

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 24 de mayo de 2024

Aceptado 17 de mayo de 2025

Publicado 24 de junio de 2025

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3487>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: fabian.rzaragoza@academicos.udg.mx

¹ Laboratorio de Microbiología, Instituto de Fisiología Celular, Departamento de Biología Celular y Molecular, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, 45110 Zapopan, Jalisco, México.

² OCEANUS A.C, 77086 Chetumal, Quintana Roo, México.

³ Laboratorio de Ecología, Conservación y Taxonomía (LEMITAX), Departamento de Ecología Aplicada, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, 45110 Zapopan, Jalisco, México.

Explorando los ensamblajes bacterianos de *Acropora cervicornis* en el Caribe mexicano

Joicye Hernández-Zulueta¹, Gabriela G Nava-Martínez², Miguel A García-Salgado², Fabián A Rodríguez-Zaragoza^{3*}

RESUMEN. Los ensamblajes de bacterias asociados a los corales desempeñan un papel vital en la nutrición, fisiología y salud de los hospederos. Por tanto, comprender esta microbiota es fundamental para dilucidar esta relación simbiótica. Este estudio caracterizó el ensamblaje bacteriano de *Acropora cervicornis* en 2 sitios del Caribe mexicano y analizó las funciones metabólicas putativas de los géneros bacterianos más abundantes en el tejido coralino, así como en el agua de mar y sedimentos circundantes. Los ensamblajes bacterianos se analizaron mediante la secuenciación masiva de alto rendimiento de la región hipervariable V4 del gen ARNr 16S y se compararon mediante análisis bioinformáticos. La microbiota bacteriana asociada al tejido de *A. cervicornis* fue similar entre los 2 sitios de estudio, pero difirió de las asociaciones del agua de mar y los sedimentos. Los géneros *Pseudomonas*, *Candidatus_Midichloria* y *Acinetobacter* predominaron en el tejido de *A. cervicornis*. *Enterobacter*, *Vibrio* y *Synechococcus* dominaron en el agua de mar, mientras que *Thiopfundum*, *Pleurocapsa* e *Ilumatobacter* fueron los más abundantes en los sedimentos. A pesar de la distancia geográfica, los ensamblajes bacterianos asociados con *A. cervicornis*, agua de mar y sedimentos fueron similares entre los sitios de muestreo, lo que indica estabilidad espacial. Además, los sustratos difirieron dentro de cada sitio; los géneros que contribuyeron en mayor medida a las diferencias entre los 3 sustratos fueron *Pseudomonas*, *Synechococcus*, *Thiopfundum*, *Owenweeksia*, *Pleurocapsa*, *Candidatus_Puniceispirillum*, *Candidatus_Midichloria* y *Rhodovibrio*. Las funciones metabólicas con mayor ocurrencia en los sustratos fueron la quimioheterotrofia aeróbica, la respiración del azufre y fijación del nitrógeno. Este estudio ha contribuido al conocimiento de la microbiota bacteriana asociada a corales acropóridos del Caribe mexicano.

Palabras clave: coral, bacterias, *Acropora*, microbioma, gen ARN 16S.

INTRODUCCIÓN

El metaorganismo coralino es una comunidad interespecífica (u holobionte) compuesta por el hospedero y la microbiota asociada (Rohwer et al. 2002, Voolstra y Ziegler 2020). La microbiota del coral incluye microorganismos de los dominios Eukarya, Bacteria y Archaea, así como virus (Rohwer et al. 2002, Bosch y McFall-Ngai 2011). Las bacterias desempeñan un papel vital en el funcionamiento de los arrecifes de coral (Hernández-Agreda et al. 2016, McDevitt-Irwin et al. 2017, Ostria-Hernández et al. 2022); contribuyen a la salud

y nutrición del coral (Kushmaro y Kramarsky-Winter 2004, Leite et al. 2018, Epstein et al. 2019), a la producción de metabolitos secundarios (Sharma et al. 2019) y a los ciclos biogeoquímicos (Vanwonterghem y Webster 2020). Además, las bacterias pueden desempeñar funciones comensales o patógenas (Peixoto et al. 2017). Algunos miembros del ensamblaje bacteriano favorecen el crecimiento, supervivencia y protección del coral frente a patógenos potenciales, aumentando la resiliencia del hospedero frente al estrés ambiental (Zaneveld et al. 2016, Peixoto et al. 2017, Sweet et al. 2017, Rosado et al. 2019).

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3487>

Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

La microbiota bacteriana asociada a los corales es dinámica, altamente diversa y abundante (Rodríguez-Lanetty et al. 2013, Shiu et al. 2017). Diversos factores influyen en la composición taxonómica y abundancia de la microbiota coralina, incluyendo la especificidad del hospedero (Littman et al. 2009, Carlos et al. 2013), el tipo de nicho de asociación (capa superficial mucopolisacárida, tejido o esqueleto) (Sweet et al. 2011, Hernández-Zulueta et al. 2016) y el entorno circundante (e.g., temperatura del agua de mar, pH y disponibilidad de nutrientes) (Bourne y Webster 2013, Dunphy et al. 2019). Además, la adaptación del coral a las condiciones ambientales se ve favorecida por la capacidad de reestructuración de su ensamblaje bacteriano asociado (Reshef et al. 2006, Ainsworth et al. 2015, Bourne et al. 2016). Por lo tanto, comprender los ensamblajes bacterianos asociados al coral es esencial para dilucidar su papel en la salud del holobionte.

El coral *Acropora cervicornis* es uno de los principales formadores de arrecifes someros con funciones como bioingeniero en la región del Caribe (Miller et al. 2002, Selwyn y Vollmer 2023), y es un contribuyente clave a la estructura, funcionamiento y resiliencia del arrecife de coral (Lirman et al. 2014, García-Urueña y Garzón-Machado 2020). En el mar Caribe, se ha observado una disminución drástica en la cobertura de corales acropóridos durante las últimas 3 décadas, atribuida principalmente a la aparición de enfermedades de origen microbiano (e.g., la enfermedad de la banda blanca y epidemia de viruela blanca) (Gignoux-Wolfsohn et al. 2012, Álvarez-Filip et al. 2022, Hernández-Zulueta et al. 2022). Sin embargo, ante la aparición de la enfermedad emergente de pérdida de tejido en corales pétreos, la estructura poblacional de los corales acropóridos en el Caribe ha permanecido estable (Precht et al. 2016, Álvarez-Filip et al. 2022). Por ello, existe una necesidad urgente de estudiar la composición del ensamblaje bacteriano en corales aparentemente sanos para dilucidar el papel de esta microbiota en la adaptabilidad y resistencia de estos organismos frente a cambios ambientales estresantes.

Pocos estudios se han realizado sobre la composición de los ensamblajes bacterianos asociados con *A. cervicornis*. Chu y Vollmer (2016) mostraron que la estructura de la microbiota bacteriana en *A. cervicornis* estaba influenciada por la variación estacional y no por la variación espacial en los arrecifes de Panamá. Por su parte, Godoy-Vitorino et al. (2017) encontraron que el ensamblaje microbiano de esta especie variaba según la profundidad a la que se tomaron las muestras. Gignoux-Wolfsohn et al. (2017) reportaron también que el desarrollo de la enfermedad de la banda blanca en *A. cervicornis* estuvo influenciado por el microbioma saludable preexistente del coral, el cual responde a la colonización de patógenos primarios y secundarios en distintas etapas de progresión de la enfermedad. Miller et al. (2020) encontraron que los ensamblajes microbianos de *A. cervicornis* en los viveros oceánicos de las Islas Caimán variaban entre corales con diferentes genotipos, mostrando la influencia de la genética poblacional del coral sobre su microbiota, su relevancia en la cría en viveros y su posible papel en la salud,

adaptabilidad y resiliencia. Recientemente, Klings et al. (2023) observaron una diversidad microbiana alta en colonias de *A. cervicornis* resistentes a enfermedades, lo que contribuye a su capacidad para resistir el enriquecimiento de nutrientes.

Estos resultados sugieren que un microbioma altamente diverso favorece la resistencia inicial de este coral. Dada la importancia de la microbiota bacteriana en corales, este estudio tuvo como objetivo caracterizar la composición taxonómica del ensamblaje bacteriano asociado a colonias aparentemente sanas de *A. cervicornis*, así como del agua de mar y sedimentos circundantes en 2 sitios del Caribe mexicano. En este trabajo se esperaba que la microbiota bacteriana exhibiera especificidad por especie entre las colonias de coral en ambos sitios, y que difiriera respecto a los sustratos circundantes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y trabajo de campo

El trabajo de campo se llevó a cabo en 2 sitios arrecifales del Caribe mexicano durante el verano de 2019 (Fig. 1): Arrecife Cancún (21°04'07"N, 86°45'53"O) y Arrecife La Poza, Xcalak (18°16'27"N, 87°49'42"O). La distancia entre ambos sitios es ~325 km. Se recolectaron 3 fragmentos aparentemente sanos de *A. cervicornis* a profundidades entre 3 y 6 m. Los fragmentos (~7 cm) se obtuvieron de distintas colonias y se almacenaron en bolsas plásticas estériles. Los fragmentos de coral fueron procesados con los criterios de Hernández-Zulueta et al. (2016). Además, recolectamos 1 L de agua de mar directamente sobre la colonia de coral y lo filtramos a través de filtros Sterivex con tamaño de poro de 0.22 µm (Millipore, Burlington, EE. UU.). Aproximadamente 10 g de sedimento fueron recolectados debajo de la colonia coralina con tubos Falcon estériles de 50 mL. Se obtuvieron 3 réplicas por cada tipo de sustrato (coral, agua de mar y sedimento) para obtener 9 muestras por sitio (18 en total). Las muestras fueron preservadas en etanol anhidro al 99% de pureza (Avantor, Radnor, EE. UU.) y almacenadas a -20 °C para su posterior extracción de ADN.

Extracción de ADN y secuenciación

El ADN total de las muestras de tejido de coral, sedimento y agua de mar (18 en total) fue extraído utilizando el kit MagMAX™ DNA Multi-Sample Ultra (ThermoFisher Scientific, Waltham, EE. UU.) y el KingFisher Duo Prime System (ThermoFisher Scientific). Un espectrofotómetro de microvolumen Genova Nano (Jenway, Gransmore Green, Reino Unido) y geles de agarosa al 1% se utilizaron para evaluar la calidad y cantidad del ADN. Las muestras de ADN triplicadas recolectadas de cada sustrato en los distintos sitios fueron agrupadas, resultando en 6 muestras que fueron procesadas en un carril de la celda de flujo MiSeq.

La amplificación del gen ARNr 16S fue realizada en el Laboratorio Nacional de Apoyo a Ciencias Genómicas,

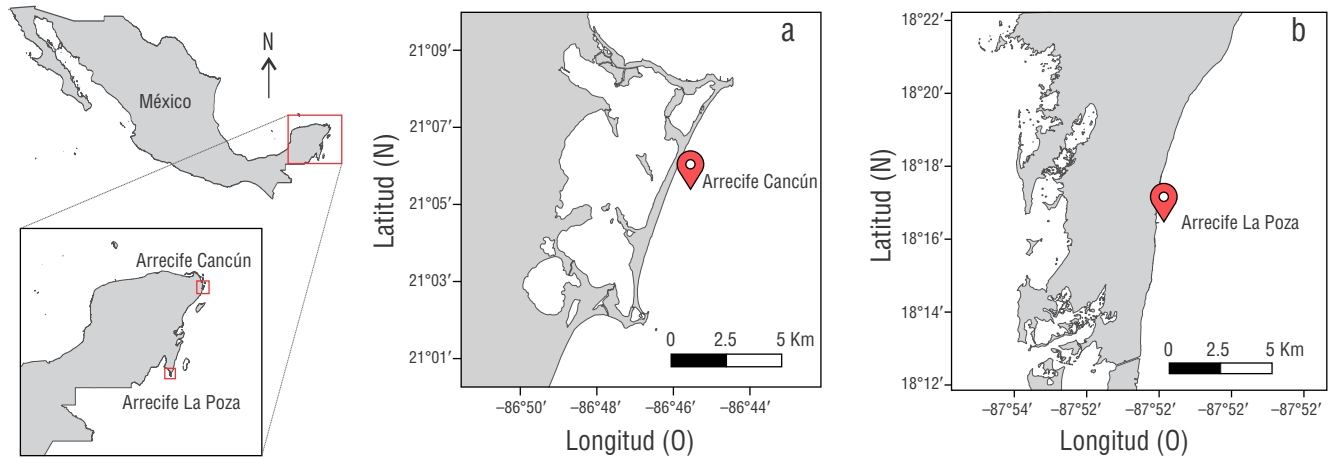


Figura 1. Área de estudio en el Caribe Mexicano. Sitios de muestreo: Arrecife Cancún en Cancún y Arrecife La Poza en Xcalak.

Unidad Universitaria de Secuenciación Masiva del Instituto de Biotecnología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Las muestras fueron cuantificadas con el kit Qubit dsDNA HS Assay (Invitrogen, Waltham, EE. UU.) antes del análisis de secuenciación. La región V4 del gen ARNr 16S fue amplificada con el protocolo de Illumina 16S Metagenomic Sequencing Library Preparation; se utilizaron los oligonucleótidos cebador directo 16S Amplicon PCR Forward Primer (5'-TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGTA-TAAGAGACAGCCTACGGGNGGCWGCAG-3') y cebador reverse 16S Amplicon PCR Reverse Primer (5'-GTCTCGTGGGCTCGGAGATGTGTATAAGAGACAGGACTACHVGGGTATCTAATCC-3') para la construcción de bibliotecas. La secuenciación se realizó en un equipo MiSeq (Illumina, San Diego, EE. UU.) con química V3 de 2×300 ciclos. Las lecturas depuradas fueron depositadas en el Sequence Read Archive (SRA) con el número de acceso PRJNA749734.

Análisis bioinformáticos y estadísticos

El ensamblaje y la reconstrucción de la longitud del fragmento secuenciado del gen 16S se realizó con el software FLASH v. 1.2.11 (Magoc y Salzberg 2011). Las Unidades Taxonómicas Operacionales (UTO) se definieron mediante un agrupamiento con un umbral de divergencia del 3% (97% de similitud). La clasificación taxonómica de las secuencias generadas se obtuvo con el programa Parallel-META v. 2.4.1 (Su et al. 2014) y Metaxa2 v. 2.1.1 (Bengtsson-Palme et al. 2018) utilizando la base de datos de (Escobar-Zepeda et al. 2018). Posteriormente, se generaron tablas por niveles taxonómicos, utilizando códigos (scripts) en Perl y R del Instituto de Biotecnología, UNAM. Todos los métodos y programas se aplicaron con los criterios establecidos por Escobar-Zepeda et al. (2018).

El esfuerzo de muestreo se evaluó mediante el método de rarefacción basado en muestras, contrastando la

riqueza observada de géneros bacterianos con la riqueza esperada, estimada con el estimador no paramétrico Chao 1 y 10,000 permutaciones (Clarke y Gorley 2006, Hernández-Zulueta et al. 2022). Este análisis tuvo un impacto positivo en el estudio, ya que consideró el nivel taxonómico de género como el más adecuado para el análisis ecológico, lo cual permitió estimar la representatividad de la riqueza observada de géneros bacterianos, a pesar de contar con una replicación reducida debido al agrupamiento de muestras. Además, se construyeron curvas de rango-abundancia para analizar los patrones de equidad del microbioma bacteriano en cada sustrato estudiado. Estas curvas mostraron los géneros bacterianos dominantes con el mayor número de secuencias.

La diversidad alfa bacteriana fue analizada para cada sustrato (i.e., tejido de coral, agua de mar y sedimento), estimando la riqueza (S), la diversidad de Shannon (H' , en decits) y la abundancia total (N), que correspondió al número total de secuencias por sustrato de géneros bacterianos. La variación en estas métricas de la comunidad fue evaluada con un diseño experimental bifactorial sin replicación y factores fijos:

$$Y = SU_i + SI_j + \varepsilon_{ij}, \quad (1)$$

donde Y es la matriz de métricas de la comunidad, SU_i es el factor sustrato con 3 niveles (tejido de coral, agua de mar y sedimento), SI_j es el factor sitio de muestreo con 2 niveles (Cancún y Xcalak) y ε_{ij} es el error acumulado. Los atributos de la comunidad (S , H' y N) fueron evaluados utilizando este diseño experimental mediante un análisis de varianza multidimensional permutacional de 2 vías (PERMANOVA), con factores cruzados sin replicación (i.e., un modelo aditivo sin interacción), realizado con datos normalizados (i.e., valores Z) y distancias euclidianas. La prueba general de PERMANOVA se evaluó con 10,000 permutaciones de los residuales con un modelo reducido y la suma de cuadrados tipo III. En contraste, debido a la baja replicación, se utilizó una prueba de Monte

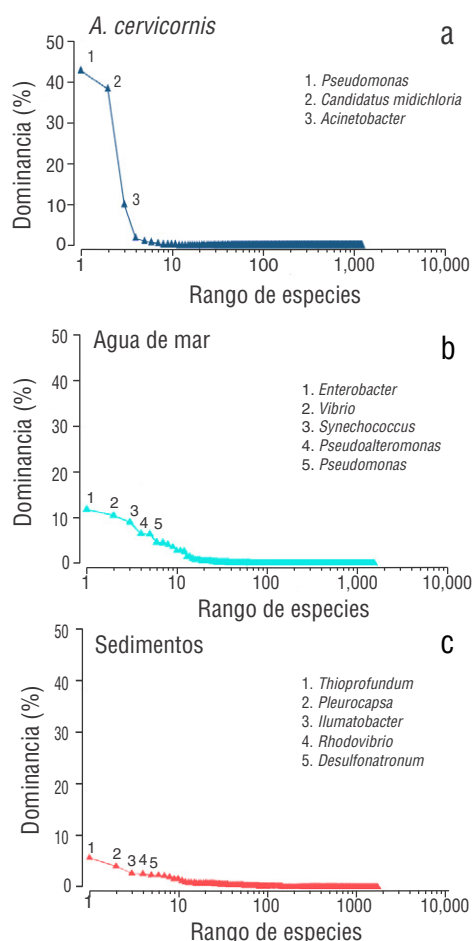


Figura 2. Curvas de rango y abundancia para los ensamblajes bacterianos según el sustrato analizado. Los triángulos azul, turquesa y coral representan los géneros bacterianos presentes en *Acropora cervicornis*, agua de mar y sedimentos, respectivamente.

Carlo (MC) para analizar la significancia de las comparaciones por pares.

Se construyó un análisis de coordenadas principales (PCO) para mostrar las relaciones de la diversidad alfa bacteriana por tipo de sustrato y sitio de muestreo. El ordenamiento PCO se realizó con base en el mismo coeficiente de semejanza y tratamiento de datos utilizados en el primer PERMANOVA. La contribución de los atributos de la comunidad (S , H' y N) se calculó mediante correlaciones múltiples y se representó en forma de vectores.

La diversidad beta (i.e., la composición y abundancia de géneros bacterianos) fue también evaluada con otro análisis PERMANOVA de 2 vías cruzado sin replicación. Este PERMANOVA se realizó con base en una matriz de similitud de Bray-Curtis, aplicando una transformación de raíz cuarta a los datos y el mismo procedimiento de significancia estadística que en el primer PERMANOVA. Se construyó un segundo ordenamiento PCO para evaluar las similitudes bacterianas entre los sustratos dentro de un mismo sitio de

muestreo. La contribución de los géneros bacterianos a la disimilitud promedio entre los sustratos estudiados se calculó con un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER). Los resultados del SIMPER se interpretaron con base en la metodología propuesta de Cáceres et al. (2020); se identificaron los géneros bacterianos que más favorecen las disimilitudes entre sustratos en términos de su frecuencia y contribución a las diferencias observadas. El ordenamiento PCO y la rutina SIMPER se realizaron con el mismo coeficiente de semejanza, tratamiento de datos y resultados obtenidos del segundo PERMANOVA. Las curvas de rango-abundancia, las métricas de comunidad (S , H' y N), los análisis PERMANOVA, los ordenamientos PCO y la rutina SIMPER se llevaron a cabo en el programa PRIMER v7 + PERMANOVA v. 1.01 (Anderson et al. 2008, Clarke y Gorley 2015).

Funciones metabólicas bacterianas

Las funciones metabólicas bacterianas putativas se identificaron a partir de la base de datos Functional Annotation of Prokaryotic Taxa v. 1.2.4 (FAPROTAX) (Louca et al. 2016, Louca et al. 2017), la cual contiene información de ~4,600 taxones, basada en datos de cepas cultivadas y literatura publicada con funciones verificadas para diversos grupos taxonómicos. Este estudio relacionó funciones metabólicas putativas únicamente para los géneros bacterianos más dominantes por sustrato (coral, sedimento y agua de mar circundante), con base en los resultados del análisis SIMPER. Para ello, se utilizó una matriz de datos binaria que registró la función metabólica de cada género bacteriano. Se construyó un gráfico de sombras, utilizando los géneros bacterianos más dominantes y sus funciones metabólicas. Los dendrogramas se elaboraron con el índice de similitud de Sørensen y el método de agrupamiento UPGMA para asociar los géneros bacterianos (modo R) con las funciones metabólicas (modo Q). Además, se aplicó una rutina de perfil de similitud (SIMPROF) con 10,000 permutaciones para identificar agrupamientos significativos dentro de los dendrogramas.

RESULTADOS

La secuenciación con Illumina produjo 3,209,260 secuencias de alta calidad provenientes del coral *A. cervicornis* y del agua de mar y sedimento circundantes. Estas secuencias correspondieron a 51 filos, 132 clases, 298 órdenes, 575 familias y 1,790 géneros bacterianos. Los resultados del análisis de rarefacción basado en muestras indicaron una representatividad promedio del 98.8% del esfuerzo de muestreo (es decir, riqueza observada de géneros bacterianos frente a la riqueza esperada [$\text{Chao } 1 = 1,811.5$ géneros]). Las familias más abundantes en los 3 sustratos fueron Pseudomonadaceae, Midichloriaceae, Enterobacteriaceae, Moraxellaceae, Vibrionaceae, Synechococcaceae, Pseudoalteromonadaceae, Thioalkalspiraceae y Xanthomonadaceae (Material suplementario 1; Fig. S1).

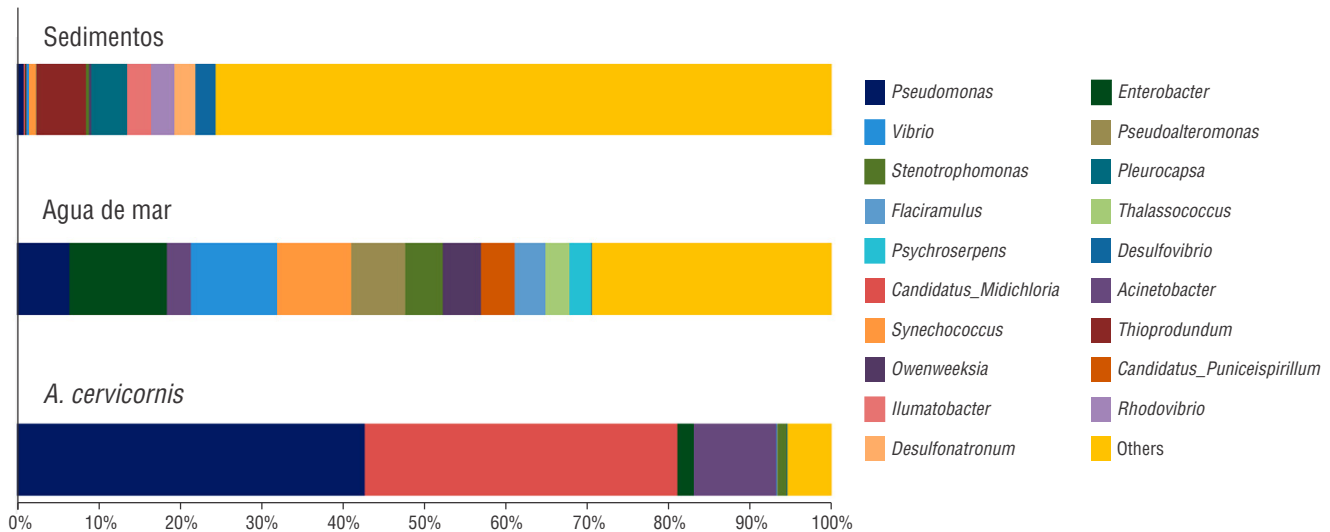


Figura 3. Géneros bacterianos dominantes asociados con *Acropora cervicornis*, agua de mar y sedimento de toda el área de estudio. Cada color representa un género bacteriano diferente en cada sustrato.

Las curvas de dominancia ordinaria revelaron diferencias en los patrones de dominancia y equitatividad de los diferentes géneros entre los sustratos. En este sentido, el tejido de *A. cervicornis* mostró una mayor dominancia de solo 2 géneros bacterianos (Fig. 2). En contraste, el agua de mar y los sedimentos presentaron una mayor equitatividad entre los taxones bacterianos (Fig. 2). En el tejido de *A. cervicornis*, el género *Pseudomonas* presentó la mayor abundancia relativa (45.2%), seguido por *Candidatus_Midichloria* (40.4%), *Acinetobacter* (10.7%), *Enterobacter* (2.1%) y *Stenotrophomonas* (1.1%) (Fig. 2 y 3). En el agua de mar, los géneros bacterianos más dominantes fueron *Enterobacter* (16.9%), *Vibrio* (14.9%), *Synechococcus* (12.9%), *Pseudoalteromonas* (9.3%) y *Pseudomonas* (9.1%), mientras que *Thiopseudomonas* (24.9%), *Pleurocapsa* (17.9%), *Ilumatobacter* (11.9%) y *Rhodovibrio* (11.6%) fueron los más dominantes en los sedimentos (Fig. 2 y 3).

A nivel de sitio, los géneros *Pseudomonas* (69.3%) y *Enterobacter* (4.1%) fueron dominantes en *A. cervicornis* en el Arrecife de Cancún, estos mismos géneros mostraron valores de abundancia relativa en el agua de mar de 31.1% (*Enterobacter*) y 14.9% (*Pseudomonas*). Otro género dominante en *A. cervicornis* fue *Acinetobacter* (19.9%). *Synechococcus* (22.7%) y *Stenotrophomonas* (11.9%) fueron dominantes en las muestras de agua de mar, mientras que *Thiopseudomonas* (7.9%), *Ilumatobacter* (4.3%) y *Pleurocapsa* (3.6%) lo fueron en los sedimentos (Fig. 4). En el Arrecife La Poza, *Candidatus_Midichloria* (72.7%) y *Pseudomonas* (18.2%) presentaron niveles altos de abundancia en *A. cervicornis*. Los sedimentos presentaron grandes cantidades de *Pleurocapsa* (6.5%), *Thiopseudomonas* (6.2%) y *Rhodovibrio* (4.9%). Los géneros dominantes en las muestras

de agua de mar fueron *Vibrio* (22.4%), *Pseudoalteromonas* (14.0%) y *Flavirhamulus* (7.5%) (Fig. 4).

En el análisis de diversidad alfa, los resultados del PERMANOVA mostraron que los atributos promedio de la comunidad (*S*, *N* y *H'*) fueron similares a nivel de sitios y sustratos (Tabla 1). Los valores más altos de *S* se observaron en los sedimentos y agua de mar. Se encontró un patrón similar con *H'*, que fue mayor en los sedimentos (5.40) que en el agua de mar (3.41) y en el tejido de *A. cervicornis* (1.10). El mayor valor de *N* se observó en los sedimentos (536,476), seguida del agua de mar (533,756) y el tejido de *A. cervicornis* (521,445) (Tabla 1). El ordenamiento PCO mostró que los valores más altos de *S* y *H'* estuvieron correlacionados con los sedimentos. En contraste, los valores más bajos de *S* y *H'* y valores intermedios de *N* se registraron en el coral *A. cervicornis*. Sin embargo, los atributos comunitarios de *S*, *H'* y *N* exhibieron valores intermedios en el agua de mar (Fig. 5).

Con respecto a la diversidad beta, el modelo PERMANOVA indicó que la composición y abundancia de los géneros bacterianos mostraron diferencias significativas solo en el factor sustrato, lo cual explicó un 60.7% de la variación total (Tabla 2). Sin embargo, las comparaciones por pares no pudieron identificar diferencias entre sustratos debido a la replicación baja de nuestro análisis. Los resultados mostraron también ausencia de variación espacial en la microbiota bacteriana. El ordenamiento PCO mostró que el tejido de coral y sedimentos fueron más disímiles en términos de ensamblaje bacteriano (Fig. 6). El agua de mar y el tejido de *A. cervicornis* presentaron también ensamblajes diferentes. Los resultados del análisis SIMPER identificaron que *Pseudomonas*, *Synechococcus*, *Thiopseudomonas*, *Owenweeksia*, *Pleurocapsa*, *Candidatus_Puniceispirillum*, *Candidatus_Midichloria* y *Rhodovibrio* fueron los géneros bacterianos que contribuyeron

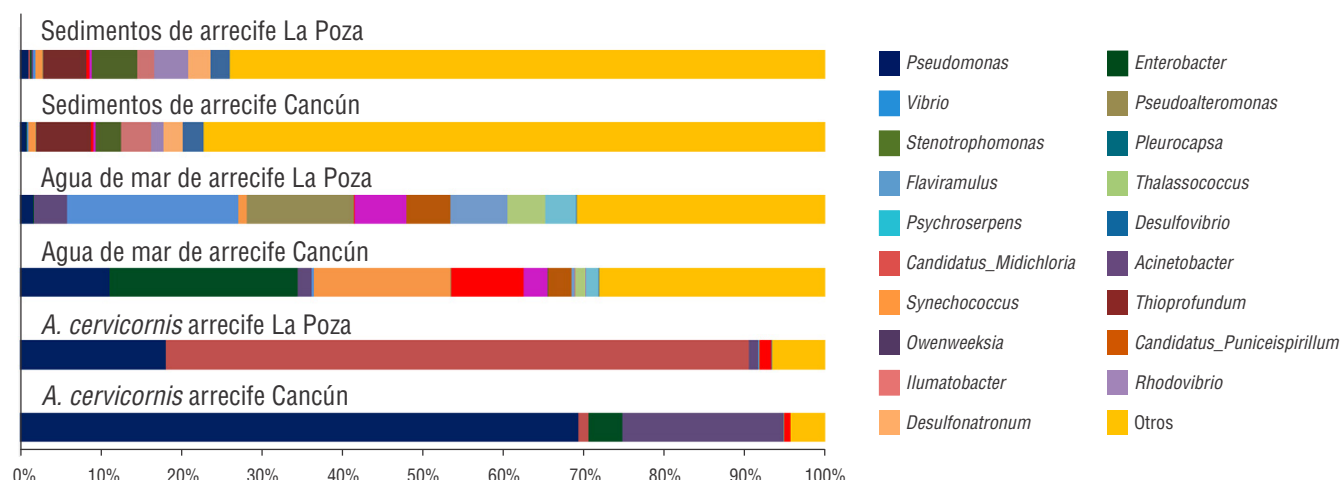


Figura 4. Géneros bacterianos dominantes asociados con *Acropora cervicornis*, agua de mar y sedimento por sitio. Cada color representa un género bacteriano diferente en cada sustrato.

principalmente a las disimilitudes promedio entre los sustratos (Material suplementario 1, Tabla S1).

Veinticinco categorías funcionales bacterianas putativas fueron asignadas a los 19 géneros seleccionados por análisis de dominancia y SIMPER. Las funciones metabólicas putativas con mayor proporción fueron quimioheterotrofia aerobia (AeCh) (84%), respiración de azufre (SuRe) (42%), fijación de nitrógeno (NiFi) (42%), parásitos de invertebrados (InvP) (37%), ureólisis (Ureo) (32%), reducción de nitratos (NiRed) (32%), celulólisis (Cell) (32%), fermentación (Ferm) (26%), parásitos o simbioses de animales (APoS) (26%), y las otras 16 categorías presentaron menor ocurrencia (Material suplementario 2, Tabla S2). Por otro lado, los géneros con más funciones putativas fueron *Pseudomonas* (11), seguido de *Enterobacter*, *Desulfovibrio* y *Synechococcus* (10); *Vibrio* (8), *Desulfonatronum* (7); *Candidatus_Midichloria* (6); *Acinetobacter*, *Thioprofundum*, *Stenotrophomonas* y *Psychroserpens* (5); y *Candidatus_Puniceispirillum*, *Owenweeksia* y *Pseudoalteromonas* (4). Los 5 géneros restantes (*Pleurocapsa*, *Flaviramulus*, *Illumatobacter*, *Thalassococcus* y *Rhodovibrio*) tuvieron menos de 4 funciones (Fig. 7; Material suplementario 2, Tabla S2). Las funciones metabólicas putativas identificadas en un solo género bacteriano fueron degradación de hidrocarburos (HyDe) y parásitos intracelulares (IncP) en *Candidatus_Midichloria*, así como respiración de hierro (IrRe) en *Synechococcus* (Fig. 7, Material suplementario 2, Tabla S2).

DISCUSIÓN

A pesar de la distancia geográfica entre los 2 sitios de muestreo en el Caribe Mexicano (~325 km), los corales presentaron composiciones similares de géneros bacterianos, lo que indica una especificidad bacteria-coral. Estudios previos han reportado una similitud en los ensamblajes

bacterianos de colonias de coral ubicadas a grandes distancias (Rohwer et al. 2001; Carlos et al. 2013; Hernández-Zulueta et al. 2016, 2022, 2023). En cuanto al agua de mar y los sedimentos, la especificidad bacteria-coral se observó en la prevalencia de géneros bacterianos específicos (*Pseudomonas*, *Candidatus_Midichloria* y *Acinetobacter*) en los corales. Aunque el género *Pseudomonas* fue el más abundante en *A. cervicornis* (45.2%), presentó valores más altos en el Arrecife de Cancún (69.3%) en comparación con el Arrecife La Poza en Xcalak (18.2%). Consideramos que las diferencias en la abundancia relativa de este género entre corales de ambos sitios podrían atribuirse a características locales, las cuales podrían incluir variables fisicoquímicas que, desafortunadamente, no fueron evaluadas en este estudio.

Sin embargo, existe información que respalda la idea de que ambos sitios arrecifales podrían haber tenido diferentes condiciones del agua de mar. Por ejemplo, Rodríguez-Muñoz (2020), en una evaluación del impacto del arribo y descomposición del sargazo sobre la calidad del agua en Xcalak entre julio y octubre de 2019, reportó una disminución en el oxígeno disuelto ($0.17 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) y el pH (7.84), junto con un aumento en las concentraciones de amonio ($1.27 \mu\text{M}$) y fosfato ($0.33 \mu\text{M}$). Estos hallazgos sugieren que el arribo de sargazo ha contribuido a la eutrofización de ecosistemas marinos costeros, como los arrecifes de coral, ya que los valores fisicoquímicos registrados se encuentran fuera de los rangos de referencia establecidos previamente para este sitio arrecifal en ausencia de sargazo (Rodríguez-Martínez et al. 2019). Sin embargo, Xcalak es un sitio arrecifal protegido con escasa población humana, una descarga baja de aguas residuales y poca actividad de embarcaciones (CONANP 2004). Por otro lado, Cejudo et al. (2021) analizaron las variaciones en los parámetros de calidad del agua en Cancún entre la temporada de lluvias (octubre de 2018) y temporada seca (junio de 2019). Su estudio reportó fluctuaciones en las concentraciones

Tabla 1. Resultados de los índices de diversidad ecológica de los sustratos y sitios de muestreo.

Sustratos	Sitio	Riqueza de género (<i>S</i>)	Abundancia (<i>N</i> , o número total de secuencias)	Diversidad de Shannon (<i>H'</i> , nats)
<i>Acropora cervicornis</i>	Cancún	821	480,814	1.1036
<i>Acropora cervicornis</i>	Xcalak	1,103	521,445	1.1534
Agua de mar	Cancún	1,420	533,756	3.2812
Agua de mar	Xcalak	1,277	514,756	3.4101
Sedimentos	Cancún	1,673	536,476	5.2995
Sedimentos	Xcalak	1,667	523,478	5.4017

de fosfato (0.4–19.8 μM), silicato (139–427 μM), clorofila *a* (0.8–6.6 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) y nitrógeno inorgánico disuelto (32–106 μM). Los resultados indicaron que las concentraciones de fosfato y nitrógeno inorgánico disuelto excedieron los límites permisibles para la protección de la vida acuática en zonas costeras (CE-CCA-001/89). Esta alteración podría atribuirse a la proximidad con zonas urbanas y a la intensa actividad turística de la región, lo cual podría afectar la calidad del agua marina de las áreas naturales protegidas adyacentes. Por lo tanto, estos estudios muestran que las condiciones del agua de mar de cada sitio arrecifal estudiado podrían ser diferentes, lo que respalda nuestra hipótesis de que la composición y abundancia de la microbiota de *A. cervicornis* están también influenciadas por efectos ambientales locales. No obstante, estas interpretaciones deben tomarse con cautela, ya que no contamos con réplicas para cada sustrato ni con un análisis detallado de las condiciones del agua de mar.

El género *Pseudomonas* mostró menores abundancias en el agua de mar y en los sedimentos. Las diferencias observadas entre los sustratos podrían estar relacionada con su función en cada uno de ellos; en los corales, algunos miembros de este género pueden producir compuestos con actividad antibacteriana contra patógenos del coral (Sabdon et al. 2015) y participar en el ciclo del azufre (Raina et al. 2010). Hernández-Zulueta et al. (2022) observaron el dominio de *Pseudomonas* en el coral *Acropora palmata*, tanto en colonias aparentemente sanas como en aquellas con enfermedad de la banda blanca tipo I (WBD-1). Estos autores demostraron también que la abundancia de *Pseudomonas* aumentaba en colonias enfermas, lo que sugiere un posible mecanismo de respuesta del coral frente a la enfermedad.

El género *Candidatus Midichloria*, que pertenece a la familia Midichloriaceae, fue también dominante en *A. cervicornis*. Varios estudios sobre Midichloriaceae han reportado abundancias altas en colonias aparentemente sanas de *A. cervicornis* (Casas et al. 2004, Miller et al. 2014, Godoy-Vitorino et al. 2017, Rosado et al. 2019). Sin embargo,

el papel de esta familia del orden Rickettsiales en el coral es difícil de dilucidar, ya que ha sido también asociada con enfermedades (Casas et al. 2004, Godoy-Vitorino et al. 2017, Shaver et al. 2017, Rosales et al. 2019, Gignoux-Wolfsohn et al. 2020).

El género *Acinetobacter* ha sido previamente reportado en *A. cervicornis* (Kalimutho et al. 2007, Godoy-Vitorino et al.

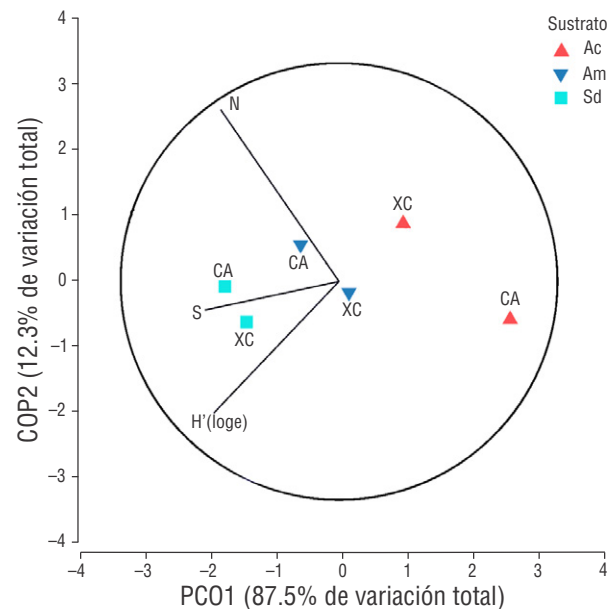
**Figura 5.** Ordenamiento del análisis de coordenadas principales (PCO) de la variación de los atributos de la comunidad (riqueza de géneros [*S*], abundancia [*N*] y diversidad de Shannon [*H'*]) según el tipo de sustrato y sitio de muestreo. Los vectores se realizaron utilizando una correlación múltiple. El círculo de correlación representa el rango de correlación de Pearson (–1 a 1). Códigos: Cancún (CA); Xcalak (XC); *Acropora cervicornis* (Ac); sedimentos (Sd); seawater (Sw).

Tabla 2. Resultados del PERMANOVA de dos vías cruzado sin replicación de los atributos de la comunidad (riqueza de géneros [S], abundancia [N], diversidad de Shannon [H']) y la composición y abundancia de géneros bacterianos entre sustratos y entre sitios de muestreo. Códigos: CV(%) es el porcentaje de la componente de variación; *P* es el valor *P*. Los valores $P \leq 0.05$ se muestran en negrita.

Fuente de variación	Atributos de la comunidad (diversidad alfa)			Composición y abundancia de géneros bacterianos (diversidad beta)		
	Pseudo- <i>F</i>	<i>P</i>	CV (%)	Pseudo- <i>F</i>	<i>P</i>	CV (%)
Sustratos	3.835	0.1562	54.4	5.7513	0.0466	60.7
Sitios	0.039	0.8887	0.0	0.7926	0.5068	0.0
Residuales			45.6			39.3

2017). En corales aparentemente sanos, otros estudios también han detectado una abundancia alta de este género (Chen et al. 2011, Carlos et al. 2013, Cai et al. 2018). Existe poca información sobre el papel de este género en el holobionte del coral, pero algunos estudios han sugerido que estos microorganismos están involucrados en el metabolismo de nutrientes del coral (i.e., carbono, nitrógeno y azufre) y en la desintoxicación del hospedero (Raina et al. 2010, Cai et al. 2018).

El género *Stenotrophomonas* también fue dominante en *A. cervicornis*; esto coincide con los resultados de Hernández-Zulueta et al. (2022), quienes reportaron su dominio en colonias aparentemente sanas de *A. palmata* en el Golfo de México y el Caribe Mexicano. Sin embargo, este género ha sido también detectado en corales enfermos (Cárdenas et al. 2012, Meyer et al. 2014) y en corales que habitan sitios relativamente perturbados con concentraciones altas de nutrientes (Lee et al. 2012). Asimismo, se ha reportado que algunas cepas marinas de *Stenotrophomonas* spp. pueden producir compuestos antimicrobianos (Romanenko et al. 2007) y degradar la quitina (Salas-Ovilla et al. 2019).

Este estudio mostró que el género *Enterobacter* fue más abundante en las muestras de agua de mar que en los corales. Se ha reportado que miembros de la familia Enterobacteriaceae son responsables de diversas enfermedades en corales tropicales (Daniels et al. 2015, Peixoto et al. 2017). Además, se han aislado cepas de este género con capacidad para exhibir actividad antibacteriana contra patógenos bacterianos clínicos y acuícolas (Gopi et al. 2012, Nursyirwani et al. 2018). En nuestro estudio, la mayoría de los géneros bacterianos dominantes han sido previamente asociados con enfermedades en corales. Esto podría deberse a que estos microorganismos forman parte de la microbiota bacteriana del coral, la cual, bajo condiciones de estrés ambiental severo y persistente, entra en disbiosis, lo que favorece un aumento en la abundancia y actividad metabólica de grupos bacterianos específicos debido al estado inmunocomprometido del coral (Cárdenas et al. 2012, Certner y Vollmer 2015, Pollock et al. 2016, Ziegler et al. 2016). Se ha encontrado que lo anterior

induce cambios significativos en el microbioma del coral, afectando directamente su fisiología y desencadenando enfermedades, síndromes y el blanqueamiento coralino (Zhou et al. 2020, Mohamed et al. 2023).

Nuestro estudio encontró que la estructura del ensamblaje bacteriano fue disímil entre el tejido de *A. cervicornis* y el agua de mar y sedimentos circundantes. Estas observaciones coinciden con las realizadas por Carlos et al. (2013), Beltrán et al. (2016) y Hernández-Zulueta et al. (2016), quienes mostraron también diferencias significativas en el microbioma bacteriano entre los corales y su entorno. Esto podría ser un indicio de que el sitio presenta un buen estado de conservación. Por

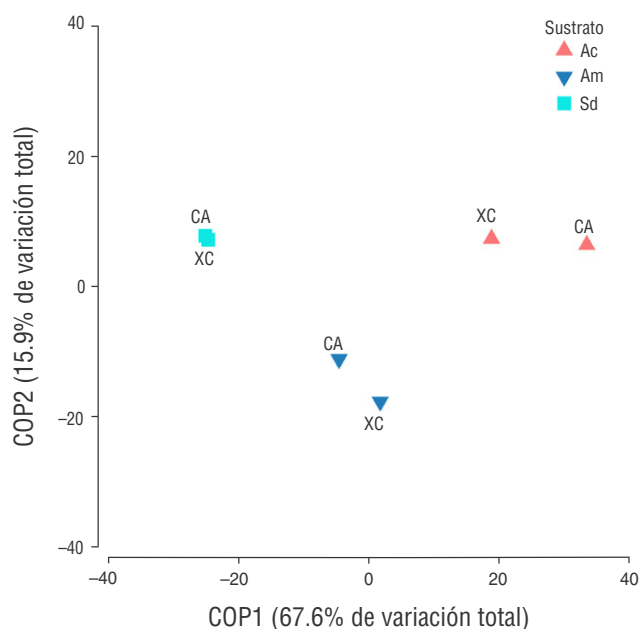


Figura 6. Ordenamiento del análisis de coordenadas principales (PCO) de los cambios en la composición y abundancia de los géneros bacterianos según el tipo de sustrato y sitio de muestreo. Códigos: Cancún (CA); Xcalak (XC); *Acropora cervicornis* (Ac); seawater (Am); sediments (Sd).

ejemplo, Hernández-Zulueta et al. (2016) encontraron que los sitios con mayor conservación y menor perturbación humana fueron responsables de las principales diferencias entre los sustratos estudiados. Sin embargo, en este trabajo no se evaluaron las variables fisicoquímicas en las localidades muestreadas; sugerimos que estudios futuros evalúen estas variables y su relación entre la especificidad espacial de los corales y el estado de conservación del sitio. Por otro lado, en el presente estudio consideramos que los ensamblajes bacterianos específicos observados en los corales pueden garantizar su capacidad para aclimatarse o adaptarse a cambios ambientales y a un estrés transitorio (Ziegler et al. 2017, Bang et al. 2018). Asimismo, esta microbiota puede desempeñar un papel clave en la salud del coral, ya que respalda su inmunidad (Reshef et al. 2006) y participa activamente en el ciclo de nutrientes (Gates y Ainsworth 2011). No obstante, Klings et al. (2023) encontraron que el bacterioma resiste algunos cambios en la estructura del ensamblaje bacteriano en el coral *A. cervicornis* que es resistente a enfermedades,

aunque éste puede verse considerablemente alterado tras una fuerte presión ambiental.

En este estudio, la diversidad bacteriana fue mayor en los sedimentos que en el tejido del coral y el agua de mar. Schöttner et al. (2012) y Carlos et al. (2013) encontraron también que los sedimentos presentaban mayor diversidad bacteriana que otros sustratos (por ejemplo, corales y agua de mar) en los arrecifes brasileños. Estos autores propusieron que los sedimentos representan un reservorio bacteriano capaz de colonizar las superficies de los corales. Bernasconi et al. (2019) señalaron que el agua de mar y los sedimentos son los principales proveedores de bacterias para los corales, debido a su ubicación en el bentos.

Desde una perspectiva metabólica, se observó que varias funciones metabólicas se repitieron en distintos géneros (*Pseudomonas*, *Synechococcus*, *Thiopropfundum*, *Owenweeksia*, *Pleurocapsa*, *Candidatus_Puniceispirillum*, *Candidatus_Midichloria* y *Rhodovibrio*), los cuales estuvieron presentes en los 3 sustratos, pero con variaciones en

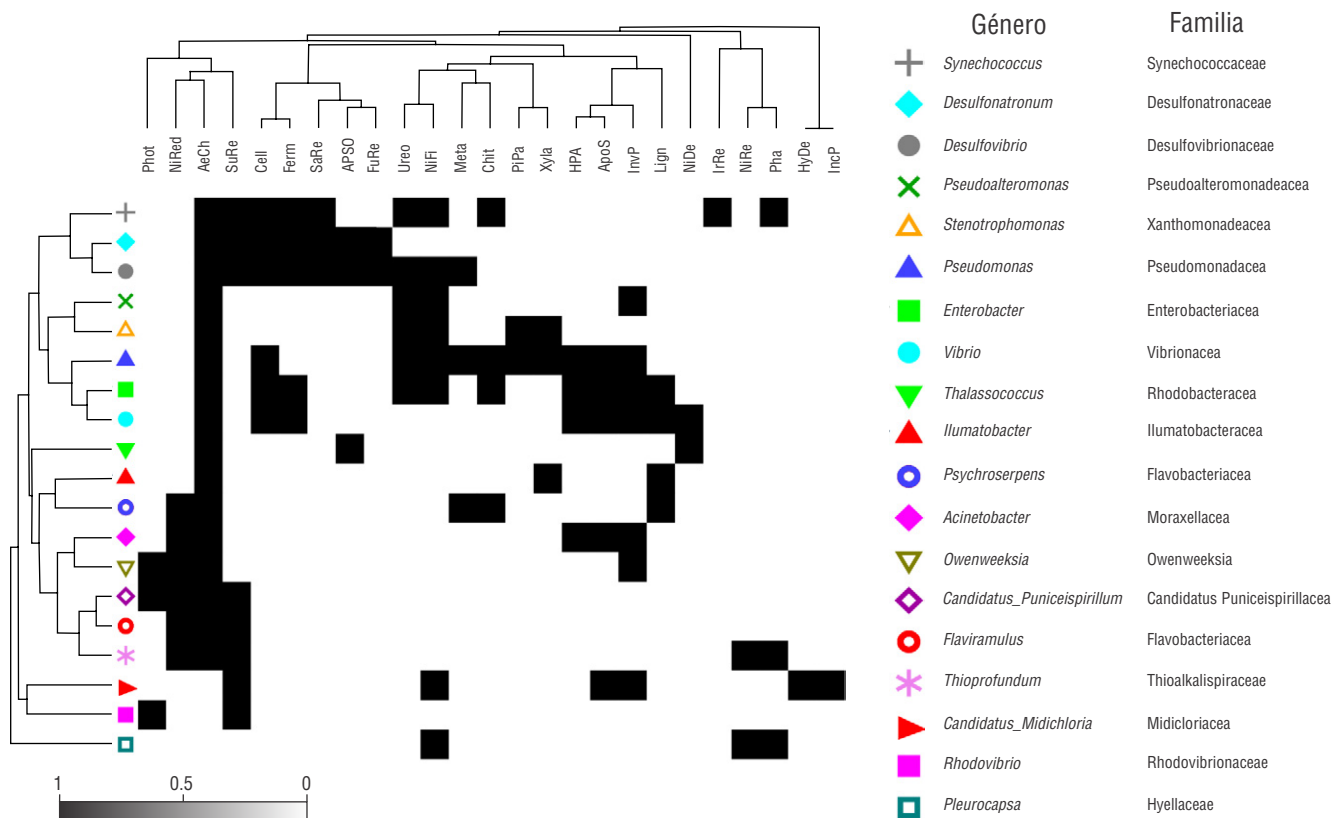


Figura 7. Gráfico de sombras de los géneros bacterianos dominantes y sus respectivas funciones metabólicas putativas. Códigos: Fotoheterotrofia (Phot); Reducción de nitrato (NiRed); Quimioheterotrofia aeróbica (AeCh); Respiración de azufre (SuRe); Celulosa (Cell); Fermentación (FERM); Respiración de sulfato (SaRe); Fotoautotrofia anoxigénica con oxidación de azufre (APSO); Respiración de fumarato (FuRe); Ureólisis (UreO); Fijación de nitrógeno (NiFi); Metanotrofia (Meta); Quitinolisis (Chit); Patógeno vegetal (PIPa); Xilanólisis (Xyla); Patógenos humanos en general (HPA); Parásitos o simbiontes animales (ApoS); Parásitos de invertebrados (InvP); Ligninolisis (Lign); Desnitrificación de nitrato (NiDe); Respiración de hierro (IrRe); Respiración de nitrato (NiRe); Fotoautotrofia (Pha); Degradación de hidrocarburos (HyDe); Parásitos intracelulares (IncP).

su abundancia relativa. Creemos que esto se debe a la diversidad alta y mayor redundancia funcional (i.e., la capacidad de una especie para compensar funcionalmente la pérdida de otra) (Eisenhauer et al. 2023), lo cual es crítico para el funcionamiento y resiliencia del ecosistema (Nyström 2006, Mori et al. 2013, Cárdenas et al. 2022). Esto podría sugerir que dicha redundancia permite al coral captar microorganismos de los sustratos circundantes para satisfacer las necesidades del holobionte. Por ejemplo, la prevalencia del género *Thioplofundum* ha sido previamente reportada en sedimentos del sureste del Golfo de México (Suárez-Moo et al. 2020). Este género, conocido por su capacidad para oxidar azufre (Takai et al. 2009), podría desempeñar un papel clave en el ciclo del azufre dentro de los sedimentos de arrecifes de coral. El género *Owenweeksia* ha sido reportado como una bacteria novedosa con capacidad de biorremediación de materia orgánica en agua de mar (Lau et al. 2005). Los géneros *Synechococcus* y *Pleurocapsa* cumplen papeles funcionales fundamentales en la fijación de nitrógeno en los ecosistemas arrecifales (Charpy et al. 2012). Meunier et al. (2019) encontraron que los corales expuestos a estrés térmico aumentaron su consumo de bacterias de este género (*Synechococcus*) presentes en el picoplancton, lo cual podría deberse a que estos microorganismos constituyen una fuente rica en nitrógeno (Berthelot et al. 2016). Choi et al. (2015) reportaron una cepa del género *Candidatus_Puniceispirillum* con la capacidad de producir sulfuro de dimetilo a partir de dimetilsulfoniopropionato, lo cual es relevante para el ciclo del azufre en los arrecifes de coral (Guibert et al. 2020). La presencia de *Rhodovibrio* ha sido reportada previamente en sedimentos subterráneos someros de las Salinas de Bonneville (McGonigle et al. 2019). De manera similar, Hernández-Zulueta et al. (2022) identificaron *Rhodovibrio* en los sedimentos circundantes de *A. palmata* en el Caribe mexicano. Sin embargo, aún se desconoce el papel que desempeña *Rhodovibrio* en este tipo de sustrato.

La quimioheterotrofia aerobia y SuRe fueron las funciones metabólicas putativas predominantes entre los 8 géneros bacterianos que más contribuyeron a la disimilitud entre sustratos. La prevalencia de bacterias quimioheterotróficas en corales ha sido también reportada previamente (Ostria-Hernández et al. 2022, Hernández-Zulueta et al. 2023); las bacterias heterotróficas apoyan la salud del coral y conducen el ciclo del carbono (Hu et al. 2022). Como se discutió anteriormente, también se ha informado que algunos miembros del ensamblaje bacteriano en tejidos coralinos participan en el metabolismo del azufre mediante la degradación del dimetilsulfoniopropionato (DMSP) en sulfuro de dimetilo (DMS), lo que sugiere que estos compuestos representan una fuente clave de nutrientes con un papel relevante en la salud del coral (Raina et al. 2009, Tandon et al. 2020). La fijación de nitrógeno, NiRed y NiRe fueron otras funciones metabólicas relevantes reportadas en este estudio. El suministro de nitrógeno a través del metabolismo microbiano, facilitado por cianobacterias y bacterias diazotróficas, constituye una fuente adicional de nitrógeno para los sistemas

coralinos (Sohm et al. 2011). Este proceso puede cubrir hasta el 10% de las necesidades de nitrógeno de las algas simbióticas (Cardini et al. 2015, Bednarz et al. 2019) y es crucial para la supervivencia y crecimiento de corales autotróficos (Pogoreutz et al. 2017, Li et al. 2023). Asimismo, como se mencionó previamente, algunos de los géneros reportados (*Pseudomonas*, *Enterobacter* y *Stenotrophomonas*) han sido asociados con enfermedades en corales (Meyer et al. 2014, Peixoto et al. 2017, Gignoux-Wolfsohn et al. 2020), lo que respalda la prevalencia de la función metabólica putativa InvP en el presente estudio.

CONCLUSIONES

Este estudio constituye el primer acercamiento para explorar el ensamblaje bacteriano asociado al coral *A. cervicornis* en el Caribe mexicano, donde la distancia geográfica entre los sitios muestreados no fue un factor significativo debido a que el ensamblaje bacteriano asociado al tejido de *A. cervicornis*, agua de mar y sedimentos reveló una especificidad de géneros bacterianos dominantes que indicó una estabilidad espacial. Estos géneros bacterianos dominantes fueron *Pseudomonas*, *Synechococcus*, *Thioplofundum*, *Owenweeksia*, *Pleurocapsa*, *Candidatus_Puniceispirillum*, *Candidatus_Midichloria* y *Rhodovibrio*. Asimismo, las funciones metabólicas más importantes en todos los sustratos y en los géneros bacterianos dominantes fueron AeCh aeróbica, SuRe y NiFi. Aunque este estudio produjo resultados relevantes, es importante mencionar que una de las limitaciones de este trabajo fue la pérdida de replicación debido a la mezcla de las muestras recolectadas de los sustratos. En estudios futuros, será importante considerar un aumento en el número de réplicas para evaluar la variación existente dentro de cada sitio y así fortalecer el análisis de datos. También es esencial considerar la variación temporal intra e interanual para evaluar si los géneros bacterianos dominantes cambian significativamente. Además, será necesario aumentar el número de muestras de sustrato y medir variables ambientales y de la estructura del hábitat adicionales para brindar un mejor soporte estadístico para comprender la distribución y los patrones espaciales de los ensamblajes bacterianos asociados al coral. Finalmente, los enfoques basados en cultivo podrían también proporcionar una visión más completa de los papeles funcionales de las bacterias asociadas a los corales.

Traducido al español por los autores.

DECLARACIONES FINLAES

Material suplementario

El material suplementario de este trabajo se puede descargar del siguiente enlace: <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarinas/article/view/3487/420421191> y

<https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarinas/article/view/3487/420421192>.

Agradecimientos

Queremos agradecer a Rodrigo García Uribe, Gabriela Vargas, Melissa Llanes López y Edgar Salvador Samos Falcón (Oceanus A.C.) por su apoyo durante el trabajo de campo, así como a María Evangelina Cisneros por su labor en el laboratorio. Además, se agradece la contribución de dos revisores anónimos y de los editores, quienes mejoraron la calidad de este trabajo.

Fondos

Esta investigación fue financiada en parte por OCEANUS A.C. (Convenio G-MX-0707200OCEANUS) gracias a una beca de The Nature Conservancy (TNC) para apoyar la recuperación del arrecife de coral de los Parques Nacionales de Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc. Asimismo, este estudio forma parte del proyecto Resiliencia de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), financiado por el Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD). Además, este estudio fue financiado por la Universidad de Guadalajara: proyectos P3E2019 y P3E2020 (bajo la supervisión de FARZ) y proyectos PRO-SNI2019 y PRO-SNI2020 (bajo la supervisión de FARZ y JHZ).

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no tener ningún conflicto de interés.

Contribuciones de los autores

Conceptualización: FARZ, JHZ; Depuración de datos: JHZ; Análisis formal: FARZ; Obtención de financiamiento: GGNM, MÁGS, FARZ, JHZ; Investigación: FARZ, JHZ; Metodología: FARZ, JHZ, GGNM, MÁGS; Administración del proyecto: GGNM, MÁGS, FARZ, JHZ; Recursos: FARZ, JHZ, GGNM, MÁGS; Software: FARZ, JHZ; Supervisión: FARZ, JHZ; Validación: FARZ, JHZ; Visualización: FARZ, JHZ, GGNM, MÁGS; Redacción – borrador original: FARZ, JHZ, GGNM, MÁGS; Redacción – revisión y edición: FARZ, JHZ. Todos los autores leyeron y aprobaron la versión final del manuscrito.

Disponibilidad de los datos

Los datos generados y analizados en el presente estudio están incluidos en el artículo. Las lecturas depuradas fueron depositadas en el SRA del NCBI (número de acceso PRJNA749734): <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/bioproject/?term=749734>.

Uso de herramientas de IA

Los autores no emplearon herramientas de inteligencia artificial en este trabajo.

REFERENCES

- Anderson MJ, Gorely RN, Clarke KR. 2008. PERMANOVA+Primer: Guide to software and statistical methods. Plymouth (United Kingdom): PRIMER-E. 214 p.
- Ainsworth TD, Krause L, Bridge T, Torda G, Raina JB, Zakrzewski M, Gates RD, Padilla-Gamiño JL, Spalding HL, Smith C, et al. 2015. The coral core microbiome identifies rare bacterial taxa as ubiquitous endosymbionts. *ISME J.* 9(10):2261-74. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.39>
- Alvarez-Filip L, González-Barrios FJ, Pérez-Cervantes E, Molina-Hernández A, Estrada-Saldívar N. 2022. Stony coral tissue loss disease decimated Caribbean coral populations and reshaped reef functionality. *Commun Biol.* 5:440. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03398-6>
- Bang C, Dagan T, Deines P, Dubilier N, Duschl WJ, Fraune S, Hentschel U, Hirt H, Hülter N, Lachnit T, 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>
- Bednarz VN, Van De Water J, Rabouille S, Maguer JF, Grover R, Ferrier-Pages C. 2019. Diazotrophic community and associated dinitrogen fixation within the temperate coral *Oculina patagonica*. *Environ Microbiol.* 21(1):480-495. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14480>
- Beltrán Y, Cerqueda-García D, Taş N, Thomé PE, Iglesias-Prieto R, Falcón LI. 2016. Microbial composition of biofilms associated with lithifying rubble of *Acropora palmata* branches. *FEMS Microbiol Ecol.* 92(1):fiv162. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiv162>
- Bernasconi R, Stat M, Koenders A, Paparini A, Bunce M, Huggett MJ. 2019. Establishment of coral-bacteria symbioses reveal changes in the core bacterial community with host ontogeny. *Front Microbiol.* 10:1529. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01529>
- Bengtsson-Palme J, Richardson RT, Meola M, Wurzbacher C, Tremblay ED, Thorell K, Kanger K, Eriksson KM, Bilodeau G J, Johnson RM, Hartmann M, Nilsson RH. 2018. Metaxa2 Database Builder: Enabling taxonomic identification from metagenomic or metabarcoding data using any genetic marker. *Bioinformatics.* 34(23):4027-4033. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty482>
- Berthelot H, Bonnet S, Grosso O, Cornet V, Barani A. 2016. Transfer of diazotroph-derived nitrogen towards non-diazotrophic planktonic communities: a comparative study between *Trichodesmium erythraeum*, *Crocospheera watsonii* and *Cyanothece* sp. *Biogeosciences.* 13:4005-4021. <https://doi.org/10.5194/bg-13-4005-2016>
- Bosch TCG, McFall-Ngai MJ. 2011. Metaorganisms as the new frontier. *Zoology.* 114:185-190. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2011.04.001>
- Bourne DG, Webster NS. 2013. Coral reef bacterial communities. In: Rosenberg E, DeLong EF, Lory S, Stackebrandt E, Thompson F. (eds.), *Prokaryotes*. Heidelberg (Germany): Springer-Verlag. p. 163-187. https://doi.org/10.1007/978-3-642-30123-0_48
- Bourne DG, Morrow KM, Webster NS. 2016. Insights into the coral microbiome: underpinning the health and resilience of reef

- ecosystems. *Annu Rev Microbiol.* 70:317-340.
<https://doi.org/10.1146/annurev-micro-102215-095440>
- Brocke HJ, Piltz B, Herz N, Abed RMM, Palinska KA, John U, den Haan J, de Beer D, Nugues, MM. 2018. Nitrogen fixation and diversity of benthic cyanobacterial mats on coral reefs in Curaçao. *Coral Reefs.* 37(3):861-874.
<https://doi.org/10.1007/s00338-018-1713-y>
- Cáceres I, Ibarra-García EC, Ortiz M, Ayón-Parente M, Rodríguez-Zaragoza FA. 2020. Effect of fisheries and benthic habitat on the ecological and functional diversity of fish at the Cayos Cochinos coral reefs (Honduras). *Mar Biodivers.* 50:9.
<https://doi.org/10.1007/s12526-019-01024-z>
- Cai L, Tian RM, Zhou G, Tong H, Wong YH, Zhang W, Chui APY, Xie JY, Qiu J-W, Ang PO, et al. 2018. Exploring coral microbiome assemblages in the South China Sea. *Sci Rep.* 8:2428.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-20515-w>
- Cárdenas A, Raina JB, Pogoreutz C, Räddecker N, Bougoure J, Guagliardo P, Pernice M, Voolstra CR. 2022. Greater functional diversity and redundancy of coral endolithic microbiomes align with lower coral bleaching susceptibility. *ISME J.* 16:2406-2420.
<https://doi.org/10.1038/s41396-022-01283-y>
- Cárdenas A, Rodriguez RLM, Pizarro V, Cadavid LF, Arévalo-Ferro C. 2012. Shifts in bacterial communities of two Caribbean reef-building coral species affected by white plague disease. *ISME J.* 6(3):502-512.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2011.123>
- Cardini U, Bednarz VN, Naumann MS, van Hoytema N, Rix L, Foster RA, Al-Rshaidat MM, Wild C. 2015. Functional significance of dinitrogen fixation in sustaining coral productivity under oligotrophic conditions. *Proc Biol Sci.* 282(1818):20152257.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2257>
- Carlos C, Torres TT, Ottoboni L. 2013. Bacterial communities and species-specific associations with the mucus of Brazilian coral species. *Sci Rep.* 3:1624.
<https://doi.org/10.1038/srep01624>
- Casas V, Kline DI, Wegley L, Yu Y, Breitbart M, Rohwer F. 2004. Widespread association of a Rickettsiales-like bacterium with reef-building corals. *Environ Microbiol.* 6(11):1137-1148.
<https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2004.00647.x>
- Cejudo E, Acosta-González G, Ortega-Camacho D, Ventura-Sánchez K. 2021. Water quality in natural protected areas in Cancun, Mexico: A historic perspective for decision makers. *Reg Stud Mar Sci.* 48:102035.
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.102035>
- Certner RH, Vollmer SV. 2015. Evidence for autoinduction and quorum sensing in white band disease-causing microbes on *Acropora cervicornis*. *Sci Rep.* 5:1-9.
- Charpy L, Casareto BE, Langlade MJ, Suzuki Y. 2012. Cyanobacteria in coral reef ecosystems: A review. *J Mar Biol.* 25971:1-9.
<https://doi.org/10.1155/2012/259571>
- Chen CP, Tseng CH, Chen CA, Tang SL. 2011. The dynamics of microbial partnerships in the coral *Isopora palifera*. *ISME J.* 5:728-740.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2010.151>
- Choi DH, Park KT, An SM, Lee K, Cho JC, Lee JH, Kim D, Jeon D, Noh JH. 2015. Pyrosequencing revealed SAR116 clade as dominant dddP-containing bacteria in oligotrophic NW Pacific Ocean. *PLoS One.* 10(1):e0116271.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116271>
- Chu ND, Vollmer SV. 2016. Caribbean corals house shared and host-specific microbial symbionts over time and space. *Environ Microbiol Rep.* 8:493-500.
<https://doi.org/10.1111/1758-2229.12412>
- Clarke KR, Gorley RN. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. Plymouth (United Kingdom): PRIMER-E. 190 p.
- Clarke KR, Gorley RN. 2015. PRIMER v7: User Manual/Tutorial. Plymouth (United Kingdom): PRIMER-E. 192 p.
- CONANP. 2004. Programa de manejo Parque Nacional Arrecifes de Xcalak. Jaras Impresores, Mexico. 162 p.
- Daniels CA, Baumgarten S, Yum LK, Michell CT, Bayer T, Arif C, Roder C, Weil E, Voolstra CR. 2015. Metatranscriptome analysis of the reef-building coral *Orbicella faveolata* indicates holobiont response to coral disease. *Front Mar Sci.* 2:62.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00062>
- Dunphy CM, Gouhier TC, Chu ND, Vollmer SV. 2019. Structure and stability of the coral microbiome in space and time. *Sci Rep.* 9:6785.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-43268-6>
- Eisenhauer N, Hines J, Maestre FT, Rilling MC. 2023. Reconsidering functional redundancy in biodiversity research. *Biodivers.* 2(9).
<https://doi.org/10.1038/s44185-023-00015-5>
- Epstein HE, Smith HA, Cantin NE, Mocellin VJL, Torda G, van Oppen MJH. 2019. Temporal Variation in the microbiome of *Acropora* coral species does not reflect seasonality. *Front Microbiol.* 10:1775.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01775>
- Escobar-Zepeda A, Gody-Lozano EE, Raggi L, Segovia L, Merino E, Gutiérrez-Ríos RM, Juárez K, Licea-Navarro AF, Pardo-López L, Sánchez-Flores A. 2018. Analysis of sequencing strategies and tools for taxonomic annotation: defining standards for progressive metagenomics. *Sci Rep.* 8:1203.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-30515-5>
- García-Urueña R, Garzón-Machado MA. 2020. Current status of *Acropora palmata* and *Acropora cervicornis* in the Colombian Caribbean: demography, coral cover and condition assessment. *Hydrobiologia.* 847:2141-2153.
<https://doi.org/10.1007/s10750-020-04238-6>
- Gates RD, Ainsworth TD. 2011. The nature and taxonomic composition of coral symbiomes as drivers of performance limits in scleractinian corals. *J Exp Mar Bio Ecol.* 408:94-101.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.07.029>
- Gignoux-Wolfsohn SA, Aronson FM, Vollmer SV. 2017. Complex interactions between potentially pathogenic, opportunistic, and resident bacteria emerge during infection on a reef-building coral. *FEMS Microbiol Ecol.* 93:fix080.
<https://doi.org/10.1093/femsec/fix080>
- Gignoux-Wolfsohn S, Marks C, Vollmer S. 2012. White Band Disease transmission in the threatened coral, *Acropora cervicornis*. *Sci Rep.* 2:804.
<https://doi.org/10.1038/srep00804>
- Gignoux-Wolfsohn SA, Precht WF, Peters EC, Gintert BE, Kaufman LS. 2020. Ecology, histopathology, and microbial ecology of a white-band disease outbreak in the threatened staghorn coral *Acropora cervicornis*. *Dis Aquat Organ.* 137:217-237.
<https://doi.org/10.3354/dao03441>
- Godoy-Vitorino F, Ruiz-Díaz CP, Rivera-Seda A, Ramírez-Lugo JS, Toledo-Hernández C. 2017. The microbial biosphere of the coral *Acropora cervicornis* in Northeastern Puerto Rico. *PeerJ* 5:e3717.
<https://doi.org/10.7717/peerj.3717>
- Gopi M, Kumaran S, Kumar TTA, Deivasigamani B, Alagappan K, Prasad SG. 2012. Antibacterial potential of sponge endosymbiotic marine *Enterobacter* at Kavaratti, Lakshadweep archipelago. *Asian Pac J Trop Med.* 5(2):142-146.
[https://doi.org/10.1016/S1995-7645\(12\)60013-3](https://doi.org/10.1016/S1995-7645(12)60013-3)
- Guibert I, Bourdreux F, Bonnard I, Pochon X, Dubousquet V, Raharivelomanana P, Berteaux-Lecellier V, Lecellier G. 2020. Dimethylsulfoniopropionate concentration in coral reef invertebrates varies according to species assemblages. *Sci Rep.* 10:9922.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-66290-5>
- Hernandez-Agreda A, Leggat W, Bongaerts P, Ainsworth TD. 2016. The microbial signature provides insight into the

- mechanistic basis of coral success across reef habitats. *mBio* 7:e00560-16.
<https://doi.org/10.1128/mbio.00560-16>
- Hernández-Zulueta J, Araya R, Vargas-Ponce O, Díaz-Pérez L, Rodríguez-Troncoso AP, Ceh J, Ríos-Jara E, Rodríguez-Zaragoza FA. 2016. First deep screening of bacterial assemblages associated with corals of the Tropical Eastern Pacific. *FEMS Microbiol Ecol*. 92(12):pii: fiw196.
<https://doi.org/10.1093/femsec/fiw196>
- Hernández-Zulueta J, Díaz-Pérez L, García-Maldonado JQ, Nava-Martínez GG, García-Salgado MÁ, Rodríguez-Zaragoza FA. 2022. Bacterial assemblages associated with *Acropora palmata* affected by white band disease in the Mexican region of the Caribbean and Gulf of Mexico. *J Sea Res*. 185:102230.
<https://doi.org/10.1016/j.seares.2022.102230>
- Hernández-Zulueta J, Díaz-Pérez L, Echeverría-Vega A, Nava-Martínez GG, García-Salgado MÁ, Rodríguez-Zaragoza FA. 2023. An Update of Knowledge of the Bacterial Assemblages Associated with the Mexican Caribbean Corals *Acropora palmata*, *Orbicella faveolata*, and *Porites porites*. *Diversity*. 15:964.
<https://doi.org/10.3390/d15090964>
- Hu X, Li X, He M, Long A, Xu J. 2022. Regulation of bacterial metabolic activities and community composition by temperature in a fringing coral reef. *J Geophys Res*. 127(11):e2022JC018823.
<https://doi.org/10.1029/2022JC018823>
- Kalimutho M, Ahmad A, Kassim Z. 2007. Isolation, characterization and identification of bacteria associated with mucus of *Acropora cervicornis* coral from Bidong island, Terengganu, Malaysia. *Malays J Sci*. 26(2):27-39.
- Klinges JG, Patel SH, Duke WC, Muller EM, Vega Thurber RL. 2023. Microbiomes of a disease-resistant genotype of *Acropora cervicornis* are resistant to acute, but not chronic, nutrient enrichment. *Sci Rep*. 13(1):3617.
<https://doi.org/10.1038/s41598-023-30615-x>
- Kushmaro A, Kramarsky-Winter E. 2004. Bacteria as a source of coral nutrition. In: Rosenberg E, Loya Y. (eds), *Coral Health and Disease*. New York (United States): Springer-Verlag. p. 231-241.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-06414-6_11
- Lau KWK, Ng CYM, Ren J, Lau SCL, Qian PY, Wong PK, Lau TC, Wu M. 2005. *Owenweeksia hongkongensis* gen. nov., sp. nov., a novel marine bacterium of the phylum 'Bacteroidetes'. *Int J Syst Evol Microbiol*. 55(Pt 3):1051-1057.
<https://doi.org/10.1099/ijs.0.63155-0>
- Lee OO, Yang J, Bougouffa S, Wang Y, Batang Z, Tian R, Al-Suwailem A, Qian PY. 2012. Spatial and species variations in bacterial communities associated with corals from the Red Sea as revealed by pyrosequencing. *Appl Environ Microbiol*. 78(20):7173-84.
<https://doi.org/10.1128/AEM.01111-12>
- Leite DCA, Salles JF, Calderon EN, Castro CB, Bianchini A, Marques JA, van Elsas JD, Peixoto RS. 2018. Coral bacterial-core abundance and network complexity as proxies for anthropogenic pollution. *Front Microbiol*. 9:833.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00833>
- Li M, Sheng H-X, Dai M, Kao S-J. 2023. Understanding nitrogen dynamics in coral holobionts: comprehensive review of processes, advancements, gaps, and future directions. *Front Mar Sci*. 10:1203399.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1203399>
- Lirman D, Schopmeyer S, Galvan V, Drury C, Baker AC, Baums IB. 2014. Growth dynamics of the threatened Caribbean staghorn coral *Acropora cervicornis*: influence of host genotype, symbiont identity, colony size, and environmental setting. *PLoS ONE* 9(9):e107253.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107253>
- Littman RA, Willis BL, Pfeffer C, Bourne DG. 2009. Diversities of coral associated bacteria differ with location, but not species, for three acroporid corals on the Great Barrier Reef. *FEMS Microbiol Ecol*. 68:152-163.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2009.00666.x>
- Louca S, Jacques SMS, Pires APF, Leal JS, González AL, Doebeli M, Farjalla VF. 2017. Functional structure of the bromeliad tank microbiome is strongly shaped by local geochemical conditions. *Environ Microbiol*. 19(8):3132-3151.
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.13788>
- Louca S, Jacques SMS, Pires APF, Leal JS, Srivastava DS, Parfrey LW, Doebeli M. 2016. High taxonomic variability despite stable functional structure across microbial communities. *Nat Ecol Evol*. 1(1):0015.
<https://doi.org/10.1038/s41559-016-0015>
- Magoc T, Salzberg SL. 2011. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies. *Bioinformatics* 27:2957-2963.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btr507>
- McDevitt-Irwin JM, Baum JK, Garren M, Vega Thurber RL. 2017. Responses of coral-associated bacterial communities to local and global stressors. *Front Mar Sci*. 4:262.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00262>
- McGonigle JM, Bernau JA, Bowen BB, Brazelton WJ. 2019. Robust archaeal and bacterial communities inhabit shallow subsurface sediments of the Bonneville Salt Flats. *mSphere*. 4(4):e00378-19.
<https://doi.org/10.1128/mSphere.00378-19>
- Meunier V, Bonnet S, Pernice M, Benavides M, Lorrain A, Grosso O, Lambert C, Houlbrèque F. 2019. Bleaching forces coral's heterotrophy on diazotrophs and *Synechococcus*. *ISME J*. 13(11):2882-2886.
<https://doi.org/10.1038/s41396-019-0456-2>
- Meyer JL, Paul VJ, Teplitski M. 2014. Community shifts in the surface microbiomes of the coral *Porites astreoides* with unusual lesions. *PLOS One*. 9(6):e100316.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100316>
- Miller MW, Bourque AS, Bohnsack JA. 2002. An analysis of the loss of acroporid corals at Looe Key, Florida, USA: 1983-2000. *Coral Reefs*. 21:179-182.
<https://doi.org/10.1007/s00338-002-0228-7>
- Miller N, Maneval P, Manfrino C, Frazer TK, Meyer JL. 2020. Spatial distribution of microbial communities among colonies and genotypes in nursery-reared *Acropora cervicornis*. *PeerJ* 8:e9635.
<https://doi.org/10.7717/peerj.9635>
- Miller MW, Lohr KE, Cameron CM, Williams DE, Peters EC. 2014. Disease dynamics and potential mitigation among restored and wild staghorn coral, *Acropora cervicornis*. *PeerJ*. 2:e541.
<https://doi.org/10.7717/peerj.541>
- Mohamed AR, Ochsenkühn MA, Kazlak AM, Moustafa A, Amin SA. 2023. The coral microbiome: towards an understanding of the molecular mechanisms of coral-microbiota interactions. *FEMS Microbiol Rev*. 47(2):fuad005.
<https://doi.org/10.1093/femsre/fuad005>
- Mori AS, Furukawa T, Sasaki T. 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biol Rev*. 88:349-364.
- Nursyirwani N, Feliatra F, Yoswaty D, Dinata RL. 2018. Activity of heterotrophic bacteria from marine area of Siak District against pathogenic bacteria. *IOP Conf Ser Earth Environ Sci*. 116:012047.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/116/1/012047>
- Nyström M. 2006. Redundancy and response diversity of functional groups: implications for the resilience of coral reefs. *Ambio*. 35:30-35.
- Ostria-Hernández ML, Hernández-Zulueta J, Vargas-Ponce O, Díaz-Pérez L, Araya R, Rodríguez-Troncoso AP, Ríos-Jara E, Rodríguez-Zaragoza FA. 2022. Core microbiome of corals

- Pocillopora damicornis* and *Pocillopora verrucosa* in the northeastern tropical Pacific. *Mar Ecol.* 43:e12729. <https://doi.org/10.1111/maec.12729>
- Peixoto RS, Rosado PM, Leite DCA, Rosado AS, Bourne DG. 2017. Beneficial Microorganisms for Corals (BMC): Proposed Mechanisms for Coral Health and Resilience. *Front Microbiol.* 8:16. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00341>
- Pogoreutz C, Radecker N, Cardenas A, Gardes A, Wild C, Voolstra CR. 2017. Nitrogen fixation aligns with nifH abundance and expression in two coral trophic functional groups. *Front Microbiol.* 8:1187. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01187>
- Pollock FJ, Wada N, Torda G, Willis BL, Bourne DG. 2016. White Syndrome-Affected Corals Have a Distinct Microbiome at Disease Lesion Fronts. *Appl Environ Microbiol.* 83(2):e02799-16. <https://doi.org/10.1128/AEM.02799-16>
- Precht WF, Gintert BE, Robbart ML, Fura R, van Woesik R. 2016. Unprecedented disease-related coral mortality in southeastern Florida. *Sci Rep.* 6:31374. <https://doi.org/10.1038/srep31374>
- Raina JB, Dinsdale EA, Willis BL, Bourne DG. 2010. Do the organic sulfur compounds DMSP and DMS drive coral microbial associations? *Trends Microbiol.* 18:101-108. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2009.12.002>
- Raina JB, Tapiolas D, Willis BL, Bourne DG. 2009. Coral-associated bacteria and their role in the biogeochemical cycling of sulfur. *Appl Environ Microbiol.* 75(11):3492-501. <https://doi.org/10.1128/AEM.02567-08>
- Reshef L, Koren O, Loya Y, Zilber-Rosenberg I, Rosenberg E. 2006. The coral probiotic hypothesis. *Environ Microbiol.* 8:2067-2073.
- Rodríguez-Lanetty M, Granados-Cifuentes C, Barberan A, Bellantuono AJ, Bastidas C. 2013. Ecological inferences from a deep screening of the complex bacterial consortia associated with the coral, *Porites astreoides*. *Mol Ecol.* 22(16):4349-4362. <https://doi.org/10.1111/mec.12392>
- Rodríguez-Martínez RE, Medina-Valmaseda AE, Blanchon P, Monroy-Velázquez LV, Almazán-Becerril A, Delgado-Pech P, Vásquez-Yeomans L, Francisco V, García-Rivas MC. 2019. Faunal mortality associated with massive bleaching and decomposition of pelagic Sargassum. *Mar Pollut Bull.* 146:201-205.
- Rodríguez-Muñoz R. 2020. Evaluación del efecto del sargazo pelágico en la calidad del agua de la laguna arrecifal de tres sitios del Caribe mexicano [Msc thesis]. [México]: Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional. 90 p.
- Rohwer F, Breitbart M, Jara J, Azam F, Knowlton N. 2001. Diversity of bacteria associated with the Caribbean coral *Monasteria franksi*. *Coral Reefs.* 20:85-91. <https://doi.org/10.1007/s003380100138>
- Rohwer F, Seguritan V, Azam F, Knowlton N. 2002. Diversity and distribution of coral-associated bacteria. *Mar Ecol Prog Ser.* 243:1-10. <https://doi.org/10.3354/meps243001>
- Romanenko LA, Uchino M, Tanaka N, Frolova GM, Slinkina NN, Mikhailov VV. 2007. Occurrence and antagonistic potential of *Stenotrophomonas* strains isolated from deep-sea invertebrates. *Arch Microbiol.* 189:337-344. <https://doi.org/10.1007/s00203-007-0324-8>
- Rosado PM, Leite DCA, Duarte GAS, Chaloub RM, Jospin G, Nunes da Rocha U, Saraiva J, Dini-Andreote F, Eisen JA, Bourne DG, et al. 2019. Marine probiotics: increasing coral resistance to bleaching through microbiome manipulation. *ISME J.* 13:921-936. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0323-6>
- Rosales SM, Miller MW, Williams DE, Traylor-Knowles N, Young B, Serrano XM. 2019. Microbiome differences in disease-resistant vs. susceptible *Acropora* corals subjected to disease challenge assays. *Sci Rep.* 9(1):18279. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54855-y>
- Sabdon A, Sawonua PH, DwiKartika AG, Amelia JM, Radjasa OK. 2015. Coral diseases in Panjang Island, Java Sea: Diversity of anti-pathogenic bacterial coral symbionts. *Procedia Chem.* 14:15-21. <https://doi.org/10.1016/j.proche.2015.03.004>
- Salas-Ovillo R, Gálvez-López D, Vázquez-Ovando A, Salvador-Figueroa M, Rosas-Quijano R. 2019. Isolation and identification of marine strains of *Stenotrophomonas maltophilia* with high chitinolytic activity. *PeerJ.* 7:e6102. <https://doi.org/10.7717/peerj.6102>
- Selwyn JD, Vollmer SV. 2023. Whole genome assembly and annotation of the endangered Caribbean coral *Acropora cervicornis*. G3 (Bethesda). 13(12):jkad232. <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkad232>
- Schöttner S, Wild C, Hoffmann F, Boetius A, Ramette A. 2012. Spatial scales of bacterial diversity in cold-water coral reef ecosystems. *PLOS One.* 7:e32093. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032093>
- Sharma AR, Zhou T, Harunari E, Oku N, Trianto A, Igarashi Y. 2019. Labrenzbactin from a coral associated bacterium *Labrenzia* sp. *J Antibiot.* 72:634-639. <https://doi.org/10.1038/s41429-019-0192-x>
- Shaver EC, Shantz AA, McMinds R, Burkepile DE, Vega-Thurber RL, Silliman BR. 2017. Effects of predation and nutrient enrichment on the success and microbiome of a foundational coral. *Ecology.* 98:830-839. <https://doi.org/10.1002/ecy.1709>
- Shiu JH, Keshavmurthy S, Chiang PW, Chen HJ, Lou SP, Tseng CH, Hsieh JH, Chen CA, Tang SL. 2017. Dynamics of coral-associated bacterial communities acclimated to temperature stress based on recent thermal history. *Sci Rep.* 7(1):14933. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14927-3>
- Sohm JA, Webb EA, Capone DG. 2011. Emerging patterns of marine nitrogen fixation. *Nat Rev Microbiol.* 9(7):499-508. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2594>
- Su X, Pan W, Song B, Xu J, Ning K. 2014. Parallel-META 2.0: Enhanced metagenomic data analysis with functional annotation, high performance computing and advanced visualization. *PLoS ONE.* 9(3):e89323. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089323>
- Suárez-Moo P, Lamelas A, García-Bautista I, Barahona-Pérez LF, Sandoval-Flores G, Valdes-Lozano D, Toledano-Thompson T, Polanco-Lugo E, Valdez-Ojeda R. 2020. Characterization of sediment microbial communities at two sites with low hydrocarbon pollution in the southeast Gulf of Mexico. *PeerJ.* 8:e10339. <https://doi.org/10.7717/peerj.10339>
- Sweet MJ, Croquer A, Bythell JC. 2011. Bacterial assemblages differ between compartments within the coral holobiont. *Coral Reefs.* 30:39-52. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0695-1>
- Sweet MJ, Brown BE, Dunne RP, Singleton I, Bulling M. 2017. Evidence for rapid, tide-related shifts in the microbiome of the coral *Coelastrea aspera*. *Coral Reefs.* 36:815-828.
- Takai K, Miyazaki M, Hirayama H, Nakagawa S, Querellou J, Godfroy A. 2009. Isolation and physiological characterization of two novel, piezophilic, thermophilic chemolithoautotrophs from a deep-sea hydrothermal vent chimney. *Environ Microbiol.* 11:1983-1997. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.01921.x>
- Tandon K, Lu CY, Chiang PW, Wada N, Yang SH, Chan YF, Chen PY, Chang HY, Chiou YJ, Chou MS, et al. 2020. Comparative genomics: Dominant coral-bacterium *Endozoicomonas acroporae* metabolizes dimethylsulfoniopropionate (DMSP).

- ISME J. 14(5):1290-1303.
<https://doi.org/10.1038/s41396-020-0610-x>
- Vanwonderghem I, Webster NS. 2020. Coral reef microorganisms in a changing climate. *iScience* 23(4):100972.
<https://doi.org/10.1016/j.isci.2020.100972>
- Voolstra CR, Ziegler M. 2020. Adapting with microbial help: microbiome flexibility facilitates rapid responses to environmental change. *Bioessays*. 42(7):e2000004.
<https://doi.org/10.1002/bies.202000004>
- Zaneveld JR, Burkepille DE, Shantz AA, Pritchard CE, McMinds R, Payet JP, Welsh R, Correa AMS, Lemoine NP, Rosales S, et al. 2016. Overfishing and nutrient pollution interact with temperature to disrupt coral reefs down to microbial scales. *Nat Commun*. 7:11833.
<https://doi.org/10.1038/ncomms11833>
- Zhou J, Lin ZJ, Cai ZH, Zeng YH, Zhu JM, Du XP. 2020. Opportunistic bacteria use quorum sensing to disturb coral symbiotic communities and mediate the occurrence of coral bleaching. *Environ Microbiol*. 22(5):1944-1962.
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.15009>
- Ziegler M, Roik A, Porter A, Zubier K, Mudarris MS, Ormond R, Voolstra CR. 2016. Coral microbial community dynamics in response to anthropogenic impacts near a major city in the central Red Sea. *Mar Pollut Bull*. 105(2):629-40.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.12.045>
- Ziegler M, Seneca FO, Yum LK, Palumbi SR, Voolstra CR. 2017. Bacterial community dynamics are linked to patterns of coral heat tolerance. *Nat Commun*. 8:14213.
<https://doi.org/10.1038/ncomms14213>

Este artículo forma parte de un número especial de *Ciencias Marinas* que comprende artículos seleccionados del "XII Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos y III Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos" de 2024 celebrado en Ensenada, Baja California, México.

