associazione dipende dalla crescita bilanciata dei partner. Nell'endosimbiosi mutualistica l'ospite regola l'accrescimento della popolazione del simbiote tramite l'espulsione degli individui in eccesso o la limitazione della crescita.
- Tipo di interazione: le interazioni tra i partner possono essere genetiche, metaboliche e comportamentali. La maggior parte delle interazioni è di tipo nutrizionale, come ad esempio nel mutualismo si può avere uno scambio di metaboliti tra i partner. In relazione agli scambi nutrizionali vi è la distinzione tra simbiotrofia e la necrotomia. Nella prima, le necessità nutrizionali di un partner vengono completamente soddisfatte dal secondo partner, mentre nella seconda, un partner può essere indebolito o ucciso dal secondo.
- Integrazione: l'integrazione può essere sia morfologica sia funzionale. Nella simbiosi mutualistica i partner presentano delle caratteristiche morfologicamente differenti da quelle dei partecipanti all'associazione quando vivono singolarmente. Inoltre, in un rapporto mutualistico, si possono sviluppare funzioni metaboliche a favore delle specie coinvolte che non presentano nella loro forma libera.
- Perpetuazione del rapporto, specificità e riconoscimento: nella simbiosi mutualistica la trasmissione dei simbiotici da un ospite ad un altro può essere diretta o può avvenire per rifornimento dall'ambiente esterno, ricordando come è l'ospite stesso che cerca attivamente il suo simbiote.

La specificità descrive il grado di differenza tassonomica tra partner accettabili ed è molto bassa quando un organismo è associato a organismi appartenenti a diversi Phyla o classi, mentre può essere molto alta quando un organismo si trova associato solo a una specie. Nel riconoscimento possono essere coinvolti diversi aspetti, come, le interazioni chimiche specifiche, la tolleranza o soppressione delle difese dell'ospite e le interazioni metaboliche, morfologiche o comportamentali. Nella simbiosi mutualistica la specificità dell'ospite è più alta di quella del simbionte, ma non è mai alta come nel parassitismo.

- Dimensioni relative e positive: nelle associazioni simbiotiche i partner sono definiti ospite e simbionte e le dimensioni di quest'ultimo sono sempre minori di quelle dell'ospite. Il simbionte può essere esterno (esosimbiosi) o interno (endosimbiosi) ed in quest'ultimo caso il simbionte può essere intracellulare o extracellulare. Il simbionte extracellulare si può trovare tra le cellule o nei tessuti dell'ospite (intracellulare), oppure nelle sue cavità interne (Fig.2). L'acquisizione dei simbionti intracellulari avviene per fagocitosi e nella maggior parte dei casi essi rimangono separati dal contenuto della cellula dell'ospite, essendo inclusi in un organello (simbiosoma) circondato da una membrana derivata dalla membrana cellulare dell'ospite stesso. La simbiosi mutualistica intracellulare non è presente nei batteri e nei funghi, per la mancanza del processo di fagocitosi, essa non esiste neanche nei vertebrati, a causa dell'efficienza del sistema immunitario.

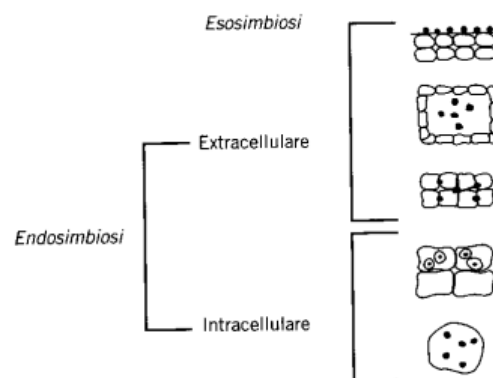


Figura 2. Esempi di simbiosi
(Giangrande A. e Gravina M. F., 2000)

- Significato dell'associazione: il significato della simbiosi parassitaria è ovvio, ovvero il parassita simbiote ricava vantaggi dall'associazione, mentre l'ospite tra solo svantaggi. Il significato della simbiosi mutualistica dovrebbe rappresentare un'associazione dove la fitness di entrambi i partner dovrebbe essere aumentata dalla presenza della simbiosi. I simbioti sono, infatti, sempre mantenuti in una condizione che sicuramente avvantaggia l'ospite, ma in alcuni casi può portare ad una riduzione della fitness del simbiote, come avviene normalmente nei simbioti intracellulari, per evitare una eccessiva riproduzione del simbiote stesso.

2.1. Commensalismo ed inquilinismo

Con il termine epibiosi si intende il fenomeno per il quale un organismo cresce su di un altro. Questo fenomeno è molto comune in un ambiente marino, dove lo spazio è un fattore limitante per il quale esiste una grande competizione. Nello specifico si definisce epizoismo quando un organismo si insedia su di un animale ed epifitismo quando si insedia su di un vegetale. L'epifitismo è un fenomeno assai conosciuto e studiato in ambiente marino dove si comportano da epifiti sia animali che vegetali. Generalmente gli epibionti marini possono ottenere dall'associazione molto più di un semplice sito fisico dove vivere, senza peraltro interferire con l'ospite. Esempi di epibionti marini possono essere serpulidi, balani, spugne, idroidi e alghe: questi si fissano su tutte le superfici a loro disposizione e quindi anche su altri organismi viventi, siano essi fissi oppure mobili. Alghe, foglie di fanerogame, conchiglie di molluschi e carapaci di crostacei possono fungere da substrato duro per essere colonizzati da altri organismi che presentano cicli vitali effimeri, dipendenti dal tempo di persistenza di tale substrato, cioè dalla durata della vita dell'organismo colonizzato. Queste associazioni sono prevalentemente di tipo fortuito, ma a volte assumono carattere più stabile e specializzato e si possono osservare delle associazioni strette con chiara preferenza dell'epibionte per determinate specie. Gli epibionti che vivono sopra altri invertebrati possono essere avvantaggiati non solo dal punto di vista trofico, ma anche dal movimento, nel caso che il substrato vivente sia un organismo mobile. Dall'epibiosi si passa al commensalismo, quando un

organismo non solo sfrutta un altro organismo come substrato, ma beneficia anche di facilitazioni trofiche senza, però, recare danni. Molto spesso, infatti, il commensale approfitta delle correnti filtratorie create dall'ospite per nutrirsi. Con il termine commensalismo si intende un'associazione che porta vantaggi solo per il simbiote; il termine inquilinismo viene usato per un tipo particolare di commensalismo, ossia quando il simbiote vive all'interno di un altro organismo o nella tana di quest'ultimo, senza recare né danno né beneficio. Moltissimi commensali approfittano delle correnti respiratorie degli ospiti senza intaccare il loro cibo; altri, invece, si avvantaggiano della protezione o del movimento dell'ospite, in ogni caso senza portare a quest'ultimo alcun compenso. La protezione, per esempio, è un fattore che ha molto peso nelle associazioni pelagiche, notoriamente ad alta pressione predatoria, ma molto spesso, oltre che alla protezione, i simbiotici approfittano anche degli avanzi di cibo dell'ospite. L'associazione commensale viene indicata con +/0, poiché l'ospite non sembra subire un disturbo da parte del commensale. Il commensalismo rappresenta un tipo di associazione positiva piuttosto semplice che probabilmente rappresenta il primo passo verso lo sviluppo di altre associazioni, come mutualismo e parassitismo. Quando gli animali vivono all'interno di altri animali sono detti endobionti. Molti policheti e crostacei vivono all'interno del sistema di canali di spugne, a volte con notevole specificità di associazione. Un'altra categoria di commensalismo-inquilinismo è l'endoecia, fenomeno che si presenta quando un animale vive nelle gallerie o nei tubi costruiti da altri animali. Il commensale, in questo caso, non è necessariamente in stretta associazione con il corpo dell'ospite. Questi commensali utilizzano i tubi e le gallerie di altri organismi come rifugio dalla predazione e possono o meno intaccare la fonte di cibo dell'ospite. Un ultimo tipo di associazione è la foresi, definita come trasporto di animali da parte di altri animali di specie diversa. Questa convivenza, che non presuppone particolari specializzazioni, ha la principale funzione di favorire la dispersione di specie poco mobili.

2.2 Mutualismo

Il mutualismo si può presentare con due diverse rappresentazioni, può essere di tipo diretto, quando due specie interagiscono fisicamente oppure, di tipo indiretto,

quando ciascuna specie trae beneficio dalla presenza dell'altra, senza che ci sia un reale contatto. Il mutualismo diretto può essere ulteriormente distinto in simbiotico e non simbiotico: il primo prevede, a differenza del secondo, l'integrazione fisiologica tra i partner e un rapporto duraturo nel tempo; ambedue possono essere facoltativi ed obbligati, a seconda che le specie sopravvivano rispettivamente anche senza l'associazione, oppure no. Generalmente il mutualismo simbiotico tende ad essere un'associazione obbligata e altamente coevolutiva. I benefici di cui possono godere ospite e simbionte sono di vario tipo:

- Nutrizionale: rifornimento di nutrienti indispensabili per l'accrescimento, sintesi o concentrazione di composti, scomposizione in composti semplici e più assimilabili.
- Energetico: rifornimento di energia derivante da attività fotosintetica.
- Protezione sia dalle variazioni dei parametri ambientali che da eventuali nemici.
- Trasporto da ambienti sfavorevoli ad ambienti favorevoli o dispersione di gameti e propaguli.

Nel mutualismo simbiotico il simbionte può essere esterno od interno, mentre nel mutualismo non simbiotico il mutualista è sempre esterno. Nelle associazioni simbiotiche si riscontrano modifiche della morfologia, della fisiologia e del comportamento di un'altra specie per accrescere la fitness individuale. Nelle popolazioni di mutualisti, gli individui crescono, sopravvivono e si riproducono meglio che in condizioni di isolamento: ciò vuol dire che le popolazioni di mutualisti hanno un tasso di accrescimento maggiore in presenza di individui dell'altra specie.

2.3 Parassitismo

Il parassitismo può essere considerato come un'associazione tra due popolazioni di specie diversa, in cui solo una delle due specie (il parassita) è avvantaggiata, mentre l'ospite ne risulta svantaggiato. Il parassita è un organismo che usa altri organismi come ambiente e fonte di cibo e affida loro la regolazione delle proprie relazioni con l'ambiente esterno. In questo tipo di associazione solo raramente l'ospite viene ucciso; esso piuttosto viene debilitato, essendo ridotta la sua possibilità di riproduzione a livello individuale. Ciò si riflette in un decremento

del tasso intrinseco di accrescimento della popolazione. Il fatto che i parassiti non abbiano nessun vantaggio nell'uccidere l'ospite è insito nel fatto che essi dipendono completamente da quest'ultimo e uccidendo l'ospite condannerebbero a morte loro stessi. Alcune caratteristiche basilari del parassitismo sono la dipendenza fisiologica e metabolica del parassita dall'ospite e le intricate interazioni fisiologiche e immunologiche che si verificano tra ospite e parassita, specialmente durante i processi infettivi. Un parassita, quindi, rappresenta un organismo che vive in continua ed intima associazione con un altro organismo, ma è anche metabolicamente dipendente da esso. I parassiti possono dipendere dal loro ospite per uno o più dei seguenti fattori: stimoli per lo sviluppo, materiale nutritivo, enzimi digestivi e controllo della maturazione. Chiaramente, l'invasione del corpo di un altro organismo animale o vegetale e la vita e riproduzione su o dentro di esso non possono essere ottenute senza un considerevole adattamento morfologico, fisiologico e immunologico da parte del parassita. I parassiti possono essere definiti biotrofi, in quanto vivono a spese di un organismo vivente, ma esistono anche parassiti necrotrofi che uccidono la preda continuando ad utilizzarla dopo la morte. Si possono verificare diversi gradi di parassitismo: alcuni organismi possono infatti essere iperparassiti, parassiti cioè di altri organismi a loro volta parassiti. Il parassitismo viene distinto, inoltre, in ectoparassitismo ed endoparassitismo, inserendosi rispettivamente nelle esosimbiosi ed endosimbiosi, a seconda che il simbiote si trovi esternamente o internamente all'ospite. Un'ulteriore categoria comprende organismi, detti mesoparassiti, che vivono nelle cavità corporee dell'ospite che si aprono direttamente all'esterno. I parassiti vengono distinti ulteriormente in microparassiti e macroparassiti. I microparassiti si moltiplicano direttamente all'interno del loro ospite, di solito nelle cellule; alcuni di questi sono trasmessi direttamente, altri tramite vettori. I macroparassiti, invece, si moltiplicano producendo stadi infestanti che vengono liberati all'esterno, per raggiungere nuovi ospiti. Un'ultima distinzione può essere fatta in base alla complessità del ciclo biologico del parassita. I parassiti vengono definiti monoxeni, quando compiono il loro ciclo in un solo ospite, ed eteroxeni, quando svolgono il ciclo vitale in due o più ospiti. L'ospite intermedio è l'organismo nel quale il parassita svolge una o

più fasi larvali, mentre l'ospite definitivo è quello in cui il parassita compie la riproduzione sessuale (Giangrande A. e Gravina M. F., 2000).

3. Simbiosi mutualistica coralli e zooxantelle

L'associazione che si sviluppa tra coralli e zooxantelle è un chiaro esempio di endosimbiosi intracellulare, dove le alghe simbiotiche vengono allocate nelle cellule del gastroderma dei coralli ospiti. Questo tipo di interazione prende anche nome di fotosimbiosi, interazione in cui le alghe simbiotiche, attraverso il processo fotosintetico, producono composti del carbonio atti al sostentamento del corallo ospite, ottenendo in cambio dal grazer protezione e i nutrienti necessari per lo svolgimento della fotosintesi. Nel complesso dell'olobionte vi è un continuo scambio e riciclo di diversi composti, come prodotti fotosintetici e nutrienti come azoto e fosforo, indispensabili non solo per la crescita e lo sviluppo del corallo ospite, ma anche per la proliferazione e il mantenimento delle alghe simbiotiche.

3.1 Azoto e fosforo

Nonostante il trasferimento di carbonio sostenga la produzione del corallo ospite, non può promuoverne la crescita. Si ritiene invece che l'ospite assorba azoto (N) e fosforo (P) per produrre gli elementi costitutivi essenziali per la crescita e la riproduzione. I simbiotici beneficiano dell'eterotrofia dell'ospite riciclando i prodotti di escrezione ricchi di N e P del metabolismo dell'ospite che possono quindi utilizzare per promuovere la propria crescita. I coralli ospiti non possono assimilare direttamente il nitrato (NO_3), pertanto, l'assorbimento e l'assimilazione del nitrato procedono attraverso i simbiotici. Stesso discorso vale per il fosforo nella sua forma inorganica disciolta (PO_4). I simbiotici vengono considerati come un deposito di fosforo e azoto all'interno della simbiosi, dove l'assimilazione dei nutrienti inorganici da parte dei simbiotici stessi può sostenere pienamente la crescita dei coralli simbiotici. Si è osservato che i coralli digeriscono parte della loro popolazione simbiotica per evitare una eccessiva proliferazione ed acquisire in modo efficiente N e P necessari per la loro crescita, questo comportamento si accentua quando la disponibilità di nutrienti nell'ambiente è limitata. Il corallo ospite, quindi, "alleva" le alghe e ne digerisce regolarmente una parte della popolazione per soddisfare la propria domanda nutrizionale. L'acquisizione di

questi nutrienti non deriva solo dalla digestione dei simbionti, ma anche da un consumo dello zooplancton, che contribuisce per meno del 50% al bilancio di N e P del corallo ospite. Un vantaggio di questa associazione può essere rappresentato dal fatto che gli animali corallini possono allevare i loro simbionti e nutrirsi del ceppo simbiote per accedere a una riserva di N e P inorganici disciolti che altrimenti non sarebbero loro accessibili. Questo aspetto si può presentare in due condizioni differenti: se sono disponibili abbastanza N e P disciolti, il nutrirsi dei simbionti rappresenta un meccanismo per soddisfare pienamente le richieste di nutrienti della crescita dei coralli; se questi nutrienti sono limitati, il consumo di simbionti rappresenta una misura di emergenza per mantenere la produttività per un periodo limitato. Tuttavia, se i coralli non riescono ad assorbire N e P in quantità tali da soddisfare la domanda di entrambi i partner della simbiosi, nutrirsi dei loro simbionti in acque povere di nutrienti può portare alla morte dei coralli (Wiedenmann et al., 2023).

3.2 Fotosintesi

La relazione che si viene a verificare tra coralli e zooxantelle si suddivide in tre fasi distinte: una prima fase di instaurazione della simbiosi, seguita da una fase di proliferazione algale e infine una fase di mantenimento della simbiosi. La fotosintesi rappresenta un importante aspetto di questa associazione, soprattutto per l'ospite che riceve i prodotti fotosintetici per il proprio sostentamento, ma vi sono ipotesi contrastanti sull'influenza della fotosintesi sulle diverse fasi precedentemente descritte. Secondo alcuni ricercatori la fotosintesi non sarebbe indispensabile per la fase di instaurazione della simbiosi, contrariamente alle fasi di proliferazione algale e mantenimento della simbiosi. È stato verificato che la fase di instaurazione può avvenire anche senza la presenza della fotosintesi, ma con una minor efficienza, dimostrando come l'instaurazione dipenda in parte dalla fotosintesi, ovvero se il processo fotosintetico è compromesso l'assorbimento delle microalghe avviene lo stesso ma in minor quantità. Le seguenti fasi, invece, risentono maggiormente dell'assenza della fotosintesi; la proliferazione algale, in assenza di fotosintesi, non si verifica, o si presentava in maniera estremamente ridotta, però questa minima presenza è giustificata dal fatto che durante i controlli una minima quantità di luce interessa gli organismi studiati, arrivando a

dimostrare come la proliferazione algale dipenda dalla fotosintesi; il mantenimento della simbiosi, in assenza di fotosintesi, negli esperimenti condotti si dimostrava estremamente difficile da sostenere, infatti i tassi di espulsione delle microalghe sono aumentati in questa condizione, arrivando a dimostrare che anche il mantenimento della simbiosi dipende dalla fotosintesi (Tran et al., 2024). Altri ricercatori, invece, sostengono che tutte le diverse fasi della simbiosi tra coralli e zooxantelle possono procedere senza fotosintesi, ma che la capacità di farlo sembrerebbe essere un aspetto specie-specifico. L'instaurazione della simbiosi dipende dal riconoscimento tra gli organismi coinvolti, in particolare, alcuni carboidrati della superficie algale vengono riconosciuti da specifici recettori dell'ospite. È stato osservato che i vari elementi per il riconoscimento non subivano modificazioni in assenza di fotosintesi, e per questo l'instaurazione avveniva ugualmente, sempre però con un'efficienza minore. La proliferazione algale, in assenza di fotosintesi, avveniva ugualmente, ma con una rendita inferiore; considerando che le alghe in assenza di fotosintesi non riescono a crescere, ciò che la proliferazione potrebbe dipendere da un'attività eterotrofa delle alghe, dove il carbonio e gli altri nutrienti vengano forniti dal corallo ospite. Anche il mantenimento della simbiosi si verificava in assenza del processo fotosintetico, permettendo di ipotizzare che le alghe permanevano nei tessuti del corallo grazie ai nutrienti forniti dal corallo stesso. Questo aspetto però si è dimostrato estremamente specie-specifico, ovvero diverse specie di coralli presentavano diverse capacità di supportare la proliferazione algale e il mantenimento della simbiosi. L'inefficienza del processo fotosintetico si può verificare quando le condizioni ambientali non sono favorevoli, come ad esempio l'aumento della temperatura. In queste condizioni il corallo deve fornire i nutrienti per sostenere le microalghe endosimbionti, indispensabili per la propria sopravvivenza, ma, se le condizioni si mantengono insostenibili per un periodo prolungato, il corallo non è in più in grado di sostenere le necessità delle microalghe, trasformando questa relazione in una situazione simile al parassitismo, costringendo il corallo stesso ad espellere le microalghe per tentare di diminuire i costi a livello energetico (Jinkerson et al., 2022).

3.3 Cause della perdita della simbiosi

Vi sono molteplici cause che portano alla perdita della simbiosi tra coralli e zooxantelle, tra le più impattanti vi sono la competizione con le macroalghe per la sopravvivenza, l'acidificazione degli oceani a cause dell'abbassamento del pH, l'aumento delle temperature ambientali, la denutrizione degli organismi coinvolti, l'eccessiva irradiazione luminosa e l'eccessiva radiazione ultravioletta.

3.3.1 Macroalghe

La diminuzione della copertura di corallo vivo è spesso accompagnata dalla proliferazione di macroalghe, con un conseguente aumento della competizione tra coralli e macroalghe per lo spazio disponibile. Le macroalghe possono influenzare negativamente i coralli e i loro microbiomi attraverso una serie di meccanismi fisici, chimici e microbici. Oltre alla prelazione spaziale, le macroalghe possono danneggiare fisicamente il corallo attraverso l'ombreggiamento, l'abrasione e l'aumento dei tassi di sedimentazione localizzata. In alcuni casi, le macroalghe possono produrre sostanze allelopatiche che possono causare lo sbiancamento e la mortalità dei tessuti dei coralli. Le interazioni chimiche tra coralli e macroalghe dipendono dal contatto diretto; infatti, le sostanze allelopatiche vengono stoccate sulla superficie algale sotto forma di materiale mucillaginoso, per cui l'efficienza di queste sostanze aumenta se avviene un contatto diretto tra corallo e macroalga, causando uno sbiancamento dei coralli e la riduzione della resa fotosintetica. Gli estratti di macroalghe danneggiano il tessuto dei coralli senza alterare le comunità microbiche dei coralli stessi. Nonostante questo, in presenza di queste sostanze, i microbiomi dei coralli presentano ugualmente una variazione nel numero e nella qualità. Ciò suggerisce che i cambiamenti nei microbiomi, quando entrano in contatto con macroalghe vive, sono probabilmente mediati dalla trasmissione di agenti patogeni, dimostrando come queste sostanze allelopatiche rendano i coralli più sensibili all'attacco di patogeni. La variazione dei microbiomi comporta una perdita importante per il corallo, perché questi sono attivamente coinvolti nel mantenimento e nel ripristino della salute dei coralli stessi in seguito ad un periodo di stress, comportando quindi un'incapacità nel recuperare lo stato di salute successivamente ad un fenomeno di sbiancamento (Fong et al., 2023).

3.3.2 Acidificazione degli oceani

Le microalghe che vivono in simbiosi con i coralli forniscono zuccheri al loro ospite digerendo le proprie pareti cellulari; infatti, il trasporto dei prodotti fotosintetici viene attuato attraverso la digestione della parete cellulare ad opera di appositi enzimi (cellulasi). L'ambiente dove si sviluppa la simbiosi (simbiosoma) rappresenta un distretto dove l'acidità è maggiore rispetto al resto del corallo. Una maggiore acidità comporta un maggior rilascio di zuccheri ed una sovraregolazione dei geni responsabili della produzione della cellulasi da parte dell'alga, dimostrando come in condizioni di maggior acidità le microalghe sono portate ad una maggior denaturazione della parete cellulare (Hambleton, 2023). A causa della continua acidificazione degli oceani l'alga rilascia nell'ambiente circostante gli zuccheri derivati dal processo fotosintetico, anche in assenza di un corallo ospite, modificandone anche la parete cellulare. Un pH basso non influenza solo il rilascio di zuccheri e la degradazione della parete, ma comporta anche una limitazione nella crescita algale e un calo significativo dell'attività fotosintetica. Questi aspetti potrebbero rendere più limitato il riconoscimento delle microalghe simbiotiche da parte del corallo, soprattutto per la degradazione della parete, ma potrebbero anche rendere le microalghe più sensibili all'attacco di patogeni, limitando quindi la possibilità di formazione dell'associazione simbiotica (Ishii et al., 2023).

3.3.3 Temperatura

L'aumento della temperatura ambientale, dovuto ad un continuo surriscaldamento globale, rappresenta il più impattante fattore che porta alla rottura della simbiosi tra coralli e zooxantelle. Il corallo ospite e i suoi simbiotici possono andare incontro a deterioramenti fisiologici e crescenti rischi di mortalità durante periodi di stress termico prolungato, accompagnati da un aumento della dimensione media delle cellule, probabilmente a causa dell'arresto del ciclo cellulare e da una diminuzione della fluorescenza della clorofilla, indicando una risposta di fotoacclimatazione. Oltre a questi aspetti lo stress termico causa anche l'aumento della produzione di specie reattive dell'ossigeno (ROS), causando danni ossidativi a vari componenti cellulari. A livello molecolare, i ROS danneggiano e ostacolano la riparazione della proteina D1 del fotosistema II (PSII), danneggiando la

membrana tilacoidale e alterando l'attività dell'enzima ribulosio 1,5-bifosfato carbossilasi/ossigenasi (Rubisco), portando a disturbi dell'attività fotosintetica e ad una disfunzione enzimatica. Per questo, per poter misurare lo stress termico che colpisce un determinato corallo bisogna tener conto delle dimensioni cellulari, della fluorescenza della clorofilla, delle prestazioni fotosintetiche e della produzione di ROS. L'aumento della temperatura danneggia l'apparato fotosintetico, portando ad un processo di fotoinibizione, ma comporta anche l'aumento della produzione di ROS; entrambi questi fattori possono portare all'apoptosi cellulare e causare l'interruzione della simbiosi. L'aumento delle dimensioni cellulari potrebbe essere correlato ad un'elevata richiesta di energia per l'acclimatazione che porterebbe all'arresto di altri processi cellulari. Lo stress termico danneggia il DNA e porta all'arresto del ciclo cellulare nelle cellule eucariotiche nei punti di controllo che regolano i tempi della progressione del ciclo cellulare stesso, con conseguente prevenzione della replicazione di modelli di DNA danneggiati che portano all'accumulo di cellule insolitamente grandi nella fase G1 (Amario et al., 2023).

L'aumento della temperatura può portare anche alla necrosi diretta (perdita di tessuto vivo), riduzione della calcificazione, aumento della porosità dello scheletro e perdita nel numero di polipi della colonia. Questi ulteriori aspetti sono correlati ad un aumento del metabolismo che, insieme ad una diminuzione del processo fotosintetico, portano a maggiori processi di respirazione. Necessitando di più risorse per poter contrastare l'aumento del metabolismo, il corallo intraprende un'alimentazione maggiormente eterotrofa, ma, a causa della perdita di polipi, questo sostentamento viene ostacolato, comportando una diminuzione della sopravvivenza del corallo stesso in determinate condizioni di stress termico prolungato. Inoltre, l'aumento della temperatura instaura un termoclino permanente che non permette il rimescolamento dei nutrienti nella colonna d'acqua, ostacolando ulteriormente l'alimentazione eterotrofa dei coralli. La necrosi del tessuto vivo porta i coralli ad essere maggiormente suscettibili all'attacco di patogeni, come ad esempio virioplankton del genere *Vibrione*, causando un aumento del tasso di sbiancamento delle colonie. Tutti questi aspetti sono estremamente specie-specifici, ovvero specie di coralli diverse possono rispondere in maniera molto diversa alle diverse condizioni ambientali, ma,

soprattutto negli ultimi decenni, questi eventi sono diventati sempre più frequenti, impedendo alle colonie dei coralli di avere tempo sufficiente per potersi riprendere dagli stress che hanno subito precedentemente (Carbonne et al., 2024). La colorazione di un corallo subisce delle variazioni nel corso dello stress termico, alterando le percentuali dei tre colori dominanti (chiaro, medio e scuro) (Fig.3). Secondo uno studio condotto da Li et al. 2023 queste variazioni possono essere suddivise in 5 fasi:

- Nella prima fase il colore scuro è dominante, mentre il colore medio e il colore chiaro sono rispettivamente il secondo e il terzo colore dominante; inoltre, il corallo è in uno stato di salute (Fig.4).
- Nella seconda fase la zona al centro del corallo diventa più chiara e il processo di perdita di tessuto vivo si diffonde lateralmente, inoltre, la percentuale di colore scuro ha iniziato a diminuire (Fig.5-6).
- Nella terza fase la percentuale di colore scuro ha continuato a diminuire e quella di colore chiaro ha cominciato ad aumentare. Il corallo è diventato più pallido, con conseguente esposizione dello scheletro (Fig.7).
- Nella quarta fase la percentuale di colore chiaro è diminuita, mentre quella di colore scuro è aumentata gradualmente, questo perché le macroalghe hanno iniziato a crescere gradualmente sulla superficie del corallo (Fig.8).
- Nella quinta fase la colorazione più scura è tornata ad essere la più dominante, rappresentando un'eccessiva proliferazione algale e la morte della colonia del corallo (Fig.9) (Li et al., 2023).

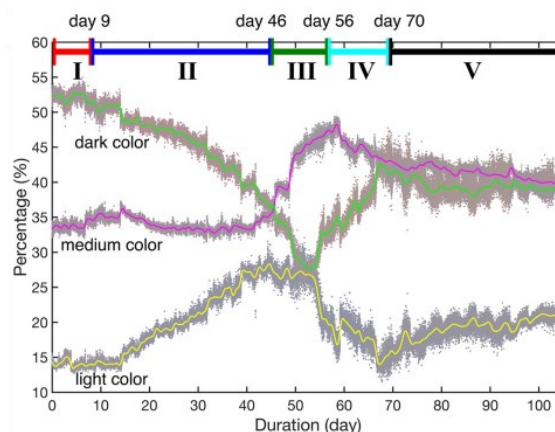


Figura 3. Alterazioni della colorazione con stress termico
(Li et al,2023)

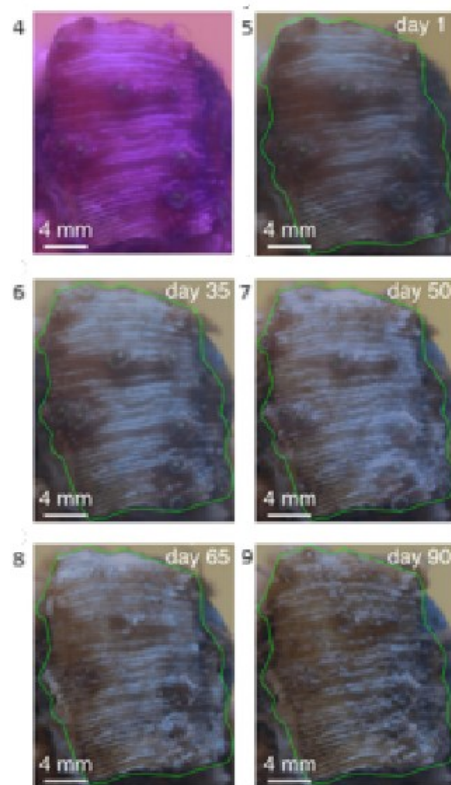


Figura 4. Colorazione dominata dal colore scuro

Figura 5-6. Colorazione chiara inizia a presentarsi

Figura 7. Colorazione chiara continua a propagarsi

Figura 8. Macroalghe iniziano a colonizzare il corallo

Figura 9. Eccessiva proliferazione algale e morte del corallo

(Li et al., 2023)

3.3.4 Denutrizione

Gli studi condotti sulla medusa del genere *Cassiopea* sono estremamente utili per poter modellizzare la situazione dei coralli in presenza di stress termico a livello dell'acquisizione di nutrienti e del loro stato alimentare. In presenza di un grave stress termico si può notare un aumento del catabolismo dell'ospite e un ridotto contributo delle alghe simbiotiche al metabolismo, creando uno stato di fame nell'ospite. Un grave stress termico può causare una limitazione energetica dell'ospite e un passaggio metabolico verso il catabolismo, portando ad un significativo esaurimento delle riserve di carbonio. Oltre ad un maggiore consumo di zuccheri e riserve lipidiche, il progressivo passaggio metabolico dall'anabolismo al catabolismo in condizioni di stress termico si riflette

direttamente anche nel metabolismo dell'azoto dell'olobionte. La diminuzione misurata nell'assimilazione netta di ammonio, accompagnata dalla diminuzione del contenuto proteico dell'ospite, indicano che l'ospite si è gradualmente spostato verso una degradazione catabolica delle riserve proteiche durante lo stress da calore. Il consumo catabolico della biomassa dell'ospite si riflette direttamente nel fenotipo e nel comportamento degli animali, che appaiono più deboli ed estremamente fragili alle varie condizioni esterne, comportando anche nei casi più estremi fenomeni di necrosi. Si ritiene che questo stato di fame sia dovuto al fatto che, in presenza di uno stress da calore, si presenti un ridotto contributo relativo dei fotosintati al metabolismo. La ridotta fissazione del carbonio fotosintetico e/o il maggior consumo catabolico del contenuto di carbonio dell'ospite comportano una maggiore ritenzione di fotosintati da parte delle microalghe, minando quindi i benefici ecologici derivati dall'ospitare alghe simbiotici per l'ospite cnidario e potrebbe di fatto trasformare la simbiosi in un ulteriore carico energetico. Per evitare che il carico energetico sia troppo elevato da sostenere per la sopravvivenza del corallo ospite, si riscontrano alcuni meccanismi di mitigazione dell'impatto energetico, come ad esempio l'espulsione di alcune microalghe simbiotici (Toullec et al., 2024).

3.3.5 Irradiazione luminosa

La combinazione di luce intensa e temperatura elevata fa sì che le zooxantelle rilascino più ossigeno dopo la fotosintesi rispetto all'ossigeno consumato durante la respirazione, il che implica che le alghe sono iperossiche quando irradiate. I livelli alti di ossigeno portano alla produzione di specie reattive dell'ossigeno, attraverso determinati processi fotochimici, provocando danni fotoossidativi ed interrompendo la relazione simbiotica. È stato dimostrato che la luce rappresenta il fattore principale che causa lo sbiancamento dei coralli, da sola o in combinazione con le alte temperature. Quando i coralli sono esposti a temperatura e luce elevate, si è riscontrato che la luce può causare danni al fotosistema II (PSII), mentre la temperatura inibisce la riparazione del PSII senza causare direttamente danni al fotosistema. Questi aspetti suggeriscono che una irradiazione luminosa intensa può, da sola, causare lo sbiancamento dei coralli anche in assenza di temperature elevate. Una forte irradiazione luminosa, quindi,

non porta solo ad una diminuzione dell'efficienza fotosintetica e allo sbiancamento dei coralli, ma inibisce anche la capacità immunitaria dell'olobionte, promuovendo l'attività di enzimi antiossidanti a discapito dell'attività di enzimi immunitari, rendendo il corallo più suscettibile all'attacco di patogeni (Jia et al., 2024).

3.3.6 Radiazione ultravioletta

È importante sottolineare che i raggi UV non agiscono in modo isolato e possono interagire con altri fattori ambientali concomitanti che influiscono sulla salute e sulla fisiologia dei coralli. I principali effetti che possono essere causati da un'eccessiva esposizione ad UV sono la distruzione o alterazione del DNA nell'ospite e nelle zooxantelle, l'aumento della produzione di specie reattive dell'ossigeno nelle zooxantelle che causano danni ossidativi sia all'ospite che ai simbionti, la diminuzione del contenuto di clorofilla e i danni all'apparato fotosintetico, portando a fenomeni di fotoinibizione. Si è scoperto che l'UVR aggrava in modo sinergico e additivo gli impatti negativi dello stress termico sulla fisiologia dei coralli; infatti, un'elevata esposizione ai raggi UV riduce la soglia dello sbiancamento termico, ovvero, i coralli si sbiancano a temperature più basse rispetto a coralli soggetti solo a stress termico. Inoltre, il tempo di recupero dallo sbiancamento aumenta esponenzialmente e si verifica più raramente. Il tasso di calcificazione diminuisce significativamente in caso di stress combinato di raggi UV elevati e alte temperature, oltre a causare danni alla componente microbica del corallo ospite. È stato dimostrato come sia il carburante pesante che il diesel, se combinati con i raggi UV, aumentano il tasso di mortalità e le deformità delle larve dei coralli, riducendo il successo della fecondazione dei gameti, la sopravvivenza dell'embrione, la sopravvivenza della larva planula e il successo della metamorfosi (Downie et al., 2024).

4. Impatto antropico

Le variazioni ambientali non sono le sole cause che possono portare a complicazioni nelle diverse simbiosi, soprattutto nella simbiosi tra coralli e zooxantelle, ma anche l'impatto antropico può influenzare il perdurare di queste simbiosi, che appaiono estremamente fragili e facili da perdere. L'impatto antropico si può presentare, ad esempio, con la dispersione di prodotti cosmetici (protezioni solari), microplastiche, metalli pesanti e idrocarburi, che, interagendo anche con le condizioni ambientali, possono peggiorare i fenomeni di sbiancamento e portare alla morte delle colonie di coralli.

4.1 Protezioni solari

Negli ultimi decenni, i filtri solari contenenti attivi organici o inorganici sono stati impiegati come agenti protettivi contro le radiazioni ultraviolette e la produzione e l'utilizzo sono aumentati nel mercato cosmetico su scale globale. Sebbene i filtri solari svolgano un ruolo essenziale nella protezione contro l'invecchiamento della pelle e contro gravi problemi di salute, possono ridurre la luce disponibile per gli organismi fotosintetici all'interno dell'ecosistema della barriera corallina. I filtri UV possono portare ad una maggior predisposizione alle infezioni virali ed eventi di sbiancamento, promuovendo la formazione di specie reattive dell'ossigeno (ROS), attraverso reazioni fotocatalitiche che hanno conseguenze negative sulla salute, e influenzando, inoltre, la distribuzione delle microalghe simbiotiche. Le protezioni solari formano sedimenti e si attaccano biologicamente alla superficie del corallo, e successivamente possono essere intrappolate o assorbite dagli organismi sotto forma di particelle. Questo aspetto è strettamente correlato alla diminuzione della densità delle zooxantelle, del contenuto di clorofilla, della fecondità, dell'attività fotosintetica e della crescita. Un altro aspetto delle protezioni solari è che possono portare ad una eccessiva secrezione di muco da parte dei coralli. Normalmente il muco prodotto rappresenta un importante meccanismo di autoprotezione da fenomeni di stress, ma, se prodotto in quantità eccessive, può causare la perdita di fonti di carbonio, energia e umidità, indebolendo la relazione simbiotica tra corallo e zooxantelle, che, rilasciando i simbionti attraverso processi di espulsione, inibisce la crescita e diminuisce il contenuto di umidità (Yuan et al., 2023).

4.2 Microplastiche

Le microplastiche (MP), definite come particelle di plastica inferiori a 5 mm, sono state identificate per la prima volta all'inizio del 21° secolo e sono presenti in sospensione nella colonna d'acqua degli ambienti marini. Le MP influenzano negativamente la salute dei coralli reprimendone la crescita, riducendo l'attività fotosintetica, alterando i profili dei metaboliti e aumentando la suscettibilità alla predazione, portando ad elevati livelli di stress ossidativo e apoptosi. Possono alterare i microbiomi associati ai coralli e interrompere i processi simbiotici, con conseguente mortalità dell'ospite; l'impatto può variare in base a diversi fattori, come la forma, la dimensione e il tipo di polimero di MP, la durata dell'esposizione e la tipologia di specie algale specifica coinvolta. La presenza di microplastiche può comportare anche danni alle microalghe simbiotici, sopprimendone la crescita algale, l'attività di disintossicazione, l'assorbimento dei nutrienti e la fotosintesi. Inoltre, gli impatti delle microplastiche sulle alghe possono peggiorare attraverso la formazione di eteroaggregazioni, ovvero formazioni di MP e cellule algali che potrebbe potenzialmente ridurre l'intensità della luce disponibile per le cellule algali, contribuendo al danno della clorofilla e alla limitazione dello scambio di energia e sostanze tra le alghe e il loro ambiente (Gao et al., 2024).

Le proprietà uniche delle microplastiche, come le dimensioni ridotte, l'idrofobicità e l'ampia superficie, consentono di accumulare metalli pesanti, antibiotici ed inquinanti persistenti nell'ambiente, che possono entrare nella catena alimentare e colpire gli organismi marini. Il rame, ad esempio, nonostante sia necessario per la crescita e lo sviluppo, a livelli elevati può essere estremamente dannoso, con conseguente aumento della mortalità, riduzione dei tassi di schiusa, ritardo della schiusa ed elevato stress ossidativo.

L'accumulo di microplastiche può essere attribuito al comportamento alimentare non selettivo dei coralli, trasformandole in ottimi trasportatori per diversi composti tossici. È stato osservato che i coralli, che presentavano tracce di composti tossici e microplastiche, presentavano una ridotta densità delle zooxantelle nei tessuti. L'ipotesi più plausibile è che questa riduzione potesse essere attribuita all'espulsione delle alghe simbiotiche dai tessuti dei coralli

mentre si eliminano le sostanze tossiche, interrompendo l'equilibrio della simbiosi (Chen et al., 2024).

4.3 Idrocarburi

Gli effetti degli idrocarburi, come il petrolio, possono essere diversi in base alla concentrazione a cui sono soggette le microalghe. Una bassa concentrazione può favorire la crescita algale, infatti gli idrocarburi vengono utilizzati come fonte di carbonio e azoto, dimostrando come le alghe possano adattarsi fisiologicamente per poterne sfruttare i componenti. Le microalghe, infatti, presentano un elevato potenziale nella purificazione dell'ambiente marino, ma che, ovviamente, viene meno quando le concentrazioni di inquinanti sono troppo elevate. Man mano che la dose tossica aumenta e il tempo di esposizione si prolunga, gli idrocarburi possono causare danni sostanziali alla proprietà fisiologiche e biochimiche delle cellule microalgali, inibendone la crescita e danneggiando la struttura della membrana cellulare. L'inibizione della fotosintesi delle microalghe da parte degli idrocarburi è causata principalmente dai danni recati alla membrana tilacoidale, dall'interruzione dell'equilibrio tra gli ioni della membrana cellulare e dell'interferenza con il trasferimento degli elettroni. Questo aspetto è legato ad un grave deterioramento dei processi a monte della fotosintesi, come l'assorbimento della luce e il danneggiamento di proteine associate al complesso di raccolta della luce, mentre i pigmenti non vengono influenzati (Lili et al., 2024).

4.4 È possibile ridurre l'impatto antropico?

L'impatto antropico, soprattutto negli ultimi decenni, rappresenta uno dei principali pericoli a cui sono soggette non solo le varie simbiosi esistenti, ma anche gli organismi facente parti di queste associazioni, compromettendone la capacità di sopravvivenza. Nonostante il pericolo dell'inquinamento sia in continuo aumento, lo sviluppo di teorie e nuovi materiali sempre più biodegradabili, permette di sperare in una rivalutazione più positiva delle condizioni ambientali future. Lo sviluppo di teorie, come la teoria "From Sea to Sea", introduce l'utilizzo di materiali derivanti dalle alghe per la produzione di composti idrostabili e degradabili, che presentano un impatto minimo rispetto ai composti attualmente utilizzati. L'idea di base è che una volta che questi composti

derivati da materiali marini entrano nell’oceano, si degraderebbero facilmente e si trasformerebbero in biomassa riutilizzabile dai vari organismi presenti (Fig.10). Le alghe presentano un tasso di crescita estremamente rapido e l’estrazione delle fibre di cellulosa non richiede trattamenti chimici eccessivi, rappresentando quindi un ottima fonte di cellulosa o polisaccaridi per la preparazione di pellicole biodegradabili. Tuttavia per poter arrivare ad una condizione dove l’impatto antropico non sia più impattante per l’ambiente o dove sia ridotto al minimo sono necessarie continui studi e ricerche, senza contare la necessita di una continua sensibilizzazione della popolazione per far conoscere i vari pericoli e le varie soluzioni associate a questi aspetti (Ni et al., 2024) (Bukhari et al., 2023).



Figura 10. Schema di riutilizzo dei materiali
(Ni et al., 2024)

5. Bibliografia

- Amario, M., Vilella, L.B., Jardim-Messeder, D., 2023. Physiological response of Symbiodiniaceae to thermal stress: Reactive oxygen species, photosynthesis, and relative cell size. PLOS ONE 18, 0284717. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0284717>
- Bukhari, N.T.M., Rawi, N.F.M., Hassan, N.A.A., 2023. Seaweed polysaccharide nanocomposite films: A review. Elsevier 245, 125486. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2023.125486>
- Carbonne, C., Comeau, S., Plichon, K., 2024. Response of two temperate scleractinian corals to projected ocean warming and marine heatwaves. *royalsocietypublishing* 11, 231683. <https://doi.org/10.1098/rsos.231683>
- Chen, Y.-T., Ding, D.-S., Lim, Y.C., 2024. Combined toxicity of microplastics and copper on *Goniopora* columns. Elsevier 345, 123515. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2024.123515>
- Downie, A.T., Cramp, R.L., Franklin, C.E., 2024. The interactive impacts of a constant reef stressor, ultraviolet radiation, with environmental stressors on coral physiology. Elsevier 907, 168066. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.168066>
- Fong, J., Yang, P.P.Y., Deignan, L.K., 2023. Chemically Mediated Interactions with Macroalgae Negatively Affect Coral Health but Induce Limited Changes in Coral Microbiomes. *microorganisms* 11, 2261. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11092261>
- Gao, B., Wang, Y., Long, C., 2024. Microplastics inhibit the growth of endosymbiotic *Symbiodinium tridacnidorum* by altering photosynthesis and bacterial community. Elsevier 346, 123603. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2024.123603>
- Giangrande Adriana, Gravina Maria Flavia, *Simbiosi Interazioni e associazioni fra organismi*, UTET libreria, Torino, 2000, 1. Ed., 278 p.
- Hambleton, E.A., 2023. How corals get their nutrients. *eLife* 12, 90916. <https://doi.org/10.7554/eLife.90916>
- Ishii, Y., Ishii, H., Kuroha, T., 2023. Environmental pH signals the release of monosaccharides from cell wall in coral symbiotic alga. *eLife* 12, 80628. <https://doi.org/10.7554/eLife.80628>
- Jia, S., Geng, X., Cai, Z., 2024. Comparison of physiological and transcriptome responses of corals to strong light and high temperature. Elsevier 273, 116143. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2024.116143>
- Jinkerson, R.E., Russo, J.A., Newkirk, C.R., 2022. Cnidarian-Symbiodiniaceae symbiosis establishment is independent of

photosynthesis. *Curr. Biol.* 32, 2402–2415.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.04.021>

- Li, S., Roger, L.M., Kumar, L., 2023. High-frequency imagery to capture coral tissue (*Montipora capricornis*) response to environmental stress, a pilot study. *PLOS ONE* 18, 0283042.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0283042>
- Lili, Y., Xia, W., Du, H., 2024. The toxic effects of petroleum pollutants to microalgae in marine environment. *Elsevier* 201, 116235.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2024.116235>
- Ni, H., Li, H., Hou, W., 2024. From sea to sea: Edible, hydrostable, and degradable straws based on seaweed-derived insoluble cellulose fibers and soluble polysaccharides. *Elsevier* 334, 122038.
<https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2024.122038>
- Toullec, G., Radecker, N., Pogoreutz, C., 2024. Host starvation and in hospite degradation of algal symbionts shape the heat stress response of the *Cassiopea*-Symbiodiniaceae symbiosis. *Microbiome* 12, 42. <https://doi.org/10.1186/s40168-023-01738-0>
- Tran, C., Rosenfield, G.R., Cleves, P.A., 2024. Photosynthesis and other factors affecting the establishment and maintenance of cnidarian–dinoflagellate symbiosis. *royalsocietypublishing* 379, 20230079.
<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c>
- Wiedenmann, J., D'angelo, C., Mardones, L.M., 2023. Reef-building corals farm and feed on their photosynthetic symbionts. *Nature* 620, 1018–1036. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06442-5>
- Yuan, S., Huang, J., Qian, W., 2023. Are Physical Sunscreens Safe for Marine Life? A Study on a Coral–Zooxanthellae Symbiotic System. *Environ. Sci. E Technol.* 57, 15846–15857.
<https://doi.org/10.1021/acs.est.3c04603>