



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Escuela Nacional de Estudios Superiores,
Unidad Morelia

LICENCIATURA EN ECOLOGÍA

Diversidad microbiana en sedimentos
asociados al mangle botoncillo (*Conocarpus
erectus*), en Lázaro Cárdenas, estado de
Michoacán, México.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN ECOLOGÍA

P R E S E N T A

ALDO ROJAS ALANIS

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Luis Eduardo Servín Garcidueñas

MORELIA, MICHOACÁN

NOVIEMBRE, 2023



UNAM – Dirección General de Bibliotecas

Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



10
años
(2011-2021)

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA
SECRETARÍA GENERAL
SERVICIOS ESCOLARES

MTRA. IVONNE RAMÍREZ WENCE

DIRECTORA

DIRECCIÓN GENERAL DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR

P R E S E N T E

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la **sesión ordinaria 05** del **Comité Académico de la Licenciatura en Ecología** de la Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES), Unidad Morelia, celebrada el día **26 de mayo de 2023**, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para la presentación del Trabajo Profesional del alumno **Aldo Rojas Alanís** de la Licenciatura en **Ecología**, con número de cuenta **419128933**, con el trabajo titulado: "**Diversidad microbiana en sedimentos asociados al mangle botoncillo (*Conocarpus erectus*), en Lázaro Cárdenas, estado de Michoacán, México**", bajo la dirección como tutor del **Dr. Luis Eduardo Servín Garcidueñas**.

El jurado queda integrado de la siguiente manera:

Presidente:	Dra. Luisa Isaura Falcón Álvarez
Vocal:	Dra. María Esperanza Martínez Romero
Secretario:	Dr. Luis Eduardo Servín Garcidueñas
Suplente:	Dra. Alejandra Prieto Davó
Suplente:	Dra. Maried Ochoa Zavala

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Morelia, Michoacán a 30 de octubre de 2023.

DRA. YUNUEN TAPIA TORRES
SECRETARIA GENERAL

CAMPUS MORELIA

Antigua Carretera a Pátzcuaro N° 8701, Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta
58190, Morelia, Michoacán, México. Tel: (443)689.3500 y (55)5623.7300, Extensión Red UNAM: 80614
www.enesmorelia.unam.mx

Agradecimientos institucionales

Primeramente, a la Universidad Nacional Autónoma de México y Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia por brindarme la oportunidad de cursar la Licenciatura en Ecología con una educación de calidad en las mejores instalaciones y con docentes de alto nivel, por lo mismo agradezco a mis profesores por sus diversas enseñanzas y conocimientos compartidos a través de las aulas.

Al Dr. Luis Eduardo Servín Garcidueñas por su apoyo en mi proyecto de investigación y las recomendaciones en el mismo, eternamente agradecido con Cristal Ramos Madrigal por su apoyo para el procesamiento bioinformático de mis muestras. En este sentido al LANASE por dejarme hacer uso de su servidor para poder realizar los análisis pertinentes.

Finalmente, a mi comité sinodal por sus valiosos comentarios para mejorar esta tesis y dedicarme una parte de su tiempo para consolidar este proyecto de investigación.

Agradecimientos personales

A mis padres por su incondicional apoyo en mi toma de decisiones, en especial a mi mamá por siempre hacerme sentir respaldado por alguien

A mis hermanos por su cariño y soporte

A mis compañeros de la generación por su compañía en esta aventura que fue la licenciatura

A los integrantes del laboratorio de ecología funcional que me hicieron sentirme como uno más de su equipo, haciendo más llevadero el proceso de escritura de tesis.

Índice

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Manglares	3
Comunidades microbianas de sedimentos de manglares	5
<i>Conocarpus erectus</i>	9
Metodología	10
Sitio de estudio.....	10
Toma de muestras	11
Parámetros químicos.....	13
Extracción, purificación y Secuenciación de amplicones de ARNr 16s	12
Limpieza de secuencias y asignación de ASVs	13
Construcción de árbol filogenético	13
Diagrama de Venn.....	13
Resultados.....	14
Identificación taxonómica	14
Filos compartidos	37
Familias compartidas.....	37
Árbol filogenético	39
Parámetros fisicoquímicos.....	40
Discusión	40
Conclusiones.....	48
Perspectivas	49
Bibliografía	51

Resumen

Los manglares son ecosistemas importantes debido a los múltiples servicios ecosistémicos que brindan, tales como protección costera y zonas de criaderos para la fauna. Además, los sedimentos asociados a manglares albergan comunidades microbianas que desempeñan un papel importante en los ciclos biogeoquímicos y participan en procesos de descomposición y mineralización de la hojarasca.

La mayoría de las comunidades microbianas en muestras ambientales aún no se han descrito y las técnicas microbianas tradicionales basadas en cultivos son insuficientes para evaluar la diversidad taxonómica y funcional de las comunidades microbianas asociadas a los sedimentos de manglares. Actualmente no se han reportado estudios sobre la diversidad microbiana presente en sedimentos de manglares ubicados en las costas del Océano Pacífico mexicano. Por lo tanto, el presente trabajo describe la diversidad de bacterias y arqueas de sedimentos de manglares recolectados en un humedal protegido dentro del área costera de Lázaro Cárdenas en el oeste de México. El análisis de diversidad microbiana se realizó a través de la secuenciación masiva de ampliaciones de genes 16S rRNA y análisis de lecturas de secuencias.

Las lecturas de secuenciación se procesaron utilizando el sistema QIIME2 para obtener información taxonómica sobre la comunidad microbiana. Los resultados de la secuenciación produjeron un total de 234,931 secuencias. La asignación taxonómica permitió la identificación de 39 filos bacterianos y mostró el predominio de Pseudomonadota, Bacteroidota, Desulfobacterota, Firmicutes, Verrucomicrobiota y Chloroflexi. Los datos de secuenciación también permitieron la identificación de lecturas de arqueas correspondientes a los filos Nanoarchaeota y Crenarchaeota. Los principales filos identificados en este estudio fueron consistentes con otros estudios de diversidad de bacterias y arqueas asociadas con sedimentos de manglares. En este trabajo se logró clasificar a una pequeña fracción de lecturas a nivel de género y ninguna a nivel de especie, lo que sugiere que existen bacterias y arqueas pendientes de caracterizar en las muestras analizadas. Este estudio ayudará a futuras investigaciones enfocadas en la caracterización y monitoreo molecular de las comunidades microbianas asociadas a sedimentos de manglares, los cuales son herramientas necesarias para formular estrategias eficaces de gestión y conservación.

Abstract

Mangroves are important ecosystems because of the multiple ecosystem services they provide, such as coastal protection and wildlife breeding areas. In addition, mangrove-associated sediments host microbial communities that play an important role in biogeochemical cycles and participate in litter decomposition and mineralization processes.

Most microbial communities in environmental samples have not yet been described and traditional crop-based microbial techniques are insufficient to assess the taxonomic and functional diversity of microbial communities associated with sediments from mangroves. Currently, no studies have been reported on the microbial diversity present in mangrove sediments located on the coasts of the Mexican Pacific Ocean. Therefore, the present work describes the diversity of bacteria and sediment arches of mangroves collected from a protected wetland within the coastal area of Lázaro Cárdenas in the western part of Mexico. Microbial diversity analysis was performed through the massive sequencing of 16S rRNA and analysis of sequence readings.

Sequencing readings were processed using the QIIME2 system to obtain taxonomic information about the microbial community. Sequencing results produced a total of 234,931 sequences. The taxonomic assignment allowed the identification of 39 bacterial phyla and showed the predominance of Pseudomonadota, Bacteroidota, Desulfobacterota, Firmicutes, Verrucomicrobiota and Chloroflexi. Sequencing data also allowed the identification of readings of arches corresponding to the Nanoarchaeota and Crenarchaeota phyla.

The main phyla identified in this study were consistent with other studies of bacterial diversity and archaea associated with mangrove sediments. In this work it was possible to classify a small fraction of readings at the gender level and none at the species level, which suggests that there are bacteria and archaea pending characterization in the analyzed samples. This study will help future research focused on molecular characterization and monitoring of microbial communities associated with mangrove sediments, tools needed to formulate effective management and conservation strategies.

Introducción

Manglares

El manglar es un tipo de humedal que se encuentra en la zona intermareal de las costas tropicales y subtropicales del mundo (Odum et al., 1985; Spalding et al., 2010), es decir, se ubica en la interfaz entre la influencia del agua salada del mar y las descargas de agua dulce continental (Moreno-Casasola et al., 2006; Rzedowski, 2006). En las zonas tropicales, los bosques de manglares son vitales para el mantenimiento de la salud de los ecosistemas costeros (Adeel et al., 2002).

En cuanto a su distribución geográfica, los manglares se encuentran en las Américas, África, Asia y Oceanía (Kathireson et al., 2001), siendo México el quinto país con mayor superficie de manglar (775 555 ha), lo que representa 5% de la cobertura mundial (Valderrama-Landeros et al., 2017) y 0.4% de la superficie nacional (CONABIO, 2017). La vegetación de manglares se encuentra a lo largo del 25% de las costas de la Tierra y el 75% de las costas tropicales.

En México predominan cuatro especies: (*Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa*, *Avicennia germinans* y el manglar asociado *Conocarpus erectus*) Además, se distinguen dos especies más con una distribución restringida en el estado de Chiapas (*Avicennia bicolor* y *Rhizophora harrisonii*) y una variedad de *C. erectus* (*C. erectus var. sericeus*) la cual se distribuye principalmente a lo largo de la Península de Yucatán (figura 1).

Dada la distribución de estos ecosistemas, su vegetación tiene la afluencia directa de las mareas, la salinidad, el pH, la temperatura, la disponibilidad de luz, el grado de anoxia del suelo, la textura del suelo, el patrón de precipitaciones y la disponibilidad de nutrientes orgánicos e inorgánicos, por lo que, proporciona un entorno excelente para una amplia gama de organismos con funciones heterogéneas (Holguín et al., 2001).

Los manglares son un grupo diverso de plantas y son una entidad ecológica con poca asociación filogenética. Esto puede conducir a muchas diferencias intrínsecas entre las especies coexistentes en la absorción y la eficiencia en uso de nutrientes, observándose diferencias significativas entre especies en su respuesta a la disponibilidad de nutrientes (McKe, 1993; Lovelock y Feller 2003). Sin embargo, la evolución convergente ha llevado a adaptaciones similares entre las especies de

manglares en rasgos como las relaciones hídricas (Macinnis et al., 2004) y la arquitectura (Tomlinson, 1986) debido a sus distintas adaptaciones morfológicas y fisiológicas para condiciones específicas de salinidad e inundación. Los suelos donde se encuentran están frecuentemente húmedos e inundados, y cada especie tolera amplios intervalos de salinidad del agua intersticial (de dulceacuícolas a hiperhalinas), lo que puede explicar parcialmente la distribución diferencial de especies (zonificación) observadas en paisajes de manglares (Feller et al., 2003).

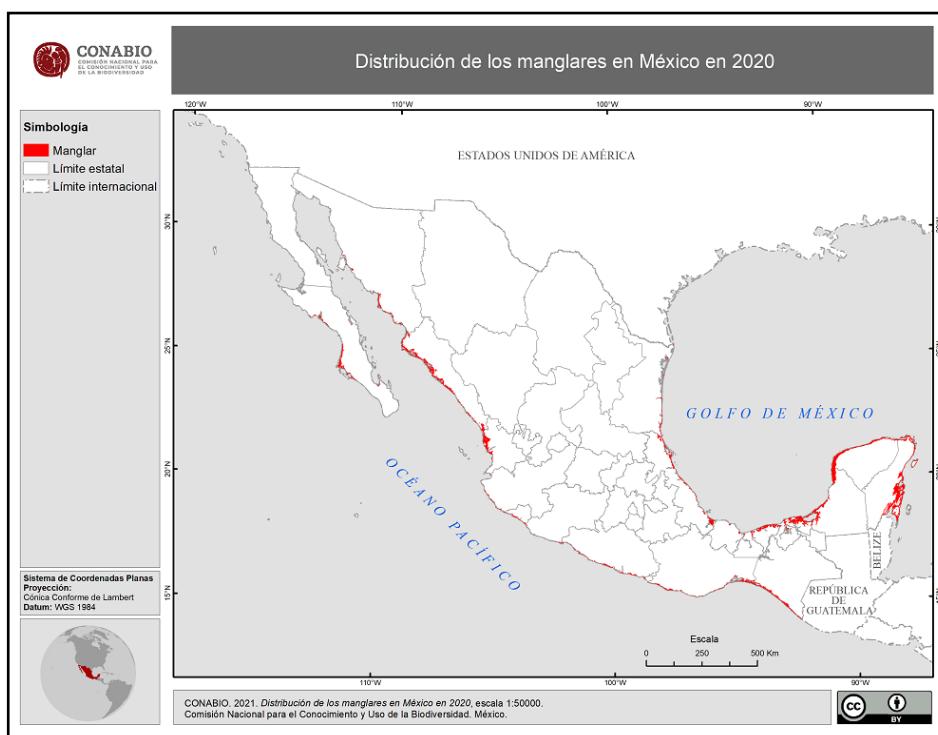


Imagen 1. Mapa de la distribución y extensión de las especies de mangle en México con datos actualizados del año 2020.

Los bosques de manglares, en particular, brindan numerosos servicios ecosistémicos, como la protección de la costa, sitios de crianza para peces e invertebrados juveniles, exportación y secuestro de carbono y procesamiento de nutrientes (Ewel et al., 1998; Alongi, 2008; Brander et al., 2012).

Un metaanálisis reciente de Lefcheck et al., 2019 sugirió que la capacidad de los manglares para funcionar como criaderos de peces e invertebrados juveniles superó incluso a los pastos marinos en lugares donde ambos coexisten, por lo tanto, los bosques de manglares generalmente están vinculados a un aumento en la diversidad de ensamblajes locales y conexiones tróficas que, a su vez, se espera que promuevan

el funcionamiento del ecosistema (Leung y Cheung , 2017; Carugati et al., 2018; Bernardino et al., 2020).

Comunidades microbianas de sedimentos de manglares

Los humedales de manglares, al ser intermareales, están fuertemente influenciados por los ciclos de mareas (Woodroffe, 1985; Wolanski, 1992). Además, su sedimento cambia entre condiciones aeróbicas y anaeróbicas, y los niveles de oxígeno en la mayoría de los sedimentos son bajos (Barcelona et al., 1989). Tales condiciones hacen que los manglares sean puntos críticos para la diversidad microbiana, y la comunidad microbiana juega un papel esencial en el funcionamiento y mantenimiento del ecosistema (Saifullah et al., 2016).

Por otra parte, los ecosistemas de manglar también se caracterizan por la acumulación de residuos de lignocelulosa sometidos a mineralización a través de las actividades microbianas (Alongi et al., 1989; Holguín et al., 2001). La descomposición de residuos vegetales genera detritus que es la línea de base para la cadena alimenticia en ecosistemas de manglares para varios organismos como crustáceos, moluscos, larvas de insectos, nematodos y especies comerciales de camarones, vieiras, ostras y peces (Odum y Heald, 1975, Aburto-Oropeza et al., 2008;).

Las bacterias y los hongos constituyen alrededor del 91% de la biomasa microbiana total, mientras que las algas y los protozoos representan el 7% y el 2%, respectivamente. En estos ecosistemas las bacterias se encuentran entre los mayores contribuyentes al flujo de carbono en estos sedimentos (Yin et al., 2020). Las bacterias al ser las más pequeñas ocupan una mayor variedad de nichos que los hongos, algas y protozoos y son vistas como fundamentales para el funcionamiento de estos hábitats. Muchos de ellos son extremadamente importantes para controlar el ambiente químico de los sedimentos de los manglares y dentro de los lodos anaeróbicos.

Las bacterias también son los actores clave en los ciclos biogeoquímicos como el del nitrógeno, estas están involucradas en toda su transformación desde la fijación, amonificación, nitrificación y desnitrificación (Sherman et al., 2012) han demostrado cómo la disponibilidad de nutrientes en los sedimentos de los manglares controla los patrones de las especies de vegetación en la zona intermareal. Dado que los microbios controlan la disponibilidad de nutrientes, se puede establecer un vínculo

entre las comunidades microbianas en los sedimentos y los patrones de vegetación (Ghizelini et al., 2012).

Para percibir la diversidad funcional de un ecosistema de manglar, el paso fundamental es investigar la diversidad microbiana del mismo. Aunque el ecosistema de manglar ha sido ampliamente estudiado por varios propósitos ecológicos, poco se ha explorado sobre sus componentes microbianos, tales como diversidad, distribución y función (Palit et al., 2022). Por lo que la literatura existente en este tema (tabla 1) nos proporciona un primer acercamiento a esta información en diferentes sitios con distintas características.

Aunque los manglares se encuentran entre los ecosistemas tropicales más productivos y ecológicamente importantes del mundo, han ido disminuyendo a un ritmo acelerado tanto a nivel mundial como en México (Alongi, 2002). Esto debido al continuo crecimiento de las áreas urbanas generando severos impactos sobre los manglares, modificando sus regímenes hidrológicos y de sedimentación y la dinámica de nutrientes y contaminantes químicos (Lee et al., 2006). En particular, la liberación constante de contaminantes afectará a las comunidades microbianas presentes en el sedimento del manglar, así como la deforestación de los bosques de manglares, que tienen tasas extraordinariamente altas de productividad primaria (Alongi, 2002), reduce su doble capacidad de ser un sumidero de CO₂ atmosférico y una fuente esencial de carbono oceánico. Se perdería el apoyo que los ecosistemas de manglares brindan a las redes alimentarias terrestres y marinas. Por lo que tener información adecuada sobre la influencia del cambio climático global en la biota de los manglares, específicamente sobre el microbiota y sus adaptaciones frente al escenario de cambio climático, es fundamental.

La disminución pone en peligro, aún más, a la fauna dependiente de los manglares con sus complejos vínculos de hábitat, así como beneficios físicos como la protección de los lechos de pastos marinos y los arrecifes de coral contra los impactos de la sedimentación transportada por los ríos, o la protección de las comunidades costeras contra el aumento del nivel del mar y las marejadas ciclónicas y tsunamis (Cahoon et al., 2003). Las comunidades humanas que viven en los manglares o cerca de ellos perderían el acceso a las fuentes de alimentos, fibras, madera, productos químicos y medicamentos esenciales (Ewel et al., 1998). Además, el cambio climático puede afectar los procesos bioquímicos tanto de las plantas como del suelo mediante

el aumento de los niveles de CO₂ y las temperaturas elevadas, el aumento en el nivel del mar y sus niveles de salinidad, así como una mayor frecuencia de tormentas. Es probable que todos estos tengan un impacto significativo en la fisiología de los manglares y la función del ecosistema y afecten la disponibilidad y el ciclo de los nutrientes (Farnsworth et al., 1995).

Dado que los microorganismos están directamente involucrados en el ciclo de nutrientes en el suelo, es importante cuantificarlos para indicar cómo se están produciendo estos procesos en los ecosistemas y cómo están afectando la calidad del suelo (Hafich et al., 2012). A la fecha en México no se han publicado estudios de diversidad microbiana para ecosistemas de manglar del pacífico mexicano que utilicen estrategias de secuenciación masiva que permitan tener una visión más completa de las comunidades de microorganismos asociados a los sedimentos de manglares. En particular en la zona costera del Estado de Michoacán donde se cuenta con sitios de manglar con alto grado de conservación. Sin embargo, el municipio de Lázaro Cárdenas se ve afectado por una intensa actividad portuaria e industrial, por lo que conocer la diversidad microbiana de los manglares de esta región sería importante para futuros estudios de biomonitoring y conservación.

Tabla 1. Resultados de la composición de la comunidad microbiana en trabajos reportados en la literatura y realizados en sedimentos de manglares.

Especie	Metodología	Principales phyla	Sitio	Referencia
<i>Kandelia obovata</i> <i>Acanthus ilicifolius</i>	V6 16S rRNA Solexa Genome analyzer (GAII)	Nitrospirae Acidobacteria Pseudomonadota	China	Jiang et al. (2013)
<i>Laguncularia racemosa</i> <i>Avicennia shaueriana</i> <i>Rhizophora mangle</i>	T-RFLP 16S rRNA	Pseudomonadota Firmicutes Chloroflexi Acidobacteria	Brasil	Mendes, L. W., & Tsai, S. M. (2014)
<i>Avicennia marina</i>	Metagenomics Pyrosequencing 454 GS FLX Titanium	Pseudomonadota Gammaproteobacteria AlphaPseudomonadota Bacteroidetes Firmicutes	Mar rojo, Arabia Saudita	Alzubaidy et al. (2016)
<i>Bruguiera gymnorhiza</i> <i>K. candel</i>	V4-V5 16S rRNA Illumina HiSeq	Pseudomonadota Chloroflexi Bacteroidetes	China	Wu et al. (2016)

<i>Aegiceras corniculatum</i> <i>Rhizosphere</i>				
<i>A. marina</i>	V3-V4 16S rRNA Illumina MiSeq	Pseudomonadota Actinobacteria Firmicutes	Mar rojo, Arabia Saudita	Ullah et al. (2017)
<i>Sonneratia caseolaris</i> <i>B. sexángula</i> <i>Rhizophora apiculata</i> <i>Xylocarpus granatum</i> <i>Heritiera littoralis</i> <i>B. gymnorhiza</i> <i>R. mucronata</i> <i>R. apiculata</i> <i>A. marina Ceriops tagal</i> <i>K. candel</i> <i>Nypa fruticans</i>	V4 16S rRNA Illumina MiSeq	Pseudomonadota Acidobacteria Actinobacteria Pseudomonadota Chloroflexi Bacteroidetes	Isla Hanain, China	Yun, Deng & Zhang (2017)
<i>Laguncularia racemosa</i> <i>Distichlis spicata</i>	V3-V5 16S rRNA Illumina MiSeq	Pseudomonadota Chloroflexi Firmicutes	Florida, EUA	Barreto et al. (2018)
<i>K. obovata</i>	V1-V2 16S rRNA Ion Torrent sequencing	Pseudomonadota Gammaproteobacteria Bacteroidetes	Hong Kong	Cheung et al. (2018)
<i>A. officinalis</i> <i>A. alba</i> <i>S. alba</i> <i>A. illicifolius</i> <i>A. corniculatum</i> <i>Exoecaria agallocha</i>	V4-V3 16S rRNA Illumina	Pseudomonadota Halomonas Firmicutes, Actinobacteria	Goa, India	Haldar & Nazareth (2018)
<i>S. caseolaris</i> <i>Sueda fruticosa</i> <i>Urochondra setulosa</i>	V3-V4 16S rRNA Illumina MiSeq sequencing	Pseudomonadota, AlphaPseudomonadota, DeltaPseudomonadota Bacteroidetes Firmicutes	Maharashtra, India	Paingankar & Deobagkar (2018)
<i>A. corniculatum</i>	V3-V4 16S rRNA Illumina	Pseudomonadota Chloroflexi, Bacteroidetes	China	Lin et al. (2019)
<i>A. marina</i> <i>R. stylosa</i>	V3-V5 16S rRNA Illumina MiSeq sequencing	Pseudomonadota Chloroflexi	Nueva Caledonia	Luis et al. (2019)
<i>R. mangle</i> <i>A. germinans</i>	V4 16S rRNA Illumina MiSeq	Pseudomonadota, Chloroflexi, Gemmatimonadetes, Planctomycetes	Yucatán, México	Gómez-Acata et al. (2023)

Conocarpus erectus

Conocarpus erectus ha sido poco estudiado en comparación con las otras especies de mangle, aunque se reporta que ocupa importantes extensiones en la región del Pacífico Sur de México (Tovilla-Hernández y De la Lanza Espino, 1999; Basáñez-Muñoz et al., 2011). El mangle botoncillo se considera una especie periférica a las comunidades de manglares, aunque tiene adaptaciones anatómicas para habitar la zona intermareal (es decir, glándulas excretoras de sal). Esta especie puede crecer en regiones áridas o semiáridas (Benítez-Pardo et al., 2002; Hegazy et al., 2008; González-Zamorano et al., 2011) con baja disponibilidad de nutrientes (Moftah et al., 2007; Hegazy et al., 2008). Su producción de frutos ocurre durante todo el año, aunque principalmente en época de lluvias, con bajas tasas de germinación (Tovilla-Hernández y De la Lanza, 1999; Basáñez-Muñoz et al., 2011). Una vez establecida, *C. erectus* tiene un alto potencial de dispersión y colonización (Tovilla-Hernández y De la Lanza, 1999 ; Benítez-Pardo et al., 2002 ; Basáñez-Muñoz et al., 2011), principalmente por su alta capacidad de almacenamiento de carbono bajo estrés hídrico (Moftah y Al-Humaid, 2007 ; Hegazy et al., 2008) y condiciones de viento fuerte (De la Barrera y Walter, 2006). La floración en esta especie se produce cuando las plantas han alcanzado 3.5 m de altura y más de dos años de edad (Hernández et.al.,1999).

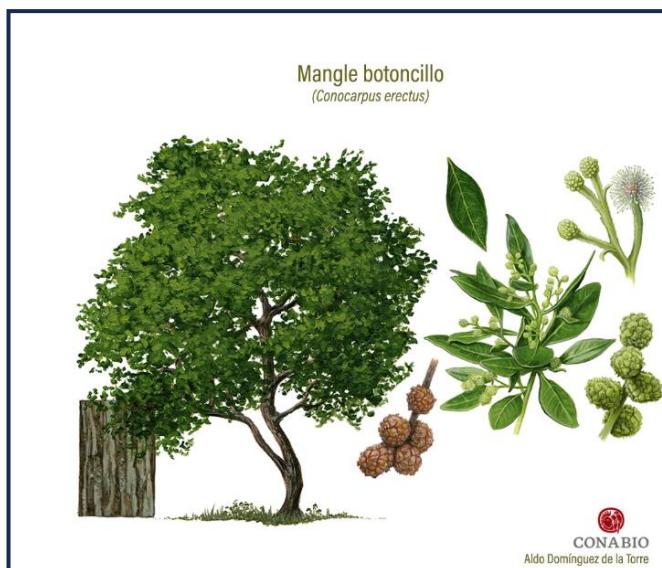


Imagen 2. Fenología del mangle *Conocarpus erectus* o mangle botoncillo, así como sus flores y frutos CONABIO 2021.

Objetivo general

Analizar la diversidad microbiana asociada a sedimentos de mangle botoncillo (*Conocarpus erectus*) de tres estuarios del municipio de Lázaro Cárdenas, Michoacán por medio del análisis bioinformático de datos de secuenciación masiva de genes ribosomales 16S rRNA.

Objetivos específicos

- Describir la composición taxonómica y filogenética de bacterias asociadas a los sedimentos de raíces de *Conocarpus erectus*.
- Comparar grupos taxonómicos entre los tres sitios muestreados.
- Realizar una comparación de la diversidad microbiana obtenida con base a investigaciones realizadas previamente en sedimentos de manglar de otras regiones del mundo.

Metodología

Sitio de estudio

La laguna costera El Caimán abarca un total de 1,160.12 hectáreas y se encuentra posicionada geográficamente en el municipio de Lázaro Cárdenas Michoacán, México. Es un cuerpo de agua costero que bordea la escarpada costa del Pacífico, presenta dos conexiones con el mar de forma perpendicular a la línea de costa, que localmente se conocen como “Barra de Santa Ana” que se encuentra ubicada al este, y “Barra de Pichi” ubicada al oeste. La laguna está cubierta mayormente por rodales de mangle botóncillo *Conocarpus erectus* y mangle negro *Avicennia germinans*. El clima está clasificado como clima cálido subhúmedo (Awo) con una temperatura media anual de 22°C y la temperatura del mes más frío mayor de 18°C y una precipitación de aproximadamente 1279 mm anuales (INEGI, 2009).

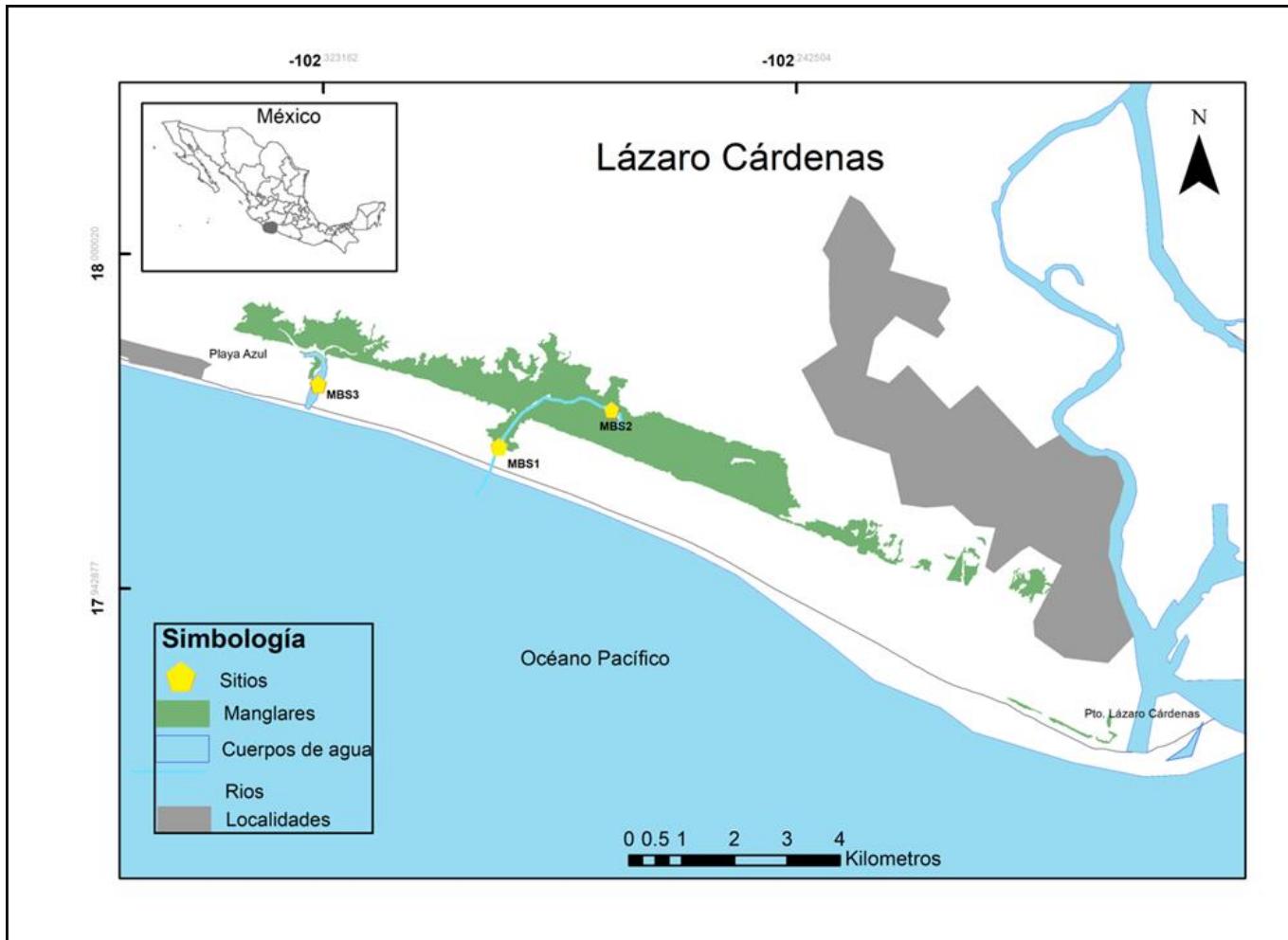


Imagen 3. Mapa de los sitios de cada muestra de sedimentos en el municipio costero de Lázaro Cárdenas, Michoacán, México.

Toma de muestras

La colecta de muestras se realizó en el municipio costero de Lázaro Cárdenas, Michoacán en tres sitios distintos (figura 1); el primero correspondiente a el estero “Barra de Pichi” con coordenadas geográficas $17^{\circ} 56'32''$ N y $102^{\circ} 19'41''$ O y sobre 0 msnm, el segundo “Laguna El caimán” coordenadas $17^{\circ} 58' 23.916''$ N y $102^{\circ} 17' 45.2796''$. El tercer sitio denominado como “Barra de Santa Ana” con coordenadas $17^{\circ} 58' 00''$ N y $102^{\circ} 17' 37''$ O y 0 msnm. Los tres sitios son correspondientes a ecosistemas de manglar de la especie *Conocarpus erectus* y vegetación acuática. La toma de muestras se realizó con ayuda de guantes y cubrebocas estériles para no contaminar las muestras. Se sustrajo 30 gramos de sedimento de la capa más superficial a 20 cm de profundidad y cercana a las raíces de individuos de mangle

botoncillo colocándose en tubos estériles para muestra biológica de 100 ml. Posteriormente se llevaron a laboratorio en refrigeración para su envío en tubos falcón a la compañía Macrogen Inc., en Corea del Sur donde se realizaron procesos que se describen a continuación.

Tabla 2. Sitios de muestreo con información de ubicación e identificador asignado para cada muestra.

Sitio	Coordenadas geográficas	Identificador
Barra de Pichi	17° 56'32" N y 102° 19'41" O	MBS1
Laguna el caimán	17° 58' 23" N y 102° 17' 45" O	MBS2
Barra de Santa Ana	17° 58' 00" N y 102° 17' 37" O	MBS3

Extracción, purificación y Secuenciación de amplicones de ARNr

16s

Para la secuenciación por cada sitio se envió un tubo Falcón completo de muestra de sedimento a la compañía Macrogen Inc., en Corea del Sur. La extracción de ADN se realizó con el kit DNeasy PowerSoil Pro (QIAGEN) siguiendo las instrucciones del fabricante. La región V3-V4 de los genes del ARNr 16S bacteriano, se amplificó utilizando los cebadores 341F (5'-CCTACGGNGGCWGCAG-3') y 805R (5'GACTACHVGGGTATCTAATCC-3') (Herlemann et al, 2011). La PCR se realizó en base al protocolo, comenzando con una desnaturalización inicial a 95°C por 3 min, 25 ciclos a 95°C por 30 s, recocido a 55°C por 30s, y extensión a 72°C por 30s, seguido de una extensión final a 72°C durante 5 min. Los productos de PCR se purificaron con perlas AMPure XP (Beckman Coulter, Inc., Fullerton, CA, EE. UU.), se utilizó el kit Nextera XT index (Illumina) para la preparación de la biblioteca y la muestra resultante se cuantificó con el kit de ensayo Qubit ADN de doble cadena (dsDNA) (Life Technologies, EE. UU.). La secuenciación se realizó utilizando una plataforma MiSeq con un formato de extremos emparejados de 300 pb (Macrogen Co., Seúl, Corea del Sur).

Limpieza de secuencias y asignación de ASVs

Se visualizaron las calidades de las lecturas con ayuda del programa FastQC v.0.11.8 (con la configuración predeterminada) (Andrews, 2010) para proporcionar una visión general de las métricas básicas de control de calidad para los datos, se realizaron filtrados por calidades ($\geq Q20 \geq 30$) con el fin de obtener mejor calidad sin perder información. Para la eliminación de adaptadores se utilizó el programa Trimmomatic v0.39 (Bolger et al., 2014). Posteriormente las lecturas resultantes se analizaron en QIIME2 v.2022.2.1 (Caporaso et al., 2014), Se utilizó el complemento q2-dada2 para eliminar ruido y quimeras (Callahan et al., 2016). Las secuencias representativas de ASV se asignaron taxonómicamente con los complementos q2-feature-classifier y el método classify-consensus-vsearch (Rognes et al., 2016) utilizando la base de datos SILVA v.138 SSURel Nr99 (Quast et al., 2013) como referencia.

Construcción de árbol filogenético

Para la construcción de los árboles de cada muestra se alinearon las secuencias representativas con el algoritmo MAFT (Katoh et al., 2002) y la alineación se filtró en busca de posiciones no conservadas y huecos para construir un árbol filogenético con el algoritmo Fast Tree (Price et al, 2009) con 1000 Bootstrap.

Parámetros químicos

La toma de parámetros químicos de muestras se llevó a cabo con un aparato multiparamétrico modelo Orion Star A325, donde las muestras se prepararon con un proceso de mezclado y agitación por 30 minutos, posteriormente se tomaron medidas de pH y salinidad del agua de cada muestra correspondiente a un sitio.

Diagrama de Venn

A partir de las identificaciones taxonómicas se realizó un diagrama de Venn con las bases de datos de las familias de los tres sitios, esto para ver qué familias se compartían entre sitios y cuales eran propias de cada sitio, por lo que se depuraron las celdas que no contenían información a nivel de familia en el programa de Excel y el diagrama se construyó con la paquetería eulerr en software R versión 3.3.0.

Resultados

Se obtuvieron un total de 234,931 secuencias a partir de la secuenciación masiva de genes ribosomales 16S rRNA., después del proceso de filtrado de calidades quedaron 145,312 secuencias (Tabla 1) las cuales se asignaron en 39 filos, 96 clases, 136 órdenes, 291 familias y 361 géneros (Tablas 2-4). A nivel de especie no se pudo identificar alguna secuencia.

Tabla 3. Secuencias por muestra antes y después del filtrado de calidad con FastQC, así como el porcentaje de las secuencias que pasaron el filtro

Muestra	Secuencias obtenidas	Secuencias filtradas	Porcentaje de secuencias filtradas
MBS1	85885	45486	53%
MBS2	71734	61546	85%
MBS3	77312	38280	49%

Identificación taxonómica

Las asignaciones taxonómicas se dividieron en los dominios Arquea y Bacteria siendo bacteria las secuencias con mayor porcentaje, los filos más representados corresponden a Pseudomonadota, Bacteroidota, Desulfobacterota, Firmicutes y Verrucomicrobiota, mientras que las arqueas son pertenecientes al filo Nanoarcheota y Crenarcheota. El 50% de las secuencias se dividieron en dos filos principales; Pseudomonadota y Bacteroidota, el otro 50% de las secuencias se repartió entre los otros 37 filos restantes

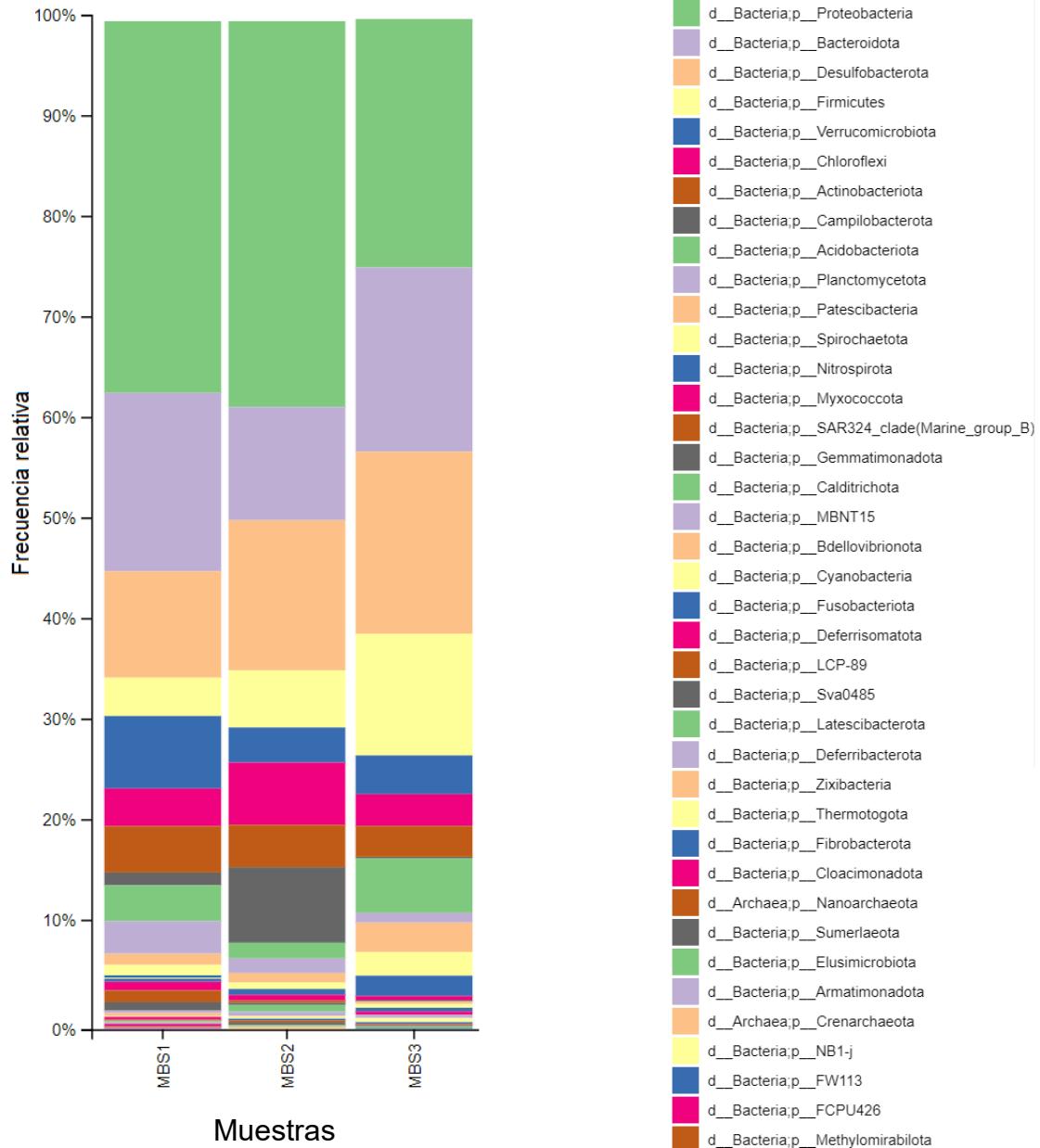


Ilustración 3. Composición taxonómica y abundancias relativas nivel de filo de las tres muestras obtenidas de sedimento de manglar.

Tabla 4. Identificaciones a nivel de familia correspondiente a la muestra MBS1 de sedimento de manglar.

		MBS1			
Dominio	Filo	Clase	Orden	Familia	Secuencias
Bacteria	Acidobacteriota	Anaerolineae	Anaerolineales	Anaerolineaceae	1148
Bacteria	Acidobacteriota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Comamonadaceae	1200
Bacteria	Acidobacteriota	Deferribacteres	Deferribacterales	Deferribacteraceae	161
Bacteria	Acidobacteriota	Desulfuromonadia	Desulfuromonadia	Desulfuromonadaceae	458
Bacteria	Acidobacteriota	Fibrobacteria	Fibrobacterales	Fibrobacterales	34
Bacteria	Acidobacteriota	Fimbriimonadia	Fimbriimonadales	Fimbriimonadaceae	18
Bacteria	Acidobacteriota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Hydrogenophilaceae	393
Bacteria	Acidobacteriota	Planctomycetes	Planctomycetales	Schlesneriaceae	12
Bacteria	Acidobacteriota	Gammaproteobacteria	Steroidobacterales	Woeseiaceae	74
Bacteria	Actinobacteriota	Gammaproteobacteria	Cellvibrionales	Cellvibrionaceae	163
Bacteria	Actinobacteriota	Clostridia	Lachnospirales	Defluviitaleaceae	50
Bacteria	Actinobacteriota	Bacilli	Erysipelotrichales	Erysipelotrichaceae	38
Bacteria	Actinobacteriota	Clostridia	Clostridia	Hungateiclostridiaceae	130
Bacteria	Actinobacteriota	Ktedonobacteria	Ktedonobacterales	Ktedonobacteraceae	29

Bacteria	Actinobacteriota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Rhodocyclaceae	102
Archaea	Actinobacteriota	Nanoarchaeia	Woesearchaeales	Woesearchaceae	33
Bacteria	Armatimonadota	Verrucomicrobiae	Verrucomicrobiales	Verrucomicrobiaceae	150
Bacteria	Bacteroidota	Gammaproteobacteria	Acidiferrobacterales	Acidiferrobacteraceae	37
Bacteria	Bacteroidota	Acidobacteriae	Acidobacteriae	Acidobacteriae	205
Bacteria	Bacteroidota	Campylobacteria	Campylobacterales	Arcobacteraceae	95
Bacteria	Bacteroidota	Bdellovibrionia	Bacteriovoracales	Bacteriovoracaceae	14
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Chitinophagales	Chitinophagaceae	451
Bacteria	Bacteroidota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Chromobacteriaceae	126
Bacteria	Bacteroidota	Clostridia	Clostridiales	Clostridiaceae	227
Bacteria	Bacteroidota	Fibrobacteria	Fibrobacterales	Fibrobacteraceae	10
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Flavobacterales	Flavobacteriaceae	1114
Bacteria	Bacteroidota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Gallionellaceae	1458
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Bacteroidales	Marinilabiliaceae	371
Bacteria	Bacteroidota	Gammaproteobacteria	Oceanospirillales	Marinomonadaceae	60
Bacteria	Bacteroidota	AlphaPseudomonadota	Micropepsales	Micropepsaceae	274
Bacteria	Bacteroidota	Gammaproteobacteria	Oceanospirillales	Oleiphilaceae	342
Bacteria	Bacteroidota	AlphaPseudomonadota	Caulobacterales	Parvularculaceae	41
Bacteria	Bacteroidota	Verrucomicrobiae	Pedosphaerales	Pedosphaeraceae	2632
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Bacteroidales	Prolixibacteraceae	1846

Bacteria	Bacteroidota	AlphaPseudomonadota	Rhizobiales	Rhizobiaceae	832
Bacteria	Bacteroidota	AlphaPseudomonadota	Rhodobacterales	Rhodobacteraceae	1363
Bacteria	Bacteroidota	Acidobacteriae	Solibacterales	Solibacteraceae	61
Bacteria	Bacteroidota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Sutterellaceae	51
Bacteria	Bdellovibrionota	Planctomycetes	Planctomycetales	Gimesiaceae	46
Bacteria	Bdellovibrionota	Chlamydiae	Chlamydiales	Simkaniaceae	16
Bacteria	Bdellovibrionota	AlphaPseudomonadota	Rhizobiales	Xanthobacteraceae	1916
Bacteria	Campilobacterota	Actinobacteria	Micrococcales	Demequinaceae	209
Bacteria	Campilobacterota	Bacilli	Izemoplasmatales	Izemoplasmataceae	120
Bacteria	Chloroflexi	Gammaproteobacteria	Alteromonadales	Alteromonadaceae	136
Bacteria	Chloroflexi	Bdellovibrionia	Bdellovibrionales	Bdellovibrionaceae	198
Bacteria	Chloroflexi	Desulfobaccia	Desulfobaccales	Desulfobaccaceae	305
Bacteria	Chloroflexi	Desulfobacteria	Desulfobacterales	Desulfococcaceae	264
Bacteria	Chloroflexi	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Methylophilaceae	76
Bacteria	Chloroflexi	Gammaproteobacteria	Nitrosococcales	Nitrosococcaceae	116
Bacteria	Chloroflexi	Planctomycetes	Planctomycetales	Rubinisphaeraceae	268
Bacteria	Deferrisomatota	Desulfobulbia	Desulfobulbales	Desulfobulbaceae	202
Bacteria	Desulfobacterota	Bacilli	Acholeplasmatales	Acholeplasmataceae	326
Bacteria	Desulfobacterota	Gammaproteobacteria	Chromatiales	Chromatiaceae	30
Bacteria	Desulfobacterota	Planctomycetes	Gemmatales	Gemmataceae	12

Bacteria	Desulfobacterota	Desulfuromonadia	Geobacterales	Geobacteraceae	1340
Bacteria	Desulfobacterota	Polyangia	Haliangiales	Haliangiaceae	92
Bacteria	Desulfobacterota	Ignavibacteria	Ignavibacteriales	Ignavibacteriaceae	296
Bacteria	Desulfobacterota	Planctomycetes	Isosphaerales	Isosphaeraceae	280
Bacteria	Desulfobacterota	Acidobacteriae	Acidobacteriales	Koribacteraceae	123
Bacteria	Desulfobacterota	Leptospirae	Leptospirales	Leptspiraceae	10
Bacteria	Desulfobacterota	Actinobacteria	Corynebacteriales	Nocardiaceae	285
Bacteria	Desulfobacterota	Bacilli	Bacillales	Planococcaceae	175
Bacteria	Desulfobacterota	Gammaproteobacteria	Pseudomonadales	Pseudomonadaceae	172
Bacteria	Desulfobacterota	Verrucomicrobiae	Opitutales	Puniceicoccaceae	50
Bacteria	Desulfobacterota	Gammaproteobacteria	Salinisphaerales	Solimonadaceae	20
Bacteria	Desulfobacterota	Thermoanaerobaculia	Thermoanaerobaculales	Thermoanaerobaculaceae	35
Bacteria	Desulfobacterota	Chloroflexia	Thermomicrobiales	Thermomicrobiaceae	71
Bacteria	FCPU426	Bacteroidia	Bacteroidales	Paludibacteraceae	97
Bacteria	Fibrobacterota	Gammaproteobacteria	Aeromonadales	Aeromonadaceae	167
Bacteria	Fibrobacterota	Desulfobacteria	Desulfobacterales	Desulfobacteraceae	164
Bacteria	Firmicutes	Acidobacteriae	Acidobacteriales	Acidobacteriaceae	738
Bacteria	Firmicutes	Gammaproteobacteria	Cellvibrionales	Halieaceae	394
Bacteria	Firmicutes	Acidimicrobia	Microtrichales	Iamiaceae	113
Bacteria	Firmicutes	Actinobacteria	Kineosporiales	Kineosporiaceae	261

Bacteria	Firmicutes	Parcubacteria	Parcubacteria	Parcubacteria	60
Bacteria	Firmicutes	Gammaproteobacteria	Cellvibrionales	Spongibacteraceae	36
Bacteria	Firmicutes	Actinobacteria	Streptomycetales	Streptomycetaceae	317
Bacteria	Firmicutes	Campylobacteria	Campylobacterales	Sulfurimonadaceae	428
Bacteria	Fusobacteriota	ZetaPseudomonadota	Mariprofundales	Mariprofundaceae	145
Bacteria	Gemmatimonadota	AlphaPseudomonadota	Dongiales	Dongiaceae	87
Bacteria	Latescibacterota	Desulfobacteria	Desulfatiglandales	Desulfatiglandaceae	41
Bacteria	Latescibacterota	Clostridia	Peptostreptococcales- Tissierellales	Peptostreptococcaceae	132
Bacteria	LCP-89	Aminicenania	Aminicenantales	Aminicenantales	18
Bacteria	Myxococcota	Calditrichia	Calditrichales	Calditrichaceae	17
Bacteria	Myxococcota	Vampirivibrionia	Gastranaerophilales	Gastranaerophilales	15
Bacteria	Myxococcota	AlphaPseudomonadota	Caulobacterales	Hyphomonadaceae	132
Bacteria	Myxococcota	Gammaproteobacteria	Pseudomonadales	Moraxellaceae	122
Bacteria	Myxococcota	Verrucomicrobiae	Opitutales	Opitutaceae	462
Bacteria	Nanoarchaeota	Acidobacteriae	Bryobacterales	Bryobacteraceae	132
Bacteria	Nitrospirota	AlphaPseudomonadota	Rhizobiales	Devosiaceae	200
Bacteria	Patescibacteria	Blastocatellia	Blastocatellales	Blastocatellaceae	32
Bacteria	Patescibacteria	Bacteroidia	Bacteroidales	Marinifilaceae	61
Bacteria	Patescibacteria	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Nitrosomonadaceae	1768

Bacteria	Patescibacteria	Vampirivibrionia	Obscuribacterales	Obscuribacteraceae	30
Bacteria	Patescibacteria	Bacilli	Staphylococcales	Staphylococcaceae	58
Bacteria	Patescibacteria	Campylobacteria	Campylobacterales	Sulfurospirillaceae	24
Bacteria	Planctomycetota	Anaerolineae	Caldilineales	Caldilineaceae	236
Bacteria	Planctomycetota	Desulfobulbia	Desulfobulbales	Desulfocapsaceae	1319
Bacteria	Planctomycetota	Bacteroidia	Sphingobacterales	Lentimicrobiaceae	83
Bacteria	Planctomycetota	Actinobacteria	Propionibacterales	Nocardioidaceae	201
Bacteria	Planctomycetota	Clostridia	Peptostreptococcales- Tissierellales	Proteiniboraceae	27
Bacteria	Planctomycetota	Polyangia	Polyangiales	Sandaracinaceae	211
Bacteria	Planctomycetota	Bacteroidia	Chitinophagales	Saprospiraceae	45
Bacteria	Planctomycetota	Syntrophia	Syntrophales	Syntrophaceae	48
Bacteria	Pseudomonadota	Gracilibacteria	Absconditabacteriale	Absconditabacterialeaea	15
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Acetobacterales	Acetobacteraceae	358
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Oceanospirillales	Alcanivoracaceae	153
Bacteria	Pseudomonadota	Bacteroidia	Bacteroidales	Bacteroidetes	391
Bacteria	Pseudomonadota	Desulfuromonadia	Bradymonadales	Bradymonadales	27
Bacteria	Pseudomonadota	Clostridia	Christensenellales	Christensenellaceae	209
Bacteria	Pseudomonadota	Bacteroidia	Flavobacterales	Crocinitomicaceae	59
Bacteria	Pseudomonadota	Bacteroidia	Cytophagales	Cyclobacteriaceae	90

Bacteria	Pseudomonadota	Defferrisomatia	Defferrisomatales	Defferrisomataceae	119
Bacteria	Pseudomonadota	Desulfomonilia	Desulfomonilales	Desulfomonilaceae	31
Bacteria	Pseudomonadota	Fusobacteriiia	Fusobacteriales	Fusobacteriaceae	13
Bacteria	Pseudomonadota	Gemmatimonadetes	Gemmatimonadales	Gemmatimonadaceae	467
Bacteria	Pseudomonadota	Desulfuromonadia	Desulfuromonadia	Geopsychrobacteraceae	253
Bacteria	Pseudomonadota	Gracilibacteria	Gracilibacteria	Gracilibacteria	29
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Oceanospirillales	Halomonadaceae	50
Bacteria	Pseudomonadota	Acidimicrobia	Microtrichales	Illumatobacteraceae	198
Bacteria	Pseudomonadota	Kapabacteria	Kapabacteriales	Kapabacteriales	22
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Kiloniellales	Kiloniellaceae	32
Bacteria	Pseudomonadota	Latescibacterota	Latescibacterota	Latescibacterota	69
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Rhodospirillales	Magnetospiraceae	52
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Cellvibrionales	Microbulbiferaceae	122
Bacteria	Pseudomonadota	Nitrospiria	Nitrospirales	Nitrospiraceae	82
Bacteria	Pseudomonadota	Clostridia	Oscillospirales	Oscillospiraceae	40
Bacteria	Pseudomonadota	Clostridia	Peptococcales	Peptococcaceae	33
Bacteria	Pseudomonadota	Phycisphaerae	Phycisphaerales	Phycisphaeraceae	48
Bacteria	Pseudomonadota	Actinobacteria	Micrococcales	Promicromonosporaceae	103
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Xanthomonadales	Rhodanobacteraceae	400
Bacteria	Pseudomonadota	Verrucomicrobiae	Verrucomicrobiales	Rubritaleaceae	526

Bacteria	Pseudomonadota	Saccharimonadia	Saccharimonadales	Saccharimonadales	56
Bacteria	Pseudomonadota	Spirochaetia	Spirochaetales	Spirochaetaceae	616
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Steroidobacteriales	Steroidobacteraceae	141
Bacteria	Pseudomonadota	Syntrophobacteria	Syntrophobacteriales	Syntrophobacteraceae	233
Archaea	Pseudomonadota	Nanoarchaeia	Woesearchaeales	Woesearchaeales	34
Bacteria	Spirochaetota	Holophagae	Holophagales	Holophagaceae	348
Bacteria	Verrucomicrobiota	Bacilli	Bacillales	Bacillaceae	447
Bacteria	Verrucomicrobiota	Bacteroidia	Flavobacteriales	Cryomorphaceae	56
Bacteria	Verrucomicrobiota	AlphaPseudomonadota	Rhizobiales	Incertaceae	133
Bacteria	Verrucomicrobiota	Bacteroidia	Cytophagales	Microscillaceae	520
Bacteria	Verrucomicrobiota	Actinobacteria	Corynebacteriales	Mycobacteriaceae	388
Bacteria	Verrucomicrobiota	Bacilli	Paenibacillales	Paenibacillaceae	75
Bacteria	Verrucomicrobiota	Planctomycetes	Pirellulales	Pirellulaceae	981
Bacteria	Verrucomicrobiota	AlphaPseudomonadota	Sphingomonadales	Sphingomonadaceae	375
Bacteria	Verrucomicrobiota	Sumerlaeia	Sumerlaeales	Sumerlaeaceae	12
Bacteria		Clostridia	Clostridia	Vadineceae	12

Tabla 5. Identificaciones a nivel de familia correspondiente a las secuencias de la muestra MBS2 de sedimentos de manglar.

		MBS2			
Dominio	Filo	Clase	Orden	Familia	Secuencias
Bacteria	Acidobacteriota	Acidobacteriae	Acidobacterae	Acidobacteriae	86
Bacteria	Acidobacteriota	Aminicenantia	Aminicenatales	Aminicenatales	117
Bacteria	Acidobacteriota	Blastocatellia	Blastocatellales	Blastocatellaceae	20
Bacteria	Acidobacteriota	Acidobacteriae	Bryobacterales	Bryobacteraceae	76
Bacteria	Acidobacteriota	Thermoanaerobaculia	Thermoanaerobaculales	Thermoanaerobaculaceae	72
Bacteria	Acidobacteriota	Vicinamibacteria	Vicinamibacterales	Vicinamibacteraceae	23
Bacteria	Actinobacteriota	Actinobacteria	Micrococcales	Cellulomonadaceae	148
Bacteria	Actinobacteriota	Thermoleophilia	Gaiellales	Gaiellaceae	45
Bacteria	Actinobacteriota	Acidimicrobia	Microtrichales	Ilumatobacteraceae	243
Bacteria	Actinobacteriota	Actinobacteria	Kineosporiales	Kineosporiaceae	155
Bacteria	Actinobacteriota	Actinobacteria	Micrococcales	Microbacteriaceae	38
Bacteria	Actinobacteriota	Actinobacteria	Corynebacteriales	Mycobacteriaceae	143
Bacteria	Actinobacteriota	Actinobacteria	Corynebacteriales	Nocardiaceae	104
Bacteria	Actinobacteriota	Actinobacteria	Propionibacteriales	Nocardioidaceae	99

Bacteria	Bacteroidota	Rhodothermia	Balneolales	Balneolaceae	23
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Chitinophagales	Chitinophagaceae	64
Bacteria	Bacteroidota	Chlorobia	Chlorobiales	Chlorobiaceae	304
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Flavobacteriales	Crocinitomicaceae	111
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Flavobacteriales	Cryomorphaceae	50
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Cytophagales	Cyclobacteriaceae	61
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Flavobacteriales	Flavobacteriaceae	839
Bacteria	Bacteroidota	Ignavibacteria	Ignavibacteriales	Ignavibacteriaceae	118
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Sphingobacteriales	Lentimicrobiaceae	153
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Bacteroidales	Marinilabiliaceae	179
Bacteria	Bacteroidota	Ignavibacteria	Ignavibacteriales	Melioribacteraceae	44
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Cytophagales	Microscillaceae	155
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Bacteroidales	Paludibacteraceae	45
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Bacteroidales	Prolixibacteraceae	877
Bacteria	Bacteroidota	Rhodothermia	Rhodothermales	Rhodothermaceae	11
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Chitinophagales	Saprospiraceae	227
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Cytophagales	Spirosomaceae	13
Bacteria	Bdellovibrionota	Bdellovibrionia	Bacteriovoracales	Bacteriovoracaceae	11
Bacteria	Bdellovibrionota	Bdellovibrionia	Bdellovibrionales	Bdellovibrionaceae	148
Bacteria	Calditrichota	Calditrichia	Calditrichales	Calditrichaceae	329

Bacteria	Campylobacterota	Campylobacteria	Campylobacterales	Arcobacteraceae	1004
Bacteria	Campylobacterota	Campylobacteria	Campylobacterales	Sulfurimonadaceae	1310
Bacteria	Campylobacterota	Campylobacteria	Campylobacterales	Sulfurovaceae	198
Bacteria	Chloroflexi	Anaerolineae	Anaerolineales	Anaerolineaceae	1722
Bacteria	Chloroflexi	Anaerolineae	Caldilineales	Caldilineaceae	372
Archaea	Crenarchaeota	Bathyarchaeia	Bathyarchaeia	Bathyarchaeia	27
Bacteria	Cyanobacteria	Cyanobacteriia	Synechococcales	Cyanobiaceae	66
Bacteria	Cyanobacteria	Sericytocromatia	Sericytocromatia	Sericytocromatia	26
Bacteria	Desulfobacterota	Desulfobacteria	Desulfatiglandales	Desulfatiglandaceae	368
Bacteria	Desulfobacterota	Desulfobaccia	Desulfobaccales	Desulfobaccaceae	449
Bacteria	Desulfobacterota	Desulfobacteria	Desulfobacterales	Desulfobacteraceae	220
Bacteria	Desulfobacterota	Desulfobulbia	Desulfobulbales	Desulfobulbaceae	429
Bacteria	Desulfobacterota	Desulfobulbia	Desulfobulbales	Desulfocapsaceae	1330
Bacteria	Desulfobacterota	Desulfobacteria	Desulfobacterales	Desulfococcaceae	112
Bacteria	Desulfobacterota	Desulfomonilia	Desulfomonilales	Desulfomonilaceae	107
Bacteria	Desulfobacterota	Desulfobacteria	Desulfobacterales	Desulfosarcinaceae	1884
Bacteria	Desulfobacterota	Desulfobulbia	Desulfobulbales	Desulfurivibrionaceae	145
Bacteria	Desulfobacterota	Desulfuromonadia	Desulfuromonadia	Desulfuromonadaceae	115
Bacteria	Desulfobacterota	Desulfuromonadia	Geobacterales	Geobacteraceae	295
Bacteria	Desulfobacterota	Desulfuromonadia	Desulfuromonadia	Geopsychrobacteraceae	305

Bacteria	Desulfobacterota	Desulfuromonadia	Desulfuromonadia	Geothermobacteraceae	152
Bacteria	Desulfobacterota	Syntrophia	Syntrophales	Syntrophaceae	55
Bacteria	Desulfobacterota	Syntrophobacteria	Syntrophobacterales	Syntrophobacteraceae	202
Bacteria	Desulfobacterota	Desulfuromonadia	Desulfuromonadia	Syntrophotaleaceae	78
Bacteria	Elusimicrobiota	Endomicrobia	Endomicrobiales	Endomicrobiaceae	10
Bacteria	Firmicutes	Bacilli	Acholeplasmatales	Acholeplasmataceae	107
Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Peptostreptococcales- Tissierellales	Acidaminobacteraceae	43
Bacteria	Firmicutes	Bacilli	Bacillales	Bacillaceae	150
Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Christensenellales	Christensenellaceae	154
Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Clostridiales	Clostridiaceae	362
Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Lachnospirales	Defluviitaleaceae	44
Bacteria	Firmicutes	Bacilli	Erysipelotrichales	Erysipelotrichaceae	20
Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Peptostreptococcales- Tissierellales	Fusibacteraceae	38
Bacteria	Firmicutes	Bacilli	Haloplasmatales	Haloplasmataceae	13
Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Clostridia	Hungateiclostridiaceae	73
Bacteria	Firmicutes	Bacilli	Izemoplasmatales	Izemoplasmataceae	156
Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Lachnospirales	Lachnospiraceae	126
Bacteria	Firmicutes	Limnochordia	Limnochordia	Limnochordia	56

Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Oscillospirales	Oscillospiraceae	66
Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Peptococcales	Peptococcaceae	10
Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Peptostreptococcales- Tissierellales	Peptostreptococcaceae	748
Bacteria	Firmicutes	Bacilli	Bacillales	Planococcaceae	33
Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Peptostreptococcales- Tissierellales	Proteiniboraceae	175
Bacteria	Firmicutes	Negativicutes	Veillonellales- Selenomonadales	Sporomusaceae	11
Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Peptostreptococcales- Tissierellales	Thermotaleaceae	145
Bacteria	Fusobacteriota	Fusobacteriia	Fusobacteriales	Fusobacteriaceae	93
Bacteria	Gemmatimonadota	Gemmatimonadetes	Gemmatimonadales	Gemmatimonadaceae	52
Bacteria	Hydrogenedentes	Hydrogenedentia	Hydrogenedentiales	Hydrogenedensaceae	15
Bacteria	Latescibacterota	Latescibacteria	Latescibacterales	Latescibacteraceae	33
Bacteria	Latescibacterota	Latescibacterota	Latescibacterota	Latescibacterota	91
Bacteria	Myxococcota	Myxococcia	Myxococcales	Myxococcaceae	46
Bacteria	Myxococcota	Polyangia	Polyangiales	Sandaracinaceae	109
Bacteria	Nitrospirota	Nitrospiria	Nitrospirales	Nitrospiraceae	23
Bacteria	Patescibacteria	Gracilibacteria	Gracilibacteria	Gracilibacteria	18

Bacteria	Patescibacteria	Parcubacteria	Moranbacteria	Moranbactericeae	20
Bacteria	Patescibacteria	Parcubacteria	Parcubacteria	Parcubacteria	12
Bacteria	Patescibacteria	Saccharimonadia	Saccharimonadales	Saccharimonadales	148
Bacteria	Planctomycetota	Planctomycetes	Pirellulales	Pirellulaceae	542
Bacteria	Planctomycetota	Planctomycetes	Planctomycetales	Rubinisphaeraceae	214
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Acetobacterales	Acetobacteraceae	68
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Acidiferrobacterales	Acidiferrobacteraceae	201
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Aeromonadales	Aeromonadaceae	417
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Oceanospirillales	Alcanivoracaceae	177
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Alteromonadales	Alteromonadaceae	203
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Aquaspirillaceae	304
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Arenicellales	Arenicellaceae	131
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Rhizobiales	Beijerinckiaceae	37
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Burkholderiaceae	41
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Cellvibrionales	Cellvibrionaceae	42
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Chitinibacteraceae	68
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Chromatiales	Chromatiaceae	431
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Comamonadaceae	1089
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Ectothiorhodospirales	Ectothiorhodospiraceae	269
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Gallionellaceae	1728

Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Tistrellales	Geminicoccaceae	25
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Cellvibrionales	Halieaceae	273
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Oceanospirillales	Halomonadaceae	85
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Hydrogenophilaceae	1784
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Rhizobiales	Hyphomicrobiaceae	432
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Oceanospirillales	Marinomonadaceae	156
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Rhizobiales	Methyloligellaceae	120
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Methylococcales	Methylomonadaceae	46
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Methylophilaceae	56
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Micavibrionales	Micavibronaceae	12
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Cellvibrionales	Microbulbiferaceae	102
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Pseudomonadales	Moraxellaceae	120
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Nitrosomonadaceae	559
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Oxalobacteraceae	39
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Rhizobiales	Pleomorphomonadaceae	28
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Pseudomonadales	Pseudomonadaceae	277
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Rhizobiales	Rhizobiaceae	478
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Xanthomonadales	Rhodanobacteraceae	32
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Rhodobacterales	Rhodobacteraceae	1091
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Rhodocyclaceae	1407

Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Rhizobiales	Rhodomicobiaceae	47
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Chromatiales	Sedimenticolaceae	27
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Alteromonadales	Shewanellaceae	27
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Salinisphaerales	Solimonadaceae	111
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Sphingomonadales	Sphingomonadaceae	184
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Cellvibrionales	Spongiibacteraceae	49
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Rhizobiales	Stappiaceae	17
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Steroidobacterales	Steroidobacteraceae	206
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Sutterellaceae	39
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Ectothiorhodospirales	Thioalkalospiraceae	14
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Thiomicrospiraes	Thiomicrospiraceae	34
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Thiotrichales	Thiotrichaceae	41
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Steroidobacterales	Woeseiaceae	177
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Rhizobiales	Xanthobacteraceae	294
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Enterobacterales	Yersiniaceae	34
Bacteria	Spirochaetota	Leptospirae	Leptospirales	Leptospiraceae	25
Bacteria	Spirochaetota	Spirochaetia	Spirochaetales	Spirochaetaceae	251
Bacteria	Verrucomicrobiota	Verrucomicrobiae	Chthoniobacterales	Chthoniobacteraceae	75
Bacteria	Verrucomicrobiota	Kiritimatiellae	Kiritimatiellales	Kiritimatiellaceae	26
Bacteria	Verrucomicrobiota	Omnitrophia	Omnitrophales	Omnitrophaceae	43

Bacteria	Verrucomicrobiota	Verrucomicrobiae	Opitutales	Opitutaceae	79
Bacteria	Verrucomicrobiota	Chlamydiae	Chlamydiales	Parachlamydiaceae	12
Bacteria	Verrucomicrobiota	Verrucomicrobiae	Pedosphaerales	Pedosphaeraceae	714
Bacteria	Verrucomicrobiota	Verrucomicrobiae	Opitutales	Puniceicoccaceae	94
Bacteria	Verrucomicrobiota	Verrucomicrobiae	Verrucomicrobiales	Rubritaleaceae	331
Bacteria	Verrucomicrobiota	Verrucomicrobiae	Verrucomicrobiales	Verrucomicrobiaceae	80
Bacteria	Zixibacteria	Zixibacteria	Zixibacteria	Zixibacteria	76

Tabla 6. Identificaciones a nivel de familia correspondiente a las secuencias de la muestra MBS3 de sedimentos de manglar.

MBS3					
Dominio	Filo	Clase	Orden	Familia	Secuencias
Bacteria	Acidobacteriota	Acidobacteriae	Acidobacterales	Acidobacteriaceae	212
Bacteria	Acidobacteriota	Acidobacteriae	Acidobacteriae	Acidobacteriae	40
Bacteria	Acidobacteriota	Holophagae	Holophagales	Holophagaceae	91
Bacteria	Acidobacteriota	Acidobacteriae	Acidobacterales	Koribacteraceae	77

Bacteria	Acidobacteriota	Acidobacteriae	Solibacterales	Solibacteraceae	43
Bacteria	Actinobacteriota	Acidimicrobia	Acidimicrobiales	Acidimicrobiaceae	84
Bacteria	Actinobacteriota	Actinobacteria	Frankiales	Acidothiromycetaceae	78
Bacteria	Actinobacteriota	Acidimicrobia	Microtrichiales	Illumatobacteraceae	37
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Flavobacterales	Cryomorphaceae	12
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Bacteroidales	Dysgonomonadaceae	13
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Flavobacterales	Flavobacteriaceae	116
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Sphingobacterales	Lentimicrobiaceae	77
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Bacteroidales	Marinifilaceae	19
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Bacteroidales	Marinilabiliaceae	76
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Cytophagales	Microscillaceae	26
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Bacteroidales	Paludibacteraceae	106
Bacteria	Bacteroidota	Bacteroidia	Bacteroidales	Prolixibacteraceae	153
Bacteria	Bdellovibrionota	Bdellovibrionia	Bdellovibrionales	Bdellovibrionaceae	24
Bacteria	Campylobacterota	Campylobacteria	Campylobacterales	Arcobacteraceae	17
Bacteria	Campylobacterota	Campylobacteria	Campylobacterales	Sulfurimonadaceae	16
Bacteria	Chloroflexi	Anaerolineae	Anaerolineales	Anaerolineaceae	19
Bacteria	Deferribacterota	Deferribacteres	Deferribacterales	Deferribacteraceae	35
Bacteria	Desulfobacterota	Desulfobacteria	Desulfatiglandales	Desulfatiglandaceae	40
Bacteria	Desulfobacterota	Desulfobulbia	Desulfobulbales	Desulfocapsaceae	91
Bacteria	Desulfobacterota	Desulfuromonadia	Desulfuromonadia	Geopsychrobacteracea e	49
Bacteria	Desulfobacterota	Syntrophobacteria	Syntrophobacterales	Syntrophobacteraceae	39
Bacteria	Firmicutes	Bacilli	Acholeplasmatales	Acholeplasmataceae	269
Bacteria	Firmicutes	Bacilli	Alicyclobacillales	Alicyclobacillaceae	58
Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Christensenellales	Christensenellaceae	10

Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Clostridiales	Clostridiaceae	17
Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Peptostreptococcales -Tissierellales	Fusibacteraceae	29
Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Clostridia	Hungateiclostridiaceae	26
Bacteria	Firmicutes	Bacilli	Izemoplasmatales	Izemoplasmataceae	398
Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Lachnospirales	Lachnospiraceae	30
Bacteria	Firmicutes	Clostridia	Peptostreptococcales -Tissierellales	Peptostreptococcaceae	212
Bacteria	Firmicutes	Sulfobacillia	Sulfobacillales	Sulfobacillaceae	15
Bacteria	Nitrospirota	Leptospirillia	Leptospirillales	Leptospirillaceae	163
Bacteria	Patescibacteria	Gracilibacteria	Absconditabacteriale s	Absconditabacteriaceae	11
Bacteria	Patescibacteria	Gracilibacteria	Gracilibacteria	Gracilibacteria	17
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadot a	Acetobacterales	Acetobacteraceae	795
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Acidiferrobacterales	Acidiferrobacteraceae	121
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Ectothiorhodospirales	Acidihalobacteraceae	153
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Aeromonadales	Aeromonadaceae	73
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Alteromonadales	Alteromonadaceae	41
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadot a	Rhizobiales	Beijerinckiaceae	16
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Comamonadaceae	43
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Gallionellaceae	252
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Hydrogenophilaceae	23
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadot a	Caulobacterales	Hyphomonadaceae	10
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Oceanospirillales	Marinomonadaceae	11

Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Methylophilaceae	15
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Burkholderiales	Nitrosomonadaceae	87
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Rhizobiales	Rhizobiaceae	91
Bacteria	Pseudomonadota	AlphaPseudomonadota	Sphingomonadales	Sphingomonadaceae	17
Bacteria	Pseudomonadota	Gammaproteobacteria	Steroidobacterales	Steroidobacteraceae	19
Bacteria	Spirochaetota	Spirochaetia	Spirochaetales	Spirochaetaceae	114
Bacteria	Verrucomicrobiota	Verrucomicrobiae	Opitutales	Opitutaceae	43
Bacteria	Verrucomicrobiota	Verrucomicrobiae	Pedosphaerales	Pedosphaeraceae	214

Filos compartidos

De las tres muestras; 19 filos de los 39 totales encontrados son compartidos entre sitios (Figura 2) es decir el 48%, siendo Pseudomonadota, Bacteroidota, Dasulfobacterota, Firmicutes y Verrucomicrobiota los más abundantes. Por otra parte, los menos abundantes fueron Cyanobacteria, Zixibacteria y Sumerlaeota.

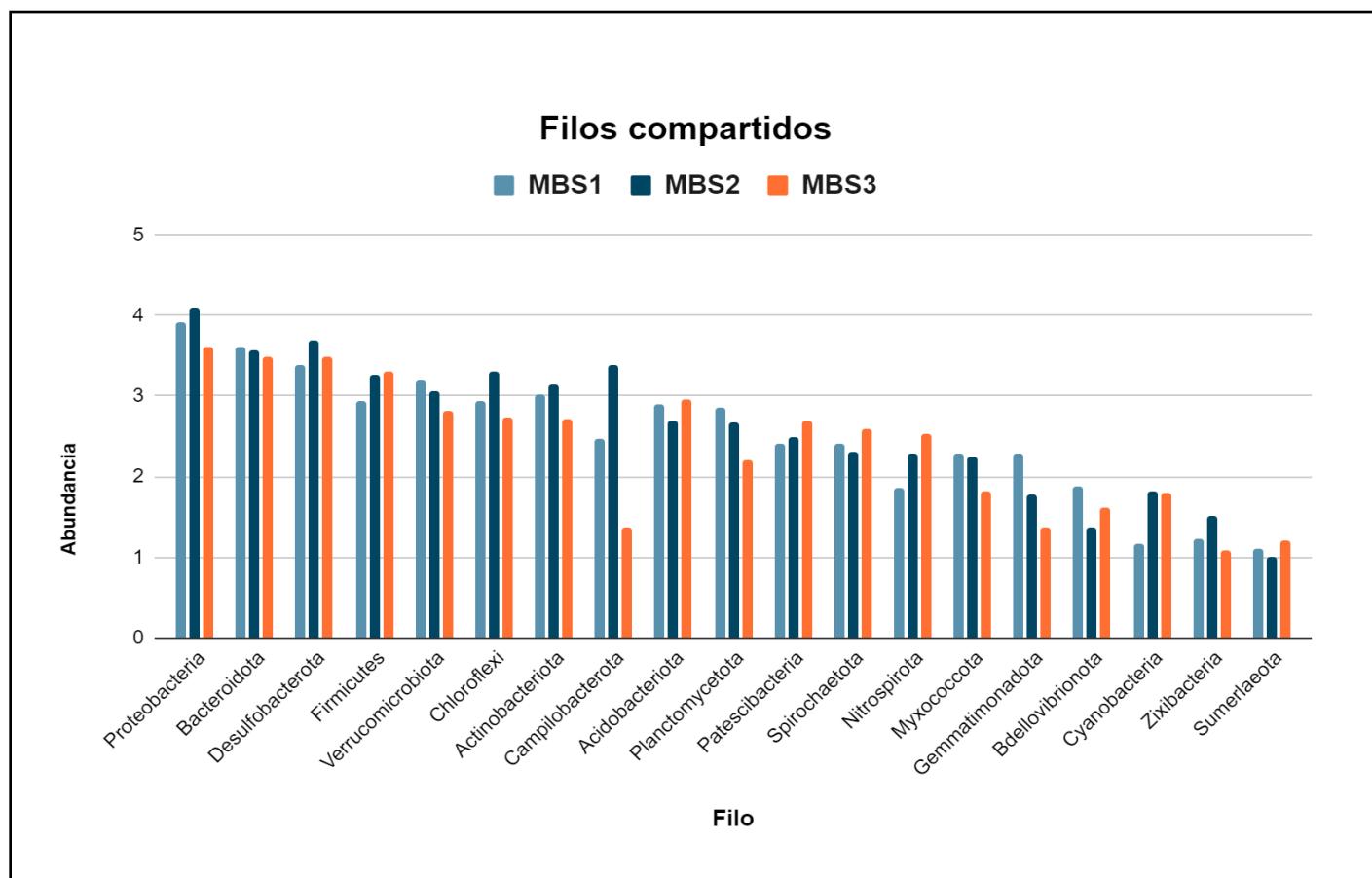
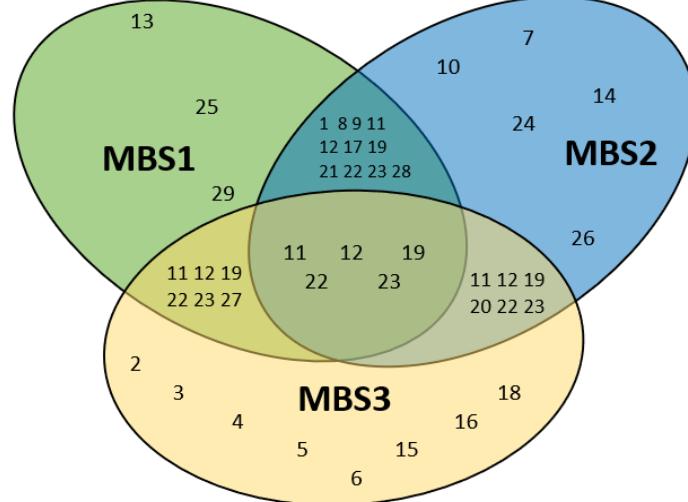


Imagen 4. Abundancia de los 19 filos compartidos entre las tres muestras de sedimento de manglar.

Familias compartidas

Las tres muestras de sedimento no solo contienen filos que solo están presentes en un sitio en particular y los tres sitios en general, sino que también a nivel de familias

hay una dinámica de secuencias correspondientes a familias compartidas entre los sitios particulares (Figura 3) en el diagrama de Venn podemos observar las 29 familias compartidas y como estas se encuentran repartidas entre los tres sitios, siendo MBS2 la muestra con mayor número de familias y MBS3 con menos número de familias compartidas.



Filo	Familia	Id
Chloroflexi	Anaerolineaceae	1
Pseudomonadota	Acetobacteraceae	2
Firmicutes	Acholeplasmataceae	3
Pseudomonadota	Acidiferrobacteraceae	4
Acidobacteriota	Acidihalobacteraceae	5
Acidobacteriota	Acidobacteriaceae	6
Campilobacterota	Arcobacteraceae	7
Pseudomonadota	Comamonadaceae	8
Desulfobacterota	Desulfocapsaceae	9
Desulfobacterota	Desulfosarcinaceae	10
Bacteroidota	Flavobacteriaceae	11
Pseudomonadota	Gallionellaceae	12
Desulfobacterota	Geobacteraceae	13
Pseudomonadota	Hydrogenophilaceae	14

Filo	Familia	Id
Firmicutes	Izemoplasmataceae	15
Nitrospirota	Leptospirillaceae	16
Pseudomonadota	Nitrosomonadaceae	17
Bacteroidota	Paludibacteraceae	18
Verrucomicrobiota	Pedosphaeraceae	19
Firmicutes	Peptostreptococcales	20
Planctomycetota	Pirellulaceae	21
Bacteroidota	Prolixibacteraceae	22
Pseudomonadota	Rhizobiaceae	23
Pseudomonadota	Rhodanobacteraceae	24
Pseudomonadota	Rhodobacteraceae	25
Pseudomonadota	Rhodocyclaceae	26
Spirochaetota	Spirochaetaceae	27
Campilobacterota	Sulfurimonadaceae	28
Pseudomonadota	Xanthobacteraceae	29

Imagen 5. Diagrama de Venn de las familias compartidas totales repartidos entre muestras de sedimentos de manglar.

Árbol filogenético

El árbol filogenético construido a partir de las tres muestras de sedimento de manglar tuvo una mayor diversificación en los filos de Bacteroidota, Pseudomonadota, Actinobacteria, Desulfobacterota, Verrucomicrobiota y Firmicutes.

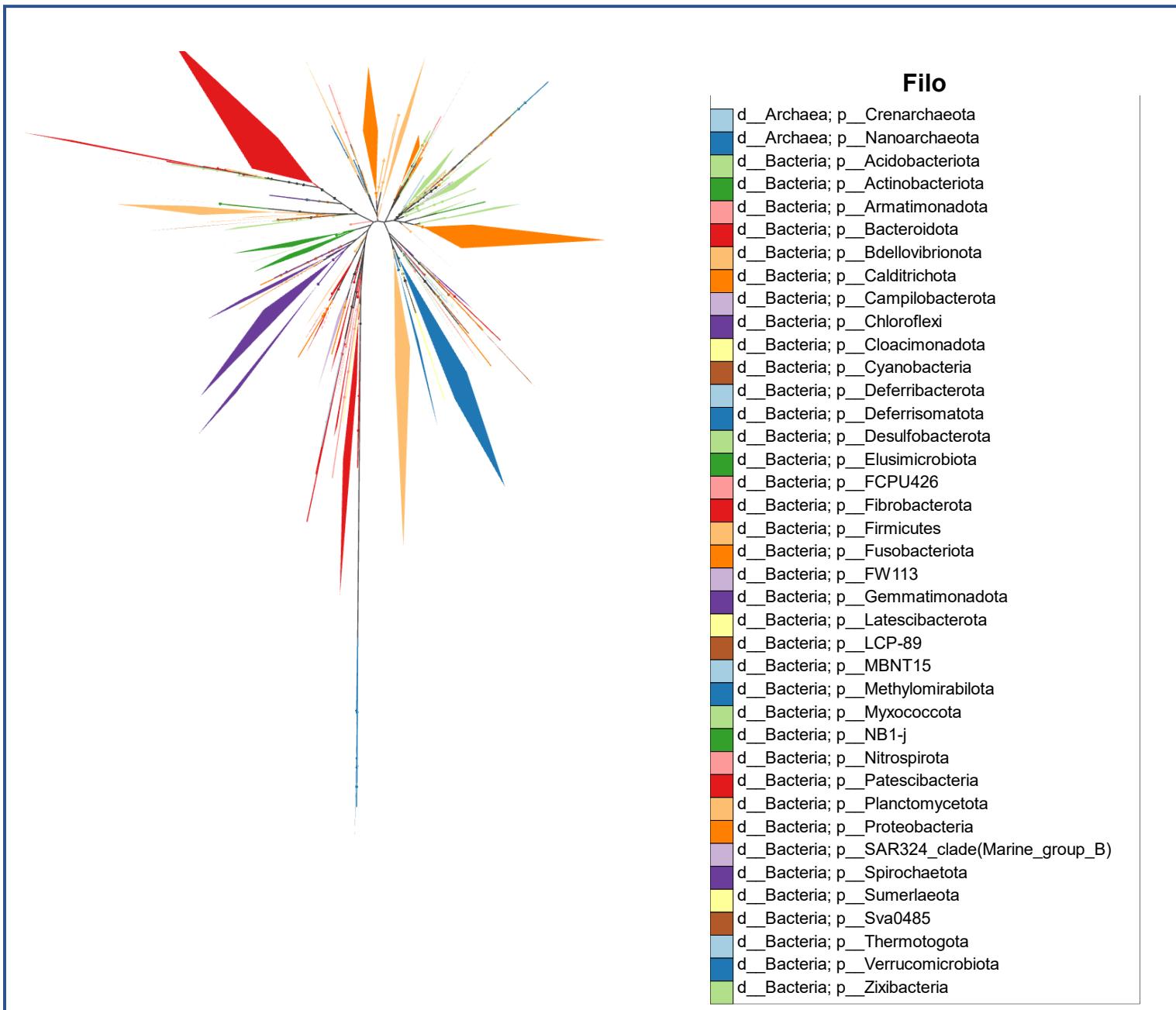


Imagen 6. Árbol filogenético basado en secuencias bacterianas ribosomales 16S, de las tres muestras analizadas de sedimento de manglar, utilizando el algoritmo Fast Tree con 1000 bootstrap.

Parámetros fisicoquímicos

Las muestras de agua de los tres sitios presentaron niveles de pH similares donde MBS1 tuvo el valor más bajo (6.0) y MBS3 el más alto (7.1). Para los valores de salinidad de igual forma MBS1 y MBS2 fueron valores similares con 23.4 psu y 22.0 psu ppm, mientras que para MBS3 fue de 24 psu haciendo que este sitio fuera el que tuviera mayor salinidad. La conductividad eléctrica fue de 30.9 ms/cm para MBS1 y 32.6 ms/cm y un menor valor para MBS3 con 16.2 ms/cm.

Tabla 7. Parámetros fisicoquímicos obtenidos de las muestras de agua de los sitios

	MBS1	MBS2	MBS3
pH	6.0	6.1	7.1
Salinidad	23.4 psu	22.0 psu	24 psu
Conductividad	30.9 ms/cm	32.6 ms/cm	16.2 ms/cm

Discusión

Entre todas las muestras se obtuvieron 1677 ASV's que se clasificaron en 39 phyla, 96 clases, 136 órdenes, 291 familias y 361 géneros donde MBS2 fue el sitio con mayor número de ASV's con 830, seguido de MBS1 con 591 y finalmente MBS3 con 256. Esto explica la diferencia de identificaciones taxonómicas entre las muestras, ya que MBS2 fue el sitio con mayor porcentaje de identificaciones y MBS3 el menor.

De acuerdo con las secuencias identificadas, el 50% se agrupó en dos filos; Pseudomonadota con el 34.6% de las secuencias, donde MBS2 fue el sitio de mayor porcentaje de secuencias con 49.6% contra MBS3 con menor porcentaje 16.7 %, el

otro filo Bacteroidota con 14.9%, donde MBS1 fue el sitio con mayor porcentaje 37.6 % y MBS3 con el menor 28.3 %.

Se sabe que los filos Pseudomonadota y Bacteroidota son los organismos heterótrofos más prominentes en las aguas superficiales marinas (Stevens et al., 2005) y que las Pseudomonadotas son un filo ubicuo y abundante que se distribuye ampliamente en ambientes marinos y juega un papel importante en la fijación de nitrógeno y el ciclo de nutrientes (Kersters et al., 2006; An et al., 2019; Sun et al., 2019).

La mayoría de los filos dominantes en los sedimentos de los manglares, como Pseudomonadota y Acidobacteria, son organismos facultativos que pueden sobrevivir en hábitats anaeróbicos saturados de agua como los ecosistemas de manglar (Zhang et al., 2014). Por otro lado, estos phyla Bacteroidetes y Pseudomonadota (principalmente Alpha-, Beta- y Gammaproteobacteria) generalmente se consideran microorganismos copiotróficos (o estrategas r), que prosperan en condiciones de alta disponibilidad de nutrientes (Fierer et al., 2007, Eilers et al., 2010, Nemergut et al., 2010, Chen et al., 2015).

En estudios como el de Alzubaidy et al., 2016 el enriquecimiento de bacterias de estos dos filos en suelo de rizosfera de especies de manglar es valioso para las plantas y el ecosistema de manglar en general, ya que podría desempeñar funciones biológicas importantes al eliminar el nitrógeno de los cuerpos de agua eutróficos en los humedales de manglar, pues las bacterias pertenecientes al filo Pseudomonadota son generalmente microorganismos copiotróficos que prosperan en condiciones de alta disponibilidad de nutrientes (Chen et al., 2016). Estos copiotrofos pueden crecer rápidamente en "hotspots" del sustrato rizosférico con altas concentraciones de exudados de raíces o fuentes de C orgánico como lo son la materia orgánica de los ecosistemas de manglar, por lo que las condiciones de estructura y composición ambiental de los sitios de estudio tienen estas condiciones.

El aumento en la abundancia relativa de estos dos filos estuvo representado principalmente por clases como Gammaproteobacteria y AlphaPseudomonadota para el filo de Pseudomonadota y la clase Bacteroidia para Bacteroidota.

Estas Gammaproteobacteria estaban relacionadas con bacterias oxidantes de azufre simbióticas y de vida libre (Liang et al., 2007). Es más probable que la vía oxidativa del nitrógeno en los sedimentos de los manglares esté mediada por miembros que pertenecen a la clase Gammaproteobacteria (Li et al., 2011).

En cuanto a las poblaciones de Gammaproteobacterias en este ambiente son reconocidas por mantener procesos como la oxidación del azufre (B. Jørgensen et al., 2019; Lenk et al., 2010), y fijación de carbono, principalmente por la asimilación de acetato y de materia orgánica proveniente de la columna de agua (*marine snow*) (Dyksma, Lenk, Sawicka & Mußmann, 2018; Dyksma et al., 2016).

Estos resultados concuerdan también con estudios previos en especies de manglares como *Avicennia marina* en el mar rojo, *Rhizophora mangle* en el golfo de México y *Kandelia candel* en las costas oeste de China. Dentro de estos filos se encontraron en mayor porcentaje familias como Prolixibacteraceae y Flavobacteriaceae. Se ha informado que las Flavobacteriaceae, un grupo microbiano central de lodos granulares anaeróbicos y/o halófilos, son responsables de la secreción de sustancias poliméricas y la purificación del agua (Xiong et al., 2020; Cui et al., 2021) y en menor proporción Cyclobacteriaceae, los integrantes de esta familia tienen una amplia gama de propiedades fisiológicas como rango de temperatura de crecimiento, rango de salinidad y reducción de nitrato; y propiedades quimiotaxonómicas (AnilKumar et al., 2014) lo que hace posible su prevalencia en el ecosistema.

El otro 50% de las secuencias a nivel de filo se agruparon en Desulfobacterota, Firmicutes, Verrucomicrobiota, Chloroflexi, Actinobacterota, Campylobacterota, Acidobacterota y Planctomycetota. En estos filos se agruparon miembros de géneros con características metabólicas bien conocidas de reducción anaeróbica de sulfato, incluyendo familias como Desulfobulbus, Desulfuromonas, Desulfobacter y Desulfatitalea.

En manglares de China investigadores también reportan abundancias de Desulfobulbia y Desulfobacteria que se asocian con un alto potencial metabólico en los ciclos de C, N y P (Zhu et al., 2018), por lo que esto puede facilitar el crecimiento de las plantas de manglares al acelerar la transformación y utilización de nutrientes que se encuentran disponibles en el sedimento.

Para filos en menor abundancia como Bacteroidota (Meng et al., 2019) informo de funciones asociadas a este taxón, como la secreción de sustancias bioacumulativas y degradadoras debido a su función en el metabolismo de la celulosa (Meng et al., 2019). En nuestras secuencias también encontramos DeltaPseudomonadota que otros autores las reportan mayormente en ambientes como el fondo marino y que, por otra parte, son reconocidas por abundar en zonas donde existe una buena concentración de hidrocarburos y sulfatos (Vigneron et al., 2017; Davidova et al., 2018), por lo que en ese sentido coincide con el mayor porcentaje de abundancia en las muestras MBS1 y MBS2 que son los sitios más cercanos al puerto y la zona de maniobras de maquinaria pesada y, por lo tanto, pudiera estar más expuestos a estos compuestos

Se ha informado que casi el 35 % de los manglares en todo el mundo se han contaminados con metales en las últimas décadas (Alongi, 2002; Feller et al., 2010). En particular, los sedimentos de manglares, como parte importante de los ecosistemas de manglares, tienen una gran capacidad para retener metales del agua de mar mareal y escorrentías estuarinas y superficiales, y se consideran reservorios de metales en ambientes costeros (Tam y Wong, 2000; Bastakoti et al., 2018).

Lo anterior nos remite al papel vital que juegan los microorganismos reductores de sulfato en la oxidación de la materia orgánica, la degradación de compuestos tóxicos tales como compuestos aromáticos y de cadena larga (Muyzer y Stams, 2008), y la producción resultante de H₂S que reacciona con otros compuestos como fosfatos de hierro insolubles (Alongi et al., 1992), liberando fosfato y otros iones esenciales para la nutrición de las plantas (Rodríguez y Fraga, 1999).

La reducción de sulfato en los manglares es impulsada por las altas concentraciones de sulfato en el agua de mar que los inunda regularmente y este proceso metabólico generalmente se percibe como uno de los más importantes en estos ecosistemas (Sherman et al., 1998).

Los metales pesados pueden tener un impacto significativo en la diversidad bacteriana de algunos filos (Shao et al., 2017) encontró asociación entre la abundancia de Chloroflexi y el nivel de Cu, lo que indica que las bacterias Chloroflexi tienen una fuerte resistencia al cobre.

Por otra parte, Schneider et al. (2017) encontraron que la abundancia relativa de Pseudomonadotas fue elevada en sitios con niveles más altos de Pb y, aunque en este trabajo no se midieron perfiles de elementos, si se tienen estos grupos taxonómicos bien representados.

También se encontraron bacterias con otros metabolismos como las nitrospiras que son bacterias aeróbicas quimiolitoautotróficas oxidantes de nitritos, participan principalmente en la transformación del amoníaco o la sal de amonio en nitrato en el suelo y aumentan la utilización de la nutrición nitrogenada por parte de las plantas (Aguilar et al., 2019).

Otro filo presente fueron las Pseudomonas que poseen una amplia versatilidad metabólica y son capaces de usar nitrato y nitrito como aceptores de electrones (Arai, 2011; Scala & Kerkhof, 1998), por lo que su aumento poblacional puede estar relacionado con estos compuestos y su versatilidad metabólica.

También se sugiere que muchas bacterias anammox afiliadas al filo Planctomycetes impulsan la oxidación anaeróbica de amonio (anammox) y desempeñan funciones esenciales en el proceso de transformación del nitrógeno en los ecosistemas de manglares (Li et al., 2018).

Algunas bacterias asociativas como Xanthobacter que puede considerarse una bacteria fijadora de N y los miembros de este género se pueden encontrar en agua dulce, suelo húmedo que contiene un alto porcentaje de materiales orgánicos en descomposición y en los sedimentos.

En sitios como MBS3 que, por su ubicación era el sitio más conservado, hubo un alto porcentaje de taxones únicos como la clase clatridichia donde los miembros conocidos de este orden son anaerobios obligados, termófilos moderados y neutrófilos, que crecen quimioorganoheterotróficamente por fermentación de péptidos o carbohidratos, por respiración anaeróbica con nitrato o quimiolitoheterotróficamente usando hidrógeno molecular como donante de electrones con nitrato como acceptor de electrones. Generalmente habitan en ambientes hidrotermales submarinos de aguas profundas o poco profundas

Los porcentajes de asignación taxonómica de las secuencias fue casi del 100% hasta el nivel de familia con el 6.8% de secuencias sin asignar. A nivel de género solo se pudieron asignar taxonómicamente el 58% y finalmente a nivel de especie no se pudo realizar alguna asignación.

Por lo que estos números reflejan el desconocimiento que permea en este tipo de datos en los ecosistemas de manglar y que son necesarios estudiar para comprender de una manera más integral el funcionamiento de estos ecosistemas y aunque los enfoques moleculares filogenéticos para evaluar la diversidad microbiana en ambientes naturales han sido bien desarrollados y ampliamente utilizados en la última década, nuestro conocimiento de la microbiología del ecosistema de manglares todavía se basa en gran medida en estudios dependientes del cultivo (Holguín et al., 2001)

Finalmente, los filos principales coinciden en su mayoría con los perfiles de diversidad bacteriana de otros estudios efectuados en sedimentos de manglar en el mundo (Jiang et al., 2013; Alzubaidy et al., 2016; Cheung et al., 2018; Haldar y Nazaret, 2018; Zeng et al., 2023; Gómez-Acata et al., 2023). En este trabajo se obtuvieron representaciones a nivel familia que no se reportan en otros trabajos y, por lo tanto, esta nueva información podría ayudar a tener una mejor aproximación a lo que existe en los sedimentos de los manglares e inferir un poco sobre la dinámica y procesos ecológicos de estos.

Por otro lado, no existió un patrón de composición homogéneo entre los tres sitios ya que aún para los sitios con más filos compartidos (MBS1 y MBS2) los porcentajes de abundancias relativas fueron diferentes, por lo que inferimos que aunque estos dos sitios están en el mismo estero, sus valores de salinidad y conductividad un poco más altos en MBS2 podían ser variables que modifican los porcentajes de abundancia relativa.

Estos cambios en las variables tienen que ver por su cercanía a la zona de transición al mar y que MBS1 estaría en una zona más tierra adentro, los niveles de pH entre estas dos muestras eran casi iguales con 6.0 (MBS1) y 6.1 (MBS2) y también como anteriormente se mencionaron los distintos tipos de metabolismos en estos microorganismos están sujetos a los recursos disponibles en el ambiente, es por eso que factores como la salinidad son importantes ya que también esta suele estar asociada con el aumento de la conductividad eléctrica regulando así el intercambio de electrones entre los diferentes taxones presentes y, por otra parte, la variación de la salinidad del suelo puede cambiar la abundancia de las comunidades bacterianas del suelo y afectar su función en los ecosistemas costeros salinos (Wang et al., 2019).

El suelo de la rizosfera de los manglares es un aspecto importante ya que recibe continuamente aportes de nutrientes de la exudación de las raíces de las plantas, lo que convierte a la rizosfera en un nicho rico en carbono para el establecimiento de comunidades microbianas (Gomes et al., 2014; Chen et al., 2016; Sasse et al., 2018) y por otro lado Tong et al. (2019) comparó la distribución biogeográfica de la comunidad bacteriana de los sedimentos en seis manglares de China descubriendo que la presencia de plantas de mangle estaba positivamente correlacionada con la abundancia, riqueza y diversidad bacteriana encontradas en sus sedimentos.

En otros trabajos, los valores de las acidobacterias tuvieron el valor relativo más alto. Abundancia en suelos planos de baja marea con pH más alto. Esto puede estar relacionado con las características del suelo de los humedales de manglares, ya que el tipo de suelo en los humedales de manglares es un suelo de sulfato ácido, la

inundación prolongada por mareas en la llanura de marea baja conducirá a un aumento significativo en el pH del suelo ácido (Zhang et al., 1991).

Con el aumento de la elevación de las mareas, el cambio más significativo en los factores fisicoquímicos del suelo es el aumento del potencial redox y la salinidad del suelo. Además, la aireación del suelo de la rizosfera probablemente sea mejor que la del suelo a granel debido a la pérdida radial generalizada de oxígeno de la raíz del mangle. En este caso, es razonable ver el aumento en la abundancia de estas bacterias aerobias obligadas y tolerantes a la sal en el suelo de la rizosfera (Yin, & Yan Z. 2020) estudios como el anterior mencionado han demostrado que el suelo de la rizosfera contiene una mayor diversidad bacteriana a comparación del suelo a granel, lo que indica que las plantas de mangle tienen un efecto significativo de la rizosfera en la composición de la comunidad microbiana del suelo de los ecosistemas de manglar.

El suelo de la rizosfera recibe continuamente aportes de nutrientes de la exudación de las raíces de las plantas, lo que convierte a la rizosfera en un nicho rico en carbono para el establecimiento de comunidades microbianas (Gomes et al., 2014; Chen et al., 2016; Sasse et al., 2018).

Las características de la inundación a largo plazo y el ambiente anaeróbico de la llanura de marea baja hacen que la respiración del suelo esté gobernada principalmente por la reducción de azufre y Fe, y la mineralización. La velocidad de la descomposición de la materia orgánica se inhibe significativamente, lo que ayuda a la acumulación de carbono orgánico en el suelo, por lo que la diversidad microbiana del suelo es el principal mantenedor del equilibrio del flujo de C en los humedales de manglares (Otero et al., 2017; Simone et al., 2019).

Conclusiones

No existió un patrón de composición homogéneo entre los tres sitios ya que aún para los sitios con más filos compartidos (MBS1 y MBS2) los porcentajes de abundancias relativas fueron diferentes por lo que inferimos que aún que estos dos sitios están en el mismo estero sus valores de salinidad y conductividad un poco más altos en MBS2 podían ser variables que modificaran los porcentajes de abundancia relativa, estos cambios en las variables tienen que ver por su cercanía a la zona de transición al mar y que MBS1 estaría en una zona más tierra adentro, los niveles de pH entre estas dos muestras eran casi iguales con 6.0 (MBS1) y 6.1 (MBS2)

Las abundancias relativas en las tres muestras fueron heterogéneas, no se tuvo un patrón específico de dispersión o abundancias, esto puede ser por las variables ambientales de cada sitio. Tales diferencias pueden ser un reflejo de la diferente ubicación geográfica, especies de plantas y/o características fisicoquímicas de las muestras, lo que conduciría a diferentes composiciones de las comunidades.

La mayoría de los grupos taxonómicos identificados corresponden a miembros con metabolismos anaeróbicos reductores de sulfatos, oxidación de compuestos y elementos como azufre, fósforo, carbono, sulfuro y oxígeno, lo que propicia el ciclaje de nutrientes en el ambiente.

Nuestros resultados a nivel de filo y clase coinciden en su mayoría con otros trabajos reportados anteriormente en otras partes del mundo, pero sí existen diferencias a niveles de familia y géneros presentes en nuestros sitios.

Los sitios MBS1 y MBS2 presentaron la mayoría de los filos identificados en las secuencias obtenidas, esto podría deberse a su cercanía con la zona de transición costera, donde los parámetros fisicoquímicos podrían actuar como una presión de

selección y ofrecer gradientes de condiciones para que cada grupo aproveche un nicho.

El sitio MBS3 presentó un menor porcentaje de filos, pero a diferencia de los otros dos sitios tuvo el porcentaje de filos menos compartido, por lo que podríamos también suponer que entre más conservado el sitio pudiera ser más homogénea su composición.

Este trabajo es uno de los primeros en describir la diversidad de bacterias en los sedimentos del ecosistema de manglar en el Pacífico mexicano, por lo que es un punto de partida para conocer la biodiversidad en conjunto.

Las metodologías de secuenciación masiva de genes ribosomales ARNr 16S ayudan a tener una mejor aproximación de la diversidad existente en distintos ecosistemas, contrario a técnicas tradicionales como los cultivos, ya que algunos organismos no son cultivables y no se pueden cuantificar o estudiar.

Perspectivas

Este estudio se centró en describir comunidades bacterianas. La literatura sugiere que otros grupos, como arqueas y hongos, desarrollan también un papel importante en la movilización de compuestos y elementos en estos ecosistemas. Por tanto, un análisis de genes ribosomales específico para estos grupos podría ampliar nuestra comprensión de la diversidad de los manglares bajo estudio.

Considerando los resultados obtenidos podríamos estudiar a las comunidades microbianas con otros enfoques, como los análisis metagenómicos y de cultivo. Con los estudios metagenómicos se podría conocer el potencial funcional de las comunidades de los sedimentos de manglar evitando así el enfoque a sólo secuencias masivas que corresponden a un único marcador molecular. Además, un estudio metagenómico podría brindar acceso a secuencias genómicas de otros

organismos además de bacterias, y evitar los sesgos inherentes a la amplificación de genes. Se tendría así una mejor compresión de la composición de las comunidades. Con las técnicas de cultivo, se podría estudiar con más profundidad a la fracción cultivable de las comunidades presentes en los sedimentos. Incluso sería posible secuenciar genomas de microorganismos cultivados para conocer su potencial genético y así apoyar a las predicciones sobre su participación metabólica dentro de las comunidades.

Estos ecosistemas presentan una alta variación de condiciones a través del día y en temporadas, por lo que se recomienda realizar muestreos adicionales tomando en cuenta más parámetros fisicoquímicos y ambientales. Además de las propuestas anteriores, sería necesario un mayor esfuerzo de muestreo para poder estimar mejores índices de diversidad de los sitios. Así como poder realizar correlaciones entre variables fisicoquímicas para robustecer la información. Esto sería de importancia para describir mejor a la diversidad microbiana presente en los sedimentos asociados a los manglares de estudio.

Debido al desarrollo antropogénico en las regiones costeras del país, así como en la zona adyacente a nuestro sitio de estudio, se propone que proyectos futuros deberían examinar la riqueza y composición microbiana en manglares con mayor degradación.

Bibliografía

- Aguilar L., Gallegos Á., Arias C.A., I. Ferrera, O. Sánchez, R. Rubio, C. Pérez. Microbial nitrate removal efficiency in groundwater polluted from agricultural activities with hybrid cork treatment wetlands. *Sci. Total Environ.*, 653 (2019), pp. 723-734.
- Alcántara-Carrió J, Mahiques MM, Goya SC, Fontán-Bouzas A (2018) Sedimentary dynamics of a subtropical tidal flat sheltered inside a coastal channel (Araçá Bay, SE, Brazil). *Ocean Coast Manag* 164:32–41.
- Alongi DM (2008) Mangrove forests: resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. *Estuar Coast Shelf Sci* 76:1–13.
- Adeel and Robert Pomeroy (2002). Assessment and management of mangrove ecosystems in developing countries. *Trees-Structure and Function*, 16(2), 235-238.
- Alongi D.M. The role of bacteria in nutrient recycling in tropical mangrove and other coastal benthic ecosystems, *Hydrobiologia*, 1994, vol. 285 (pg. 19-32).
- Alongi, D. M., Boto, K. G., & Robertson, A. I. (1992). Nitrogen and phosphorus cycles. *Tropical mangrove ecosystems*, 41, 251-292.
- Alongi, D. M. (2002). Present state and future of the world's mangrove forests. *Environmental conservation*, 29(3), 331-349.
- Ainsworth E.A., Long S.P. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytol.*, 2005, vol. 165 (pg. 351-372).

Aerts R. The advantages of being evergreen, Trends Ecol. Evol., 1995, vol. 10 (pg. 402-407).

Aburto-Oropeza O, Ezcurra E, Danemann G, Valdez V, Murray J, Sala E. Mangroves in the Gulf of California increase fishery yields. PNAS. 2008;105: 10456-10459.

An J., Liu C., Wang Q., Yao M., Rui J., Zhang S., Li X. Soil bacterial community structure in Chinese wetlands. Geoderma, 337 (2019), pp. 290-299.

A.J. Basáñez-Muñoz, C. Domínguez-Barradas, A. Serrano-Solís, C. González-Gándara, G. Carmona-Díaz, M. Cruz-Martínez. Seed germination of *Conocarpus erectus* var. *sericeus* E. Forst. Ex dc. in laboratory conditions. Polibotanica, 31 (2011), pp. 61-70.

A.E. Moftah, A.R.I. Al-Humaid Response of buttonwood (*Conocarpus erectus*) trees to drought conditions, JAMS, 12 (2007), pp. 21-34.

Andrews S. 2010. FastQC: a quality control tool for high throughput sequence data. <https://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc>.

AnilKumar, P., & Srinivas, T. N. R. (2014). The family Cyclobacteriaceae. Berlin: Springer-Verlag.

Arai, H. (2011). Regulation and Function of Versatile Aerobic and Anaerobic Respiratory Metabolism in *Pseudomonas aeruginosa*.Frontiers In Microbiology,2.

Ball M.C., Cocharane M.J., Rawson H.M. Growth and water use of the mangroves *Rhizophora apiculata* and *R. stylosa* in response to salinity and humidity under ambient and elevated concentrations of atmospheric CO₂, Plant Cell Environ., 1997, vol. 20 (pg. 1158-1166).

Bastakoti, U., Robertson, J., & Alfaro, A. C. (2018). Spatial variation of heavy metals in sediments within a temperate mangrove ecosystem in northern New Zealand. Marine pollution bulletin, 135, 790-800.

Brander LM, Wagtendonk AJ, Hussain SS, McVittie A, Verburg PH, de Groot RS, van der Ploeg S (2012) Ecosystem service values for mangroves in Southeast Asia: a meta-analysis and value transfer application. *Ecosyst Serv* 1:62–69.

Bernardino AF, Sanders CJ, Bissoli LB, Gomes LEDO, Kauffman JB, Ferreira TO (2020) Land use impacts on benthic bioturbation potential and carbon burial in Brazilian mangrove ecosystems. *Limnol Oceanogr* 65:2366–2376.

Bosire J.O., Dahdouh-Guebas F., Kairo J.G., Dehairs F., Kazungu J., Koedam N.. Litter degradation and C: N dynamics in reforested mangrove plantations, *Biol. Conserv.*, 2005, vol. 126 (pg. 287-295).

Carugati L, Gatto B, Rastelli E, Martire ML, Coral C, Greco S, Danovaro R (2018) Impact of mangrove forests degradation on biodiversity and ecosystem functioning. *Sci Rep* 8:13298.

Caporaso, J. G., Kuczynski, J., Stombaugh, J., Bittinger, K., Bushman, F. D., Costello, E. K., Fierer, N., Peña, A. G., Goodrich, J. K., Gordon, J. I., Huttley, G. A., Chen L., Brookes P.C., Xu J., Zhang J., Zhang C., X. Zhou, Luo Y. Structural and functional differentiation of the root-associated bacterial microbiomes of perennial ryegrass. *Soil Biol. Biochem.*, 98 (2016), pp. 1-10.

Kelley, S. T., Knights, D., Koenig, J. E., Ley, R. E., Lozupone, C. A., McDonald, D., Muegge, B. D., Pirrung, M., Reeder, J., ... Knight, R. (2010). QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nature methods*, 7(5), 335–336.

Callahan BJ, McMurdie PJ, Rosen MJ, Han AW, Johnson AJ, Holmes SP. 2016. DADA2: high-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nat Methods* 13:581–583.

Cahoon, D. R., Hensel, P., Rybczyk, J., McKee, K. L., Proffitt, C. E., & Perez, B. C. (2003). Mass tree mortality leads to mangrove peat collapse at Bay Islands, Honduras after Hurricane Mitch. *Journal of ecology*, 91(6), 1093-1105.

Chen, L., Zhang, J., Zhao, B., Zhou, G., & Ruan, L. (2015). Bacterial community structure in maize stubble-amended soils with different moisture levels estimated by bar-coded pyrosequencing. *Applied Soil Ecology*, 86, 62-70.

Chen L., Brookes P.C., Xu J., Zhang J., Zhang C., Zhou X., Luo Y. Structural and functional differentiation of the root-associated bacterial microbiomes of perennial ryegrass. *Soil Biol. Biochem.*, 98 (2016), pp. 1-10.

Corredor J., Morell J.. Nitrate depuration of secondary sewage effluents in mangrove sediments, *Estuar. Coasts*, 1994, vol. 17 (pg. 295-300).

Cui, Y. W., Huang, J. L., & Alam, F. (2021). Fast granulation of halophilic activated sludge treating low-strength organic saline wastewater via addition of divalent cations. *Chemosphere*, 264, 128396.

Davydova, E. S., Mukerjee, S., Jaouen, F., & Dekel, D. R. (2018). Electrocatalysts for hydrogen oxidation reaction in alkaline electrolytes. *Acs Catalysis*, 8(7), 6665-6690.

De la Lanza, E. G. 1981. Importancia de la materia orgánica en los sedimentos de la Laguna de Huizache-Caimanero, Sinaloa, México. Tesis Doctoral. (Oceanogr. Biol. Pesquera) CCH, UNAM, México.

De Benítez-Pardo, F.J. Flores-Verdugo, J.I. Valdez-Hernández. Vegetative reproduction of two tree species in a mangrove on the north coast of the Mexican Pacific. *Madera Bosques*, 8 (2) (2002), pp. 57-71.

Eilers, K. G., Lauber, C. L., Knight, R., & Fierer, N. (2010). Shifts in bacterial community structure associated with inputs of low molecular weight carbon compounds to soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(6), 896-903.

Ewel, K., TWILLEY, R., & Ong, J. I. N. (1998). Different kinds of mangrove forests provide different goods and services. *Global Ecology & Biogeography Letters*, 7(1), 83-94.

Farnsworth E., Ellison A.M., Gong W.K., Bazzaz F.A. Ecophysiological responses of mangrove seedlings to two facets of climate change, Bull. Ecol. Soc. Am., 1995, vol. 76 pg. 88.

Fiener, P., & Auerswald, K. (2007). Rotation effects of potato, maize, and winter wheat on soil erosion by water. Soil Science Society of America Journal, 71(6), 1919-1925.

Feller I.C., Lovelock C.E., Berger U., McKee K.L., Joye S.B., Ball M.C.. Biocomplexity in mangrove ecosystems, Annu. Rev. Mar. Sci., 2009, vol. 2 (pg. 395-417).

González-Zamorano P., Sánchez-Nava E.H., León de la Luz J.L., Díaz-Castro S.C. Patterns of distribution and environmental determinants of peninsular mangroves E. Félix-Pico, R. Riosmena, J.L. Léon de la Luz (Eds.), The Mangroves of the Peninsula of Baja California, CICIMAR-CIBNOR-UABCS., Mexico (2011), pp. 67-104.

Gomes N.C., Cleary D.F., Pires A.C., Almeida A., Cunha A., Mendonça-Hagler L.C., Smalla K. Assessing variation in bacterial composition between the rhizospheres of two mangrove tree species. Estuar Coast Shelf S, 139 (2014), pp. 40-45.

Ghizelini, A. M., Mendonça-Hagler, L. C. S., & Macrae, A. (2012). Microbial diversity in Brazilian mangrove sediments: a mini review. *Brazilian Journal of Microbiology*, 43, 1242-1254.

Hafich, K., Perkins, E. J., Hauge, J. B., Barry, D., & Eaton, W. D. (2012). Implications of land management on soil microbial communities and nutrient cycle dynamics in the lowland tropical forest of northern Costa Rica. *Tropical Ecology*, 53(2), 215-224.

Haldar, S., & Nazareth, S. W. (2018). Taxonomic diversity of bacteria from mangrove sediments of Goa: metagenomic and functional analysis. 3 Biotech, 8, 1-10.

Hernandez, C. T., & Espino, G. D. L. L. (1999). Ecología, Producción y Aprovechamiento del Mangle *Conocarpus erectus* L., en Barra de Tecpanapa Guerrero, México 1. *Biotropica*, 31(1), 121-134.

Hegazy S.S., Aref I.M., Al-Mefarrij H., L.I. El-Juhany Effect of spacing on the biomass production and allocation in *Conocarpus erectus* L. trees grown in Riyadh, Saudi Arabia *Saudi J. Biol. Sci.*, 15 (2) (2008), pp. 315-322.

Holguin G, Vazquez P, Bashan Y (2001) The role of sediment microorganisms in the productivity, conservation, and rehabilitation of mangrove ecosystems: an overview. *Biol Fert Soils* 33:265–278.

INEGI. (2009). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos Lázaro Cárdenas, Michoacán de Ocampo.

Jørgensen, B., & Marshall, I. (2016). Slow Microbial Life in the Seabed. Annual Review of Marine Science, 8(1), 311-332.

Jørgensen, B., Findlay, A., & Pellerin, A. (2019). The Biogeochemical Sulfur Cycle of Marine Sediments. *Frontiers In Microbiology*, 10.

Kathiresan, K. & Bingham, B.L. (2001) Biology of mangroves and mangrove ecosystems. *Advances in marine biology*, 40, 81– 251.

Kristensen E., Holmer M., Bussarawit N. Benthic metabolism and sulfate reduction in a southeast Asian mangrove swamp, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1991, vol. 73 (pg. 93-103).

Kristensen E., Bouillon S., Dittmar T., Marchand C. Organic carbon dynamics in mangrove ecosystems: a review, *Aquat. Bot.*, 2008, vol. 89 (pg. 201-219).

Kersters K., De Vos P., Gillis M., Swings J., Vandamme P., Stackebrandt E. Introduction to the Pseudomonadota. The Prokaryotes: Volume 5: Pseudomonadota: Alpha and Beta Subclasses (2006), pp. 3-37.

Kothamasi D., Kothamasi S., Bhattacharyya A., Kuhad R., Babu C. Arbuscular mycorrhizae and phosphate solubilising bacteria of the rhizosphere of the mangrove ecosystem of Great Nicobar Island, India, Biol. Fertil. Soils, 2006, vol. 42 (pg. 358-361).

Lefcheck Jonathan S et al (2019) Are coastal habitats important nurseries? A meta-analysis. Conserv Lett 12: e12645.

Lee R.Y., Joye S.B.. Seasonal patterns of nitrogen fixation and denitrification in oceanic mangrove habitats, Mar. Ecol. Prog. Ser., 2006, vol. 307 (pg. 127-141).

Leung, J. Y., & Cheung, N. K. (2017). Can mangrove plantation enhance the functional diversity of macrobenthic community in polluted mangroves. *Marine pollution bulletin*, 116(1-2), 454-461.

Lenk, S., Arnds, J., Zerjatke, K., Musat, N., Amann, R., & Mußmann, M. (2010, December 06). Novel groups of Gammaproteobacteria catalyse sulfur oxidation and carbon fixation in a coastal, intertidal sediment. doi: 10.1111/j.1462-2920.2010.02380.

Li P., Li S., Zhang Y., Cheng H., Zhou H., Qiu L., Diao X. Seasonal variation of anaerobic ammonium oxidizing bacterial community and abundance in tropical mangrove wetland sediments with depth. Appl. Soil Ecol., 130 (2018), pp. 149-158.

Li, M., Cao, H., Hong, Y., & Gu, J. D. (2011). Spatial distribution and abundances of ammonia-oxidizing archaea (AOA) and ammonia-oxidizing bacteria (AOB) in mangrove sediments. Applied microbiology and biotechnology, 89, 1243-1254.

Liang, J. B., Chen, Y. Q., Lan, C. Y., Tam, N. F., Zan, Q. J., & Huang, L. N. (2007). Recovery of novel bacterial diversity from mangrove sediment. Marine Biology, 150, 739-747.

Lovelock C.E., Feller I.C., McKee K.L., Engelbrecht B.M.J., Ball M.C.. The effect of nutrient enrichment on growth, photosynthesis and hydraulic conductance of dwarf mangroves in Panama, Funct. Ecol., 2004, vol. 18 (pg. 25-33).

Ma S., Xiong J., Cu R., Sun X., Han L., Xu Y., ... & Huang, G. (2020). Effects of intermittent aeration on greenhouse gas emissions and bacterial community succession during large-scale membrane-covered aerobic composting. *Journal of Cleaner Production*, 266, 121551.

Macinnis N., McClenahan K., Eamus D. Convergence in hydraulic architecture, water relations and primary productivity amongst habitats and across seasons in Sydney, *Funct. Plant Biol.*, 2004, vol. 31 (pg. 429-439).

Meng C., Tian D., Zeng H., Li Z., Yi C., & Niu S. (2019). Global soil acidification impacts on belowground processes. *Environmental Research Letters*, 14(7), 074003.

Moreno-Casasola, P. (2006). Humedales costeros. *P. Moreno-Casasola, E Peresbarbosa y AC Travieso-Bello. Editores*.

Muyzer, G., & Stams, A. J. (2008). The ecology and biotechnology of sulphate-reducing bacteria. *Nature reviews microbiology*, 6(6), 441-454.

McLeod, E., & Salm, R. V. (2006). Managing mangroves for resilience to climate change (Vol. 64). Gland, Switzerland: World Conservation Union (IUCN).

McKee K.L. Interspecific variation in growth, biomass partitioning, and defensive characteristics of neotropical mangrove seedlings: response to light and nutrient availability, *Am. J. Bot.*, 1995, vol. 82 (pg. 299-307).

Odum, W. E., McIvor, C. C., & Smith, T. J. (1985). *The ecology of the mangroves of south Florida: a community profile*. The Service.

Odum, E. P. The strategy of ecosystem development. *Science* 164 (3877):262–270.

Otero X.L., Mendez A., Nobrega G.N., Ferreira T.O., Santiso M.J. Taboada, W., Melendez F. Macias. High fragility of the soil organic C pools in mangrove forests Mar. Pollut. Bull., 119 (1) (2017), pp. 460-464.

Palit, K., Rath, S., Chatterjee, S., & Das, S. (2022). Microbial diversity and ecological interactions of microorganisms in the mangrove ecosystem: Threats, vulnerability, and adaptations. *Environmental Science and Pollution Research*, 29(22), 32467-32512.

Quast C, Pruesse E, Yilmaz P, Gerken J, Schweer T, Yarza P, Peplies J, Glöckner FO. 2013. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and Web-based tools. *Nucleic Acids Res* 41: D590–D596. doi:10.1093/nar/gks1219.

Reef, R., Feller, I. C., & Lovelock, C. E. (2010). Nutrition of mangroves. *Tree physiology*, 30(9), 1148-1160.

Rognes T, Flouri T, Nichols B, Quince C, Mahé F. 2016. VSEARCH: a versatile open-source tool for metagenomics. *PeerJ* 4: e2584. doi: 10.7717/peerj.2584.

Rzedowski, J. (2006). Vegetación de México. 1ra. *Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México*, 504.

Saenger P., Mangrove ecology, silviculture and conservation, 2002. Dordrecht, NetherlandsKluwer Academic 360 p.

Sasse J., Martinoia E., Norther T., Feed F. your friends: do plant exudates shape the root microbiome? *Trends Plant Sci.*, 23 (2018), pp. 25-41.

Suárez N., Medina E.. Salinity effect on plant growth and leaf demography of the mangrove, *Avicennia germinans L*, *Trees Struct. Funct.*, 2005, vol. 19 (pg. 722-728).

Spalding, M. (2010). *World atlas of mangroves*. Routledge.

Stiling P., Rossi A.M., Hungate B., Dijkstra P., Hinkle C.R., Knott W.M.I., Drake B.. Decreased leaf-miner abundance in elevated CO₂: reduced leaf quality and increased parasitoid attack, *Ecol. Appl.*, 1999, vol. 9 (pg. 240-244).

- Saifullah, A. S. M., Kamal, A. H. M., Idris, M. H., Rajae, A. H., & Bhuiyan, M. K. A. (2016). Phytoplankton in tropical mangrove estuaries: role and interdependency. *Forest science and technology*, 12(2), 104-113.
- Schneider, A.R.; Gommeaux, M.; Duclercq, J.; Fanin, N.; Conreux, A.; Alahmad, A.; Lacoux, J.; Roger, D.; Spicher, F.; Ponthieu, M.; et al. Response of bacterial communities to Pb smelter pollution in contrasting soils. *Sci. Total Environ.* 2017, 605, 436–444.
- Shaiful A.A.A., Abdul Manan D.M., Rarnli M.R., Veerasamy R.. Ammonification and nitrification in wet mangrove soils, *Malays. J. Sci.*, 1986, vol. 8 (pg. 47-56).
- Shao, Z.Y.; Wang, Y.; Zhang, J.; Yang, C.; Zhou, G.; Yang, R.Y. The bacterial community structure associated with a copper-tolerant plant, *Artemisia capillaries* Thunb., and its influencing factors. *Acta Ecol. Sin.* 2017, 37, 7679–7688.
- Sherman, A., Chen, C., & Jaffé, P. R. (2021). Tropical cyclone effects on water and sediment chemistry and the microbial community in estuarine ecosystems. *Environmental Pollution*, 286, 117228.
- Sherman C, Sternberg M, Steinberger Y (2012) Effects of climate change on soil respiration and carbon processing in Mediterranean and semi-arid regions: an experimental approach. *European Journal of Soil Biology*, 52, 48– 58.
- Simone R., Cotta L., Lira, et al. Exploring bacterial functionality in mangrove sediments and its capability to overcome anthropogenic activity. *Pollut. Bull.*, 141 (2019), pp. 586-594.
- Stevens H., Stübner M., Simon M., Brinkhoff T. Phylogeny of Pseudomonadota and Bacteroidetes from oxic habitats of a tidal flat ecosystem. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 54 (2005), pp. 351-365.
- Sun H., Jiang J., Cui L., Feng W., Wang Y., Zhang J. Soil organic carbon stabilization mechanisms in a subtropical mangrove and salt marsh ecosystems *Sci. Total Environ.*, 673 (2019), pp. 502-510.

Tang X., Lou C., Wang S., Lu Y., Liu M., Hashmi M.Z. Effects of long-term manure applications on the occurrence of antibiotics and antibiotic resistance genes (ARGs) in paddy soils: Evidence from four field experiments in south of China. *Soil Biol Biochem*, 90 (2015), pp. 179-187

Tong T., Li R., Wu S., Xie S. The distribution of sediment bacterial community in mangroves across China was governed by geographic location and eutrophication *Mar. Pollut. Bull.*, 140 (2019), pp. 198-203.

TOMILSON, P. B. (1986) *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 62–115.

Twilley R.W., Lugo A.E., Patterson-Zucca C.. Litter production and turnover in basin mangrove forests in southwest Florida, *Ecology*, 1986, vol. 67 (pg. 670-683)

Ullah R., Yasir M., Khan I., Bibi F., Sohrab S.S., Al-Ansari A., Al-Abbasi F., Al-Sofyani A.A., Daur I., Lee S.W., Azhar E.I. Comparative bacterial community analysis in relatively pristine and anthropogenically influenced mangrove ecosystems on the Red Sea. *Can. J. Microbiol.*, 63 (8) (2017), pp. 649-660.

Vazquez P., Holguin G., Puente M.E., Lopez-Cortes A., Bashan Y.. Phosphate-solubilizing microorganisms associated with the rhizosphere of mangroves in a semiarid coastal lagoon, *Biol. Fertil. Soils*, 2000, vol. 30 (pg. 460-468)

Vigneron, A., Alsop, E., Cruaud, P., Philibert, G., King, B., & Baksmaty, L. et al. (2017). Contrasting Pathways for Anaerobic Methane Oxidation in Gulf of Mexico Cold Seep Sediments. *Msystems*, 4(1).

Wang M., Chen S., Chen L., Wang D., Zhao C. The responses of a soil bacterial community under saline stress are associated with cd availability in long-term wastewater-irrigated field soil. *Chemosphere*, 236 (2019), Article 124372

Wang, H. T., Ding, J., Xiong, C., Zhu, D., Li, G., Jia, X. Y., ... & Xue, X. M. (2019). Exposure to microplastics lowers arsenic accumulation and alters gut bacterial

communities of earthworm *Metaphire californica*. Environmental Pollution, 251, 110-116.

Woodroffe, C.D., Thom, B.G., and Chappell, J., 1985. Development of widespread mangrove swamps in mid-Holocene times in northern Australia. Nature 317:711-713.

Wolanski, E., Mazda, Y., King, B., and Gay, S., 1990. Dynamics, flushing and trapping in Hinchinbrook Channel, a giant mangrove swamp, Australia. Estuarine, Coastal and Shelf Science 31: 555-580

Yin, Y., & Yan, Z. (2020). Variations of soil bacterial diversity and metabolic function with tidal flat elevation gradient in an artificial mangrove wetland. *Science of the Total Environment*, 718, 137385.

Zhang X., Luo X., Chen Y. The mangrove and the acid tidal flat soil. J Nat Resour, 6 (1) (1991), pp. 55-62.

Zhang X., Xu S., Li C., Zhao L., Feng H., Yue G., Cheng G. The soil carbon/nitrogen ratio and moisture affect microbial community structures in alkaline permafrost-affected soils with different vegetation types on the Tibetan plateau. Res. Microbiol., 165 (2014), pp. 128-139.

Zhu P., Wang Y., Shi T., Zhang X., Huang G., & Gong, J. (2018). Intertidal zonation affects diversity and functional potentials of bacteria in surface sediments: A case study of the Golden Bay mangrove, China. Applied Soil Ecology, 130, 159-168.

