

Cassiano Riyu Kohori

**Aspectos genéticos do hidrocoral *Millepora alcicornis*  
em diferentes fases do branqueamento**

Genetic aspects of the hidrocoral *Millepora alcicornis* in  
different stages of bleaching

São Paulo  
2023

Cassiano Riyu Kohori

**Aspectos genéticos do hidrocoral *Millepora alcicornis*  
em diferentes fases do branqueamento**

Genetic aspects of the hidrocoral *Millepora alcicornis* in  
different stages of bleaching

Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia da Universidade de São Paulo, para  
a obtenção de Título de Mestre em Ciências  
Biológicas, na Área de Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Visentini  
Kitahara

Coorientadora: Profa. Dra. Kátia Cristina da  
Cruz Capel

São Paulo  
2023

## RESUMO

O branqueamento de corais é uma consequência do rompimento da relação simbiótica entre corais e seus dinoflagelados endossimbiontes. Esse fenômeno tem sido considerado como um dos principais responsáveis pela degradação dos recifes de corais. Nos últimos anos o hidrocoral *Millepora alcicornis*, tem demonstrado sensibilidade aos eventos de anomalias térmicas, apresentando desde branqueamento até mortalidade em regiões do litoral brasileiro. Nesse sentido, a presente dissertação buscou, de forma inédita, investigar como esses hidrocorais respondem em nível molecular a episódios de branqueamento. O trabalho está organizado em dois capítulos. No primeiro, foram utilizadas técnicas de *metabarcoding* para sequenciar o microbioma de um total de seis colônias de *M. alcicornis* com o objetivo de (1) avaliar possíveis mudanças no perfil microbiano das colônias antes, durante e pós-branqueamento em duas praias que apresentam pressões ambientais distintas e (2) identificar bactérias potencialmente benéficas ou prejudiciais ao coral hospedeiro. No segundo capítulo, foi montado um transcriptoma de referência para *M. alcicornis* visando (3) investigar possíveis alterações nos padrões de expressão gênica em diferentes fases do branqueamento e (4) identificar transcritos de processos biológicos possivelmente associados ao branqueamento ou recuperação das colônias. Os resultados mostraram que (1) a reposta da comunidade microbiana associada à *M. alcicornis* após um evento de branqueamento foi sítio-específica, variando de acordo com as condições ambientais locais. (2) A identificação das bactérias sugere gêneros potencialmente benéficos (*e.g.*, *Spirochaeta* 2, *Thalassospira*, *Kiloniella* e *Endozoicomonas*), uma vez que podem desempenhar papéis importantes na manutenção da saúde do hospedeiro. Análises no transcriptoma das colônias revelaram que (3) 1.879 (2,84%) dos transcritos analisados estavam regulados negativamente em amostras branqueadas. Durante a recuperação, foi observado uma diferença significativa no padrão de expressão gênica em relação ao estado inicial (saudável), mesmo após a completa recuperação das colônias, sugerindo que a recuperação do transcriptoma não ocorre de forma imediata em relação a recuperação do seu fenótipo saudável. De forma geral, (4) transcritos associados às zooxantelas apresentaram uma diminuição da expressão durante o branqueamento. Nessa fase, também foi observado um aumento de transcritos associados a apoptose, que podem estar relacionados a expulsão das algas fotossintetizantes. Esses transcritos também estavam enriquecidos positivamente em amostras completamente recuperadas, podendo indicar um possível processo de renovação dos endossimbiontes e do tecido. Durante a recuperação, foi observado um aumento de transcritos relacionados a replicação viral. No entanto, a presença de partículas virais pode ter auxiliado a recuperação de *M. alcicornis* através do controle da proliferação de bactérias patogênicas. Por fim, esse estudo contribui significativamente com o limitado conhecimento atual acerca das respostas desse importante hidrocoral durante eventos de anomalias térmicas.

Palavras-chaves: *Millepora alcicornis*, branqueamento, microbioma, transcriptoma, expressão diferencial, recuperação.

## **ABSTRACT**

*Coral bleaching is a consequence of the disruption of the symbiotic relationship between corals and their endosymbiotic dinoflagellates. This phenomenon has been considered as one of the main drivers of coral reef degradation. In recent years, the hydrocoral *Millepora alcicornis* has shown sensitivity to thermal stress, exhibiting both bleaching and mortality in coastal regions of Brazil. In this regard, this dissertation aimed, in an unprecedented manner, to investigate how these hydrocorals respond at the molecular level to bleaching events. The work is organized into two chapters. In the first chapter, metabarcoding techniques were used to sequence the microbiome of a total of six colonies of *M. alcicornis* with the purpose of (1) assessing potential changes in the microbial profile of colonies before, during, and post-bleaching in two beaches with distinct environmental pressures and (2) identifying bacteria that may be potentially beneficial or harmful to the coral host. In the second chapter, a reference transcriptome of *M. alcicornis* was assembled to (3) investigate potential changes in gene expression patterns at different stages of health and (4) identify transcripts of biological processes possibly associated with bleaching or colony recovery. The results showed that (1) the response of the microbial community associated with *M. alcicornis* after a bleaching event was site-specific, varying according to local environmental conditions. (2) The identification of bacteria suggests potentially beneficial genera (e.g., *Spirochaeta* 2, *Thalassospira*, *Kiloniella*, and *Endozoicomonas*), as they may play important roles in maintaining host health. Analyses of colony transcriptomes revealed that (3) 1,879 (2.84%) of the analyzed transcripts were downregulated in bleached samples. During recovery, a significant difference in gene expression patterns was observed compared to the initial healthy state, even after the colonies had fully recovered, suggesting that transcriptome recovery does not occur immediately upon the restoration of a healthy phenotype. In general, (4) transcripts associated with zooxanthellae showed decreased expression during bleaching. During this phase, an increase in transcripts associated with apoptosis was also observed, which may be related to the expulsion of photosynthetic algae. These transcripts were also positively enriched in fully recovered samples, which may indicate a possible renewal process of endosymbionts and tissue. During recovery, an increase in transcripts related to viral replication was observed. However, the presence of viral particles may have aided in the recovery of *M. alcicornis* by controlling the proliferation of pathogenic bacteria. This study makes a significant contribution to the limited current knowledge about the responses of this important hydrocoral during thermal anomaly events.*

*Keywords: *Millepora alcicornis*, bleaching, microbiome, transcriptome, differential expression, recovery.*

## Introdução Geral

Durante as últimas décadas, eventos de anomalias térmicas oceânicas vêm resultando no branqueamento sistemático de corais escleractíneos (Hughes *et al.*, 2017) e, desse modo, têm sido considerados como um dos principais responsáveis pela degradação de um dos mais biodiversos ecossistemas marinhos, os recifes de corais (Baird *et al.*, 2009; Hoegh-Guldberg, 1999). Durante esses eventos, a relação simbiótica entre corais e algas dinoflageladas, comumente chamadas de zooxantelas, é quebrada, resultando na expulsão da comunidade de endossimbiontes pelos corais hospedeiros e, conseqüentemente, levando a perda da coloração e da principal fonte de energia dos corais (Douglas, 2003).

Pertencentes a família Symbiodiniaceae (LaJeunesse, 2020; LaJeunesse *et al.*, 2018), as zooxantelas possuem papel de extrema importância para os corais zooxantelados. Esses endossimbiontes, que ficam alojados nas células da gastroderme do animal (Camaya *et al.*, 2016; Trench, 1993), realizam fotossíntese e podem transferir até 95% do carbono fixado para o hospedeiro. Em retorno, os corais proveem abrigo e proteção contra predadores e, ainda, fornecem compostos inorgânicos intrínsecos a fotossíntese (Muscatine & Porter, 1977). Essa relação simbiótica possui tal importância que, quando rompida, os corais hospedeiros acabam perdendo sua principal fonte de energia, que é utilizada majoritariamente para respiração, crescimento e produção de muco (Davies, 1983; Wild *et al.*, 2004), resultando, assim, na necessidade de obter nutrientes e compostos orgânicos exclusivamente por vias heterotróficas (Meunier *et al.*, 2019). Ainda, a expulsão das zooxantelas, pode desencadear doenças no coral e, caso esta relação simbiótica não seja reestabelecida em um intervalo de tempo relativamente curto, resultar na morte do animal (Brown, 1997).

Nesse sentido, com o intuito de entender melhor a dinâmica do branqueamento, Douglas (2003) propõe uma separação em três elementos: gatilhos; mecanismos; e sintomas. Os gatilhos estão relacionados a alterações no meio que podem causar algum estresse, como variação de temperatura, elevada irradiação solar, falta de luz por períodos prolongados, presença de metais pesados ou microrganismos patogênicos, mudanças no nível de salinidade, sedimentação, diminuição do pH, dentre outros (Anthony *et al.*, 2008; Douglas, 2003; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Lesser, 2011). Já os mecanismos, de acordo com o mesmo autor, seriam “*os processos fundamentais que definem a resposta da simbiose aos gatilhos*”. Assim, grande parte dos primeiros estudos que buscavam entender esses processos eram voltados a fotoinibição (Lesser, 2011), que é o resultado da redução do transporte de elétrons dos complexos fotoquímicos e que, combinado a alta e contínua absorção de irradiação solar, resulta em danos ao centro de reação do fotossistema II (PSII; Long *et al.*, 1994; Niyogi, 1999). Esses danos estão geralmente associados ao acúmulo de estresse oxidativo no PSII promovendo a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs; Iglesias-Prieto *et al.*, 1992). O dano causado ao PSII pode ser rapidamente

reparado através da substituição das proteínas fotodanificadas por proteínas recém-sintetizadas (Aro *et al.*, 2005) ou, ainda, mesmo com níveis de EROs relativamente altos, o sistema antioxidante do próprio simbionte pode proteger e evitar qualquer dano no fotossistema (Nielsen *et al.*, 2018). Portanto, a fotoinibição pode ocorrer quando a taxa de dano oxidativo ao PSII é superior à taxa de substituição das proteínas danificadas (Takahashi *et al.*, 2004; Warner *et al.*, 1999). A incapacidade do simbionte em reparar os danos causados ao PSII e/ou lidar com o consequente aumento dos níveis de EROs pode levar à expulsão do mesmo e promover o branqueamento do coral hospedeiro. Por fim, o branqueamento pode ser marcado pelos seguintes sintomas: exocitose das zooxantelas (Steen & Muscatine, 1987); desprendimento e liberação de células intactas da endoderme do hospedeiro para o meio (Gates *et al.*, 1992); apoptose ou necrose das células do hospedeiro ou das zooxantelas (Dunn *et al.*, 2002, 2004; Dunn *et al.*, 2007; Strychar *et al.*, 2004); e/ou degradação das zooxantelas via autofagia (Downs *et al.*, 2009; Dunn *et al.*, 2007).

Apesar da existência de diversos gatilhos em potencial, o aumento das ocorrências de anomalias térmicas que resultam na alteração da temperatura do mar tem sido considerado, por diversos autores, como a principal causa do branqueamento dos corais (Brown, 1997; Douglas, 2003; Kwiatkowski *et al.*, 2015; Lesser, 2011). Esses eventos tendem a ocorrer geralmente durante o verão, frequentemente como consequências de El Niño, apontado como responsável pelos grandes eventos globais de branqueamento (Eakin *et al.*, 2019; Teixeira *et al.*, 2019) e, em alguns relatos, durante o inverno, como resposta ao estresse gerado por baixas temperaturas (e.g. Lirman *et al.*, 2011; Paz-García *et al.*, 2012).

Nesse contexto, como consequência do El Niño observado entre 1982-1983, foi reportada a primeira descrição de um grande evento de branqueamento de corais (Glynn, 1984). Durante este evento, foram registrados o branqueamento e mortalidade de diversas espécies de corais em mais de 10 países (Tabela Suplementar 1). Cerca de uma década e meia depois, outro El Niño - Oscilação Sul (ENOS) de alta intensidade foi responsável pelo primeiro evento global de branqueamento de corais, em 1998, afetando majoritariamente recifes localizados em regiões tropicais (Wilkinson, 2000). Durante os anos seguintes houve um intenso esforço para documentar os eventos de branqueamentos que ocorreram em 1998 por todo o globo, sendo estimado um total de 1500 observações de branqueamento, os quais afetaram mais de 16.000 km<sup>2</sup> (Donner *et al.*, 2017). Durante esse mesmo evento, foi reportado o branqueamento de corais em mais de 50 países (ver Tabela Suplementar 1), resultando em uma mortalidade de aproximadamente 8% da fauna coralínea (Souter *et al.*, 2020). No ano de 2009, mesmo com intensidade inferior ao ENOS, outro El Niño foi registrado no Pacífico Central, levando ao segundo evento global de branqueamento. Esse El Niño apresentou temperaturas recordes comparado à outros El Niños originados no Pacífico Central (Kim *et al.*, 2011) e foi responsável pelo branqueamento de corais em mais de 20 países (Tabela Suplementar 1). Quatro anos após o

segundo evento global de branqueamento, modelos de predição apontavam a formação de um forte El Niño no Pacífico Equatorial para o final do ano de 2014 (Tao *et al.*, 2017). No entanto, o aquecimento já estabelecido em forma de anomalias de alta temperatura superficial do mar (TSM) sofreu uma pausa abrupta durante o verão no hemisfério norte e, conseqüentemente, o El Niño acabou não se estabelecendo naquele ano (Min *et al.*, 2015). Entretanto, esse aquecimento acabou auxiliando na formação de um dos El Niños mais intensos já registrados (Mu & Ren, 2017; Tao *et al.*, 2017), que se formara em 2015, sendo apelidado de “El Niño Godzilla”. Assim, iniciou-se o terceiro evento global de branqueamento, que durou de 2014 a 2017, sendo este considerado o evento de branqueamento mais severo, amplo e duradouro documentado até o momento (Eakin *et al.*, 2019). Durante este episódio foram reportados branqueamentos massivos em mais de 50 países (Tabela Suplementar 1).

No Brasil, segundo Teixeira *et al.* (2019), entre os anos de 1990 e 2017 foram reportados cinco grandes episódios de branqueamento (1993-1994, 1998, 2003, 2010 e 2016-2017), todos relacionados aos eventos de nível global e com as fases positivas do ENOS, ou seja, quando a anomalia de TSM encontra-se positiva (Grimm *et al.*, 1998). No primeiro evento foi observada uma anomalia de alta TSM e um leve aumento na duração do dia durante o verão. Acredita-se que a sinergia entre o pico de TSM e o aumento de irradiação solar podem ter sido os gatilhos para esse evento de branqueamento (Castro & Pires, 1999). Nesse episódio foi constatado um extenso branqueamento de *Mussismilia hispida* (Verrill, 1901) e *Madracis decactis* (Lyman, 1859) na costa do Estado de São Paulo (Migotto, 1995), além do branqueamento de nove espécies na região de Abrolhos (Teixeira *et al.*, 2019). Posteriormente, os últimos meses do ano de 1997 foram marcados pela incidência de um forte ENOS no Oceano Pacífico, que resultou no aumento da temperatura do mar em algumas regiões do Brasil em janeiro de 1998 (Leão *et al.*, 2016). Neste evento, oito espécies foram amplamente afetadas no norte da Bahia: *Agaricia agaricites* (Linnaeus, 1758); *Porites astreoides* Lamarck, 1816; *Siderastrea stellata* Verrill, 1868; *Favia grävada* Verrill, 1868; *Montastrea cavernosa* (Linnaeus, 1767); *Mussismilia braziliensis* (Verrill, 1868); *M. hispida*; e *M. harttii* Verrill, 1901. Mais ao sul, em Abrolhos, as espécies mais afetadas foram *M. hispida*, *M. harttii*, *Porites branneri* Rathbun, 1888 e *P. astreoides*, sendo a última a única espécie que não foi observada colônias saudáveis durante o evento (Kelmo & Attrill, 2013; Leão *et al.*, 2003). Este episódio desencadeou uma diminuição significativa da densidade de corais na região, culminando na alteração permanente das comunidades coralíneas das regiões afetadas (Kelmo & Attrill, 2013). Não obstante, no Parque Estadual Marinho do Parcel de Manuel Luiz, no Maranhão, foi observado o branqueamento de onze espécies de corais escleractíneos e três hidrocorais (*Millepora alcicornis* Linnaeus, 1758, *Millepora braziliensis* Verrill, 1868 e *Millepora* sp.) (Amaral *et al.*, 2006).

Entre fevereiro e abril de 2003, anomalias térmicas atingiram toda a costa do Estado da Bahia, resultando no branqueamento de corais nas regiões de Abrolhos e na APA das Ilhas de



Tinharé e Boipeba. Em Abrolhos, foi observado pelo menos algum grau de branqueamento nos corais escleractíneos *M. braziliensis*, *M. harttii*, *Siderastrea* spp., *M. cavernosa* e *Favia leptophylla* Verrill, 1868 (basônimo de *Mussismilia leptophylla*) e dos corais-de-fogo *M. alcicornis* e *M. nitida* Verrill, 1868. Já em Tinharé e Boipeba as espécies afetadas foram *M. hispida*, *M. harttii*, *M. braziliensis*, *Siderastrea* spp., *M. cavernosa*, *P. branneri*, *F. gravida*, *A. agaricites*, *M. decactis* e *M. alcicornis* (Leão *et al.*, 2008). Neste mesmo evento foram reportados branqueamento de corais na Reserva Biológica do Atol das Rocas-RN, Maracajaú-RN, APA Costa dos Corais (entre os estados de Pernambuco e Alagoas), Fernando de Noronha-PE, Tamandaré-PE e Maragogi-AL (Ferreira & Maida, 2006). Menos de uma década depois, durante o segundo evento global de branqueamento, anomalias térmicas de alta TSM resultaram no branqueamento de corais de diversos recifes de regiões tropicais (Krishnan *et al.*, 2011), incluindo no Brasil (Miranda *et al.*, 2013). Na região da Baía de Todos os Santos-BA, cinco espécies de corais escleractíneos (*Siderastraea* spp., *M. cavernosa*, *M. hispida* e *M. harttii*) e *M. alcicornis* sofreram branqueamento (Miranda *et al.*, 2013). Já no litoral de João Pessoa-PB, foi reportado branqueamento de diversas colônias de corais escleractíneos, hidrocorais e octocorais, destacando-se as espécies de corais escleractíneos *S. stellata*, *P. astreoides*, *A. agaricites* e *M. harttii*, o hidrocoral *M. alcicornis* e o octocoral endêmico *Plexaurella grandiflora* Verrill, 1912 (Dias & Gondim, 2016). No Estado do Ceará, foi observado branqueamento de *S. stellata*, *F. gravida* e do zoantário *Zoanthus sociatus* (Ellis, 1768) (Soares *et al.*, 2019; Soares & Rabelo, 2014). Ainda, Ferreira *et al.* (2012) descrevem o branqueamento de *Siderastrea* spp. nas regiões do Atol das Rocas e Fernando de Noronha, sendo que em Fernando de Noronha também foi observado branqueamento de *M. cavernosa*.

Posteriormente, apesar da alta intensidade registrada mundialmente do “El Niño Godzilla”, os corais brasileiros apresentaram baixa mortalidade (<3% da cobertura total de corais), embora que os corais-de-fogo (*Millepora* spp.) tenham sido severamente afetados na região de Abrolhos, junto à outras espécies de corais escleractíneos, octocorais e zoantários (Teixeira *et al.*, 2019). Por fim, o último evento de branqueamento em massa de maior porte no Brasil aconteceu em 2019, com temperaturas recordes em Abrolhos e o primeiro evento documentado de mortalidade em massa em consequência de altas temperaturas no oeste do Atlântico Sul (Duarte *et al.*, 2020). Durante esse evento, altas taxas de mortalidade de *M. alcicornis* foram reportadas em Abrolhos (Duarte *et al.*, 2020), mas, em contrapartida, baixa mortalidade de *M. hispida* foi observado em regiões do litoral norte do Estado de São Paulo (Banha *et al.*, 2020).

Os recifes de corais brasileiros compõem a maior e mais rica área recifal do sudoeste do Atlântico, sendo considerados um dos ecossistemas marinhos mais importantes dessa região (Leão *et al.*, 2016). De forma geral, as áreas de ocorrência desses recifes podem ser separadas em quatro grandes setores principais: norte; nordeste; leste; e ilhas oceânicas (Castro & Pires, 2001). O setor norte (aprox. 0°50’S a 5°00’S) engloba os recifes presentes nos estados do Maranhão,

Piauí, Ceará e norte do Rio Grande do Norte. O setor nordeste (aprox. 5°00'S a 10°00'S) compreende os recifes dos estados do Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco e Alagoas, cobrindo uma área que vai do Cabo São Roque (RN) a foz do Rio São Francisco (AL). Já o setor leste (aprox. 10°00'S a 18°00'S), que fica entre o Rio São Francisco e Rio Doce, envolve os estados de Pernambuco e Bahia, onde se encontra a maior área recifal do Brasil, o Arquipélago dos Abrolhos. Por fim, as ilhas oceânicas incluem as comunidades de corais do Atol das Rocas, os Arquipélagos de Fernando de Noronha, São Pedro e São Paulo e algumas espécies do Arquipélago de Trindade e Martim Vaz (Leão *et al.*, 2016; Leão *et al.*, 2003).

De forma geral, os recifes brasileiros possuem algumas peculiaridades quando comparados aos outros recifes do mundo. Em algumas regiões, são encontrados conformando grandes colunas de corais em formas que lembram cogumelos, chamadas de chapeirões (Leão *et al.*, 2016; Leão *et al.*, 2003). Em adição, segundo Laborel (1970), os recifes brasileiros possuem pouca diversidade de corais, mas são ricos em espécies endêmicas, bem adaptadas aos níveis elevados de turbidez (Kelmo & Attrill, 2013). Conseqüentemente, acredita-se que esses corais mais adaptados às águas turvas possuem maior resiliência a eventos de branqueamento, uma vez que a turbidez da água reduz a incidência de radiação solar e, ao mesmo tempo, fornece maiores quantidades de matéria particulada, que possibilita a alimentação heterotrófica dos corais, otimizando as chances de recuperação desses animais pós-branqueamento (Anthony & Fabricius, 2000; Duarte *et al.*, 2020; Mies *et al.*, 2020; Morgan *et al.*, 2016). No entanto, espécies de hidrocorais que desempenham papel fundamental na composição e formação dos recifes brasileiros, demonstraram-se vulneráveis durante os últimos eventos de branqueamento, como é o caso de *M. alvicornis*, que apresentou mortalidade recorde durante o branqueamento de 2019 (Duarte *et al.*, 2020).

Pertencentes a classe Hydrozoa, os representantes do gênero *Millepora*, também chamados de corais-de-fogo, figuram entre os mais importantes na formação dos recifes coralíneos do Brasil (Laborel, 1970). Esses corais ocorrem por toda a região tropical e podem ser comumente encontrados entre 0 a 40 metros de profundidade (Lewis, 2006). Atualmente, o gênero possui 16 espécies recentes espalhadas pelos Oceanos Atlântico, Índico e Pacífico (Cairns, 1999), sendo que quatro ocorrem em águas brasileiras: *M. alvicornis*, *M. braziliensis*, *M. nitida* Verrill, 1868 e *M. laboreli* Amaral, 2008. Das espécies com ocorrência no Brasil, *M. alvicornis* é a mais comum, sendo encontrada desde o Maranhão até o litoral do Estado do Rio de Janeiro, habitando principalmente regiões rasas mas sendo reportada até 25m de profundidade (Amaral *et al.*, 2002, 2008; Couto *et al.*, 2003; Cruz *et al.*, 2009; Oigman-Pszczol *et al.*, 2004). Através da formação de colônias que podem atingir 3 metros de altura, *M. alvicornis* se configura como um importante construtor dos recifes brasileiros (Amaral *et al.*, 2008). Entretanto, de forma geral, esse hidrocoral possui importância ecológica que transcende a sua participação na formação dos recifes de corais. Sinteticamente, os corais-de-fogo possuem forma de crescimento ramificado (Figura 1),

formando um complexo tridimensional capaz de abrigar, proteger ou servir de alimento para diversas espécies de crustáceos, poliquetas, peixes, moluscos, corais, dentre outros (Amaral *et al.*, 2008; Garcia *et al.*, 2009; Garcia *et al.*, 2010; Leal *et al.*, 2013; Lewis, 2006; Montano *et al.*, 2020; Pérez & Gomes, 2012). Assim, *M. alcicornis* é uma espécie cuja presença no meio é imprescindível para o ciclo de vida de uma multitude de organismos nos mais diversos estágios de vida.

No entanto, durante os últimos eventos de branqueamento no Brasil, os corais-de-fogo foram severamente afetados, sofrendo altas taxas de mortalidade. Considerando a sua importância na estruturação dos recifes de corais e interação com diversos animais, estudos que visam elucidar como esses corais respondem às situações de estresse causadas pelo aumento de temperatura, podem auxiliar na criação de estratégias de manejo visando a conservação desses importantes engenheiros ecossistêmicos. Com o aumento de ocorrências de eventos de branqueamento nos últimos anos, junto ao aumento de esforços voltados à registrá-los (Savary *et al.*, 2021), foi possível observar que corais de diferentes localidades podem apresentar níveis variáveis de tolerância ao estresse provocado por anomalias térmicas (Fine *et al.*, 2013; Savary *et al.*, 2021). Simplificando, corais de determinadas regiões possuem maior resistência e resiliência ao aumento ou diminuição de temperatura do que outros e, nesse contexto, esforços direcionados a compreender os mecanismos fisiológicos e moleculares que atuam positivamente na aclimação ou na recuperação do animal são de extrema importância.

Apesar da relação entre imunidade em corais e o branqueamento ser complexa e variada (Mydlarz *et al.*, 2009), alguns estudos apontam que genes que atuam no sistema imunológico do animal são suprimidos durante ou até um ano depois do branqueamento (Mydlarz *et al.*, 2009; Pinzón *et al.*, 2015). Ainda, os genes diferencialmente expressos (DEGs) oferecem uma forma de avaliar os padrões de resposta e de recuperação do coral durante eventos de estresses térmicos (DeSalvo *et al.*, 2008). Segundo Savary *et al.* (2021), a resiliência do transcriptoma, isto é, a capacidade de um organismo em aumentar abruptamente o número de DEGs em resposta a um estressor ambiental e, posteriormente, voltar aos níveis de expressão natural, é fundamental para compreender a capacidade de aclimação. Nesse sentido, Barshis *et al.* (2013) observaram que colônias de *Acropora hyacinthus* (Dana, 1846), quando expostas a elevadas temperaturas, apresentavam mudanças significativas nos perfis de expressão gênica, sendo que muitas dessas mudanças correspondiam a genes específicos que, em estudos anteriores, foram identificados como genes relacionados ao estresse derivado do aumento da temperatura.

Em adição, com possibilidade de atuar sinergicamente com a regulação da expressão gênica e a resiliência do transcriptoma, o microbioma de corais (i.e., comunidade de dinoflagelados, vírus, bactérias, arqueias e fungos) pode exercer diversos papéis funcionais que contribuem na manutenção da saúde do coral hospedeiro (Putnam *et al.*, 2017; Suggett *et al.*, 2017). Por exemplo, um estudo utilizando a anêmona *Nematostella vectensis* Stephenson, 1935

sugeriu que o microbioma é fundamental para a aclimação e manutenção da homeostase do hospedeiro quando exposto a diferentes condições ambientais (Mortzfeld *et al.*, 2016).

Assim, nos últimos anos, pesquisas voltadas a manipulação do microbioma de corais, com o objetivo de aprimorar o conhecimento com relação a potencial capacidade deste em prover maior resistência e atenuar os efeitos de branqueamento nos recifes de corais, tem ganhado popularidade entre os pesquisadores (Damjanovic *et al.*, 2017; Epstein *et al.*, 2019; Rosado *et al.*, 2019). Rosado *et al.* (2019), por exemplo, conseguiram amenizar os efeitos do branqueamento e do estresse causado pelo aumento de temperatura em *Pocillopora damicornis* (Linnaeus, 1758) através da inoculação de cinco bactérias do gênero *Pseudoalteromonas*, *Halomonas taenensis* e uma cepa relacionada a espécie *Cobetia marina*.

Desse modo, apesar dos crescentes esforços visando compreender o papel do microbioma e das mudanças nos padrões de transcrição durante eventos de branqueamento, estudos que explorem esses temas visando entender possíveis processos de aclimação de corais ainda são escassos (Closek *et al.*, 2014), principalmente em hidrocorais (Elizárraga *et al.*, 2023). Nesse sentido a presente dissertação apresenta dois capítulos, sendo o primeiro intitulado “Perfil microbiano de *Millepora alcicornis* durante o branqueamento de 2019 revelam padrões sítio-específico”, e o segundo “Expressão gênica em *Millepora alcicornis*: do branqueamento à recuperação”. O primeiro capítulo visa descrever a comunidade bacteriana de *M. alcicornis* antes, durante e pós um evento de branqueamento, observando as variações de abundância e identificando gêneros de bactérias que possam ter algum papel, positivo ou negativo, durante a ocorrência do episódio. Por fim, o segundo capítulo busca avaliar os padrões de expressão gênica e identificar os processos biológicos associados aos transcritos que estão possivelmente relacionados ao branqueamento ou a recuperação das colônias.

## Considerações finais

Apesar de ser uma das espécies formadoras de recifes de corais mais importantes do Brasil e ter apresentado uma das maiores sensibilidades e taxas de mortalidade decorrente do fenômeno de branqueamento deflagrado pelo aumento agudo de temperatura do mar e, estudos buscando verificar quais estratégias que o hidrocoral holobionte, *Millepora alcicornis*, adota durante momentos de estresse eram virtualmente inexistentes. A presente dissertação apresentou dois estudos que representam os primeiros esforços para entender, a nível molecular, como *M. alcicornis* responde ao estresse causado por um evento de anomalia térmica que levou ao branqueamento massivo de diversas espécies de corais no Brasil em 2019.

Nesse sentido, este trabalho trouxe informações, até então inexistentes, acerca da variabilidade do transcriptoma e do microbioma de *M. alcicornis* durante diferentes estágios de branqueamento. Foi observado que, enquanto o microbioma das colônias saudáveis e recuperadas não apresentaram diferenças estatisticamente relevantes e, assim, sugerindo que o microbioma retorna a um perfil composicional semelhante ao inicial (saudável), o transcriptoma não retornou ao padrão de expressão inicial mesmo após a completa recuperação visual das colônias. No entanto, tanto o perfil bacteriano quanto o perfil de expressão gênica das colônias analisadas apresentaram alteração significativa logo no início da recuperação das colônias, demonstrando uma rápida resposta ao término da fase de estresse causado pela anomalia térmica. Ainda, durante a fase de recuperação, dentre outros, foi observado um aumento da expressão de transcritos associados a replicação viral, sendo aqui hipotetizado que os vírus tenham um impacto positivo na recuperação das colônias, impedindo a proliferação de bactérias nocivas no hidrocoral hospedeiro. Esse resultado, pode ou não estar correlacionado com o fato de que não foi observado nenhum gênero de bactérias que pudesse estar associado a doenças nessas colônias. Em paralelo, e de acordo com a teoria de que parte do microbioma responde as pressões ambientais, os resultados apresentados nesta dissertação também apontaram diferenças no microbioma das colônias de *M. alcicornis* de duas regiões que apresentam pressões ambientais distintas.

No geral, estressores crônicos de origem antropogênica (p.ex., despejo de esgoto, sedimentação) podem reduzir a resiliência de corais frente a eventos de branqueamento, potencialmente diminuindo a sua recuperação. Portanto, medidas que ajudem a reduzir esses estressores locais podem aumentar a capacidade de aclimação desses importantes engenheiros ecossistêmicos frente às mudanças climáticas. Nesse sentido, com o aumento da intensidade e frequência dos eventos de branqueamento devido as mudanças climáticas, o presente estudo abre uma nova fase no estudo destes hidrocorais, contribuindo significativamente para o limitado entendimento de como estes respondem a anomalias térmicas.

## Referências Bibliográficas

- AINSWORTH, T. et al. The coral core microbiome identifies rare bacterial taxa as ubiquitous endosymbionts. **The ISME Journal**, v. 9, n. 10, p. 2261–2274, out. 2015.
- ALBERNAZ, D. R. et al. “O Mar Está para Peixes?” – an Interactive Platform for Open Source Fishery Data in Rio De Janeiro State. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 46, n. 0, 15 jun. 2023.
- ALTSCHUL, S. F. et al. Basic local alignment search tool. **Journal of Molecular Biology**, v. 215, n. 3, p. 403–410, 5 out. 1990.
- AMARAL, F. D. et al. Skeletal morphometry of *Millepora* occurring in Brazil, including a previously undescribed species. 2002.
- AMARAL, F. D. et al. Note on the widespread bleaching observed at the Manuel Luiz Marine State Park, Maranhão, Brazil. **Arquivos de Ciências do Mar**, v. 39, n. 1–2, p. 138–141, 2006.
- AMARAL, F. M. D. et al. An overview of the shallow-water calcified hydroids from Brazil (Hydrozoa: Cnidaria), including the description of a new species. **Zootaxa**, v. 1930, n. 1, p. 56–68, 12 nov. 2008.
- ANTHONY, K. R. N. et al. Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 45, p. 17442–17446, 2008.
- ANTHONY, K. R. N.; FABRICIUS, K. E. Shifting roles of heterotrophy and autotrophy in coral energetics under varying turbidity. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 252, n. 2, p. 221–253, 2000.
- APPRILL, A. et al. Major similarities in the bacterial communities associated with lesioned and healthy *Fungiidae* corals. **Environmental Microbiology**, v. 15, n. 7, p. 2063–2072, jul. 2013.
- ARO, E.-M. et al. Dynamics of photosystem II: a proteomic approach to thylakoid protein complexes. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, n. 411, p. 347–356, 1 jan. 2005.
- ASHBURNER, M. et al. Gene Ontology: tool for the unification of biology. **Nature Genetics**, v. 25, n. 1, p. 25–29, maio 2000.
- ATAD, I. et al. Phage therapy of the white plague-like disease of *Favia fava* in the Red Sea. **Coral Reefs**, v. 31, n. 3, p. 665–670, 1 set. 2012.
- BAIRD, A. H. et al. Coral bleaching: the role of the host. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 24, n. 1, p. 16–20, 1 jan. 2009.

- BANASZAK, A. T. et al. Response of *Millepora alcicornis* (Milleporina: Milleporidae) to two bleaching events at Puerto Morelos reef, Mexican Caribbean. **Revista de Biología Tropical**, v. 51, n. 4, p. 57–66, 2003.
- BANHA, T. N. S. et al. Low coral mortality during the most intense bleaching event ever recorded in subtropical Southwestern Atlantic reefs. **Coral Reefs**, v. 39, n. 3, p. 515–521, 1 jun. 2020.
- BARR, J. J. et al. Bacteriophage adhering to mucus provide a non–host-derived immunity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 26, p. 10771–10776, 25 jun. 2013.
- BARSHIS, D. J. et al. Genomic basis for coral resilience to climate change. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 4, p. 1387–1392, 2013.
- BAYER, T. et al. The Microbiome of the Red Sea Coral *Stylophora pistillata* Is Dominated by Tissue-Associated Endozoicomonas Bacteria. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 79, n. 15, p. 4759–4762, ago. 2013.
- BELLANTUONO, A. J. et al. Coral Thermal Tolerance: Tuning Gene Expression to Resist Thermal Stress. **PLOS ONE**, v. 7, n. 11, p. e50685, 30 nov. 2012.
- BEN-HAIM, Y. et al. Temperature-Regulated Bleaching and Lysis of the Coral *Pocillopora damicornis* by the Novel Pathogen *Vibrio coralliilyticus*. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 69, n. 7, p. 4236–4242, jul. 2003.
- BOILARD, A. et al. Defining Coral Bleaching as a Microbial Dysbiosis within the Coral Holobiont. **Microorganisms**, v. 8, n. 11, p. 1682, nov. 2020.
- BOLGER, A. M. et al. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. **Bioinformatics**, v. 30, n. 15, p. 2114–2120, 1 ago. 2014.
- BOURNE, D. G. et al. Microbial disease and the coral holobiont. **Trends in Microbiology**, v. 17, n. 12, p. 554–562, 1 dez. 2009.
- BOURNE, D. G. et al. Insights into the Coral Microbiome: Underpinning the Health and Resilience of Reef Ecosystems. **Annual Review of Microbiology**, v. 70, p. 317–340, 8 set. 2016.
- BROWN, B. E. Coral bleaching: causes and consequences. **Coral Reefs**, v. 16, n. 1, p. S129–S138, 1 jun. 1997.
- BUCHFINK, B. et al. Fast and sensitive protein alignment using DIAMOND. **Nature Methods**, v. 12, n. 1, p. 59–60, jan. 2015.

- BUDDEMEIER, R. W. et al. Coral reefs and global climate change: Potential contributions of climate change to stresses on coral reef ecosystems. **Pew Center on Global Climate Change**, 1 jan. 2004.
- BURKEPILE, D. E. et al. Nitrogen Identity Drives Differential Impacts of Nutrients on Coral Bleaching and Mortality. **Ecosystems**, v. 23, n. 4, p. 798–811, 1 jun. 2020.
- CAIRNS, S. D. Species richness of recent Scleractinia. **Atoll Research Bulletin**, v. 459, p. 1–46, 1999.
- CALLAHAN, B. J. et al. DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. **Nature Methods**, v. 13, n. 7, p. 581–583, jul. 2016.
- CAMAYA, A. P. et al. Changes in the Ultrastructures of the Coral *Pocillopora damicornis* after Exposure to High Temperature, Ultraviolet and Far-Red Radiation. **CYTOLOGIA**, v. 81, n. 4, p. 465–470, 2016.
- CARILLI, J. E. et al. Local Stressors Reduce Coral Resilience to Bleaching. **PLOS ONE**, v. 4, n. 7, p. e6324, 22 jul. 2009.
- CASTRO, C. B.; PIRES, D. O. A bleaching event on a Brazilian coral reef. **Revista brasileira de Oceanografia**, v. 47, n. 1, p. 87–90, 1999.
- CASTRO, C. B.; PIRES, D. O. Brazilian coral reefs: What we already know and what is still missing. **Bulletin of Marine Science**, v. 69, n. 2, p. 357–371, 1 set. 2001.
- CERTNER, R. H.; VOLLMER, S. V. Inhibiting bacterial quorum sensing arrests coral disease development and disease-associated microbes. **Environmental Microbiology**, v. 20, n. 2, p. 645–657, fev. 2018.
- CLOSEK, C. J. et al. Coral transcriptome and bacterial community profiles reveal distinct Yellow Band Disease states in *Orbicella faveolata*. **The ISME Journal**, v. 8, n. 12, p. 2411–2422, dez. 2014.
- CONI, E. O. C. et al. An evaluation of the use of branching fire-corals (*Millepora* spp.) as refuge by reef fish in the Abrolhos Bank, eastern Brazil. **Environmental Biology of Fishes**, v. 96, n. 1, p. 45–55, 1 jan. 2013.
- COUTO, E. C. G. et al. Marine biodiversity in Brazil: The current status. **Gayana**, v. 67, n. 2, p. 327–340, 2003.
- CRUZ, I. C. S. et al. Caracterização dos Recifes de Corais da Área de Preservação Ambiental da Baía de Todos os Santos para Fins de Manejo, Bahia, Brasil. **Revista de Gestão Costeira Integrada**, v. 9, n. 3, p. 3–23, nov. 2009.



- CUI, Z. et al. Occurrence and distribution of cyclic-alkane-consuming psychrophilic bacteria in the Yellow Sea and East China Sea. **Journal of Hazardous Materials**, v. 427, p. 128129, 5 abr. 2022.
- DAMJANOVIC, K. et al. The contribution of microbial biotechnology to mitigating coral reef degradation. **Microbial Biotechnology**, v. 10, n. 5, p. 1236–1243, 2017.
- DAVIES, P. S. The Role of Zooxanthellae in the Nutritional Energy Requirements of Pocilloporaeydouxi. **Coral Reefs**, v. 2, p. 181–186, 1983.
- DAVY, S. K. et al. Viruses: agents of coral disease? **Diseases of Aquatic Organisms**, v. 69, n. 1, p. 101–110, 23 mar. 2006.
- DE SOUZA, M. R. et al. Importance of depth and temperature variability as drivers of coral symbiont composition despite a mass bleaching event. **Scientific Reports**, v. 13, n. 1, 2 jun. 2023.
- DECLEYRE, H. et al. Dissimilatory nitrogen reduction in intertidal sediments of a temperate estuary: small scale heterogeneity and novel nitrate-to-ammonium reducers. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, 2015.
- DESALVO, M. K. et al. Differential gene expression during thermal stress and bleaching in the Caribbean coral *Montastraea faveolata*. **Molecular Ecology**, v. 17, n. 17, p. 3952–3971, 2008.
- DESALVO, M. K. et al. Transcriptomic responses to heat stress and bleaching in the elkhorn coral *Acropora palmata*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 402, p. 97–113, 8 mar. 2010.
- DIAS, T. L. P.; GONDIM, A. I. Bleaching in scleractinians, hydrocorals, and octocorals during thermal stress in a northeastern Brazilian reef. **Marine Biodiversity**, v. 46, n. 1, p. 303–307, mar. 2016.
- DONNER, S. D. et al. A new, high-resolution global mass coral bleaching database. **PLOS ONE**, v. 12, n. 4, 26 abr. 2017.
- DOUGLAS, A. E. Coral bleaching—how and why? **Marine Pollution Bulletin**, v. 46, n. 4, p. 385–392, 2003.
- DOWNS, C. A. et al. Symbiophagy as a cellular mechanism for coral bleaching. **Autophagy**, v. 5, n. 2, p. 211–216, 16 fev. 2009.
- DUARTE, G. A. S. et al. Heat Waves Are a Major Threat to Turbid Coral Reefs in Brazil. **Frontiers in Marine Science**, v. 7, 2020.

- DUBÉ, C. E. et al. Naturally occurring fire coral clones demonstrate a genetic and environmental basis of microbiome composition. **Nature Communications**, v. 12, n. 1, p. 6402, 4 nov. 2021.
- DUNN, S. R. et al. Programmed cell death and cell necrosis activity during hyperthermic stress-induced bleaching of the symbiotic sea anemone *Aiptasia* sp. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 272, n. 1, p. 29–53, 2002.
- DUNN, S. R. et al. Heat stress induces different forms of cell death in sea anemones and their endosymbiotic algae depending on temperature and duration. **Cell Death & Differentiation**, v. 11, n. 11, p. 1213–1222, 2004.
- DUNN, S. R. et al. Apoptosis and autophagy as mechanisms of dinoflagellate symbiont release during cnidarian bleaching: every which way you lose. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 274, n. 1629, p. 3079–3085, 2007.
- DUNN, S.; WEIS, V. Apoptosis as a post-phagocytic winnowing mechanism in a coral–dinoflagellate mutualism. **Environmental microbiology**, v. 11, p. 268–76, 1 fev. 2009.
- EAKIN, C. M. et al. The 2014–2017 global-scale coral bleaching event: insights and impacts. **Coral Reefs**, v. 38, n. 4, p. 539–545, 2019.
- EFRONY, R. et al. Phage therapy of coral disease. **Coral Reefs**, v. 26, n. 1, p. 7–13, 1 mar. 2007.
- ELIZÁRRAGA, V. H. H. et al. Transcriptomic differences between bleached and unbleached hydrozoan *Millepora complanata* following the 2015–2016 ENSO in the Mexican Caribbean. **PeerJ**, v. 11, p. e14626, 18 jan. 2023.
- EPSTEIN, H. E. et al. Microbiome engineering: enhancing climate resilience in corals. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 17, n. 2, p. 100–108, 2019.
- ESTRADA-SALDÍVAR, N. et al. Effects of the Stony Coral Tissue Loss Disease Outbreak on Coral Communities and the Benthic Composition of Cozumel Reefs. **Frontiers in Marine Science**, v. 8, 2021.
- FANG, L. et al. High temperature induces the synthesis of heat-shock proteins and the elevation of intracellular calcium in the coral *Acropora grandis*. **Coral Reefs**, v. 16, n. 2, p. 127–131, 1 jun. 1997.
- FERREIRA, B. et al. The effects of sea surface temperature anomalies on oceanic coral reef systems in the southwestern tropical Atlantic. **Coral Reefs**, 21 dez. 2012.
- FERREIRA, B. P.; MAIDA, M. **Monitoramento dos recifes de coral do Brasil: situação atual e perspectivas**. Brasília: MMA/SBF, 2006.

- FERREIRA, L. C. L. et al. Different responses of massive and branching corals to a major heatwave at the largest and richest reef complex in South Atlantic. **Marine Biology**, v. 168, n. 5, p. 54, 5 abr. 2021.
- FINE, M. et al. A coral reef refuge in the Red Sea. **Global Change Biology**, v. 19, n. 12, p. 3640–3647, 2013.
- FUKAMI, H. et al. Geographic Differences in Species Boundaries Among Members of the *Montastraea Annularis* Complex Based on Molecular and Morphological Markers. **Evolution**, v. 58, n. 2, p. 324–337, 2004.
- GARCIA, T. M. et al. *Millepora alcicornis* (Cnidaria: Hydrozoa) as substrate for benthic fauna. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 57, n. 2, p. 153–155, jun. 2009.
- GARCIA, T. et al. Sipuncula associated with branching fire coral (*Millepora alcicornis*) in a marine protected area in Northeastern Brazil. **Thalassas**, v. 26, p. 9–12, 2010.
- GARDNER, S. G. et al. Coral microbiome diversity reflects mass coral bleaching susceptibility during the 2016 El Niño heat wave. **Ecology and Evolution**, v. 9, n. 3, p. 938–956, 2019.
- GASPAR, T. L. et al. Severe coral bleaching of *Siderastrea stellata* at the only atoll in the South Atlantic driven by sequential Marine Heatwaves. **Biota Neotropica**, v. 21, p. e20201131, 12 abr. 2021.
- GATES, R. D. et al. Temperature Stress Causes Host Cell Detachment in Symbiotic Cnidarians: Implications for Coral Bleaching. **The Biological Bulletin**, v. 182, n. 3, p. 324–332, jun. 1992.
- GIGNOUX-WOLFSOHN, S. A. et al. Complex interactions between potentially pathogenic, opportunistic, and resident bacteria emerge during infection on a reef-building coral. **FEMS microbiology ecology**, v. 93, n. 7, 1 jul. 2017.
- GILBERT, D. <p>Gene-omes built from mRNA seq not genome DNA</p>. **F1000Research**, v. 5, 13 jul. 2016.
- GLYNN, P. W. Widespread Coral Mortality and the 1982–83 El Niño Warming Event. **Environmental Conservation**, v. 11, n. 2, p. 133–146, 1984.
- GOLDSMITH, D. B. et al. Stability of temperate coral *Astrangia poculata* microbiome is reflected across different sequencing methodologies. **AIMS Microbiology**, v. 5, n. 1, p. 62–76, 1 mar. 2019.
- GRABHERR, M. G. et al. Full-length transcriptome assembly from RNA-Seq data without a reference genome. **Nature Biotechnology**, v. 29, n. 7, p. 644–652, jul. 2011.

- GRAY, M. A. et al. Microbial consortia of gorgonian corals from the Aleutian islands. **FEMS microbiology ecology**, v. 76, n. 1, p. 109–120, abr. 2011.
- GRIMM, A. M. et al. Precipitation Anomalies in Southern Brazil Associated with El Niño and La Niña Events. **Journal of Climate**, v. 11, n. 11, p. 2863–2880, 1 nov. 1998.
- GURGEL, F. et al. Evaluation of oil spill in the environment of Forno Port, Municipality of Arraial do Cabo, Brazil. v. 5, p. 596–601, 1 jul. 2019.
- HAO, T. et al. Vertical heterogeneity of hydrocarbon-degrading bacteria in a core sediment sample from the Central Indian Ridge. **Frontiers in Marine Science**, v. 10, 2023.
- HARTMAN, L. M. et al. The Effect of Thermal Stress on the Bacterial Microbiome of *Exaiptasia diaphana*. **Microorganisms**, v. 8, n. 1, p. 20, jan. 2020.
- HE, W. et al. The Diversity and Nitrogen Metabolism of Culturable Nitrate-Utilizing Bacteria Within the Oxygen Minimum Zone of the Changjiang (Yangtze River) Estuary. **Frontiers in Marine Science**, v. 8, 2021.
- HERLEMANN, D. P. et al. Transitions in bacterial communities along the 2000 km salinity gradient of the Baltic Sea. **The ISME Journal**, v. 5, n. 10, p. 1571–1579, out. 2011.
- HOCHART, C. et al. Ecology of Endozoicomonadaceae in three coral genera across the Pacific Ocean. **Nature Communications**, v. 14, n. 1, p. 3037, 1 jun. 2023.
- HOEGH-GULDBERG, O. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. **Marine and Freshwater Research**, v. 50, n. 8, p. 839–866, 1999.
- HOEGH-GULDBERG, O. et al. Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. **Science**, v. 318, n. 5857, p. 1737–1742, 14 dez. 2007.
- HUGHES, T. P. et al. Global warming and recurrent mass bleaching of corals. **Nature**, v. 543, n. 7645, p. 373–377, 15 mar. 2017.
- IGLESIAS-PRIETO, R. et al. Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum* in culture. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 89, n. 21, p. 10302–10305, 1 nov. 1992.
- IMHOFF, J. F.; WIESE, J. The Order Kiloniellales. Em: ROSENBERG, E. et al. (Eds.). **The Prokaryotes: Alphaproteobacteria and Betaproteobacteria**. Berlin, Heidelberg: Springer, 2014. p. 301–306.
- JARI OKSANEN et al. **vegan: Community Ecology Package**. , 11 out. 2022. Disponível em: <<https://github.com/vegandevs/vegan>>

- JESSEN, C. et al. In-situ Effects of Eutrophication and Overfishing on Physiology and Bacterial Diversity of the Red Sea Coral *Acropora hemprichii*. **PLOS ONE**, v. 8, n. 4, 22 abr. 2013.
- JONES, P. et al. InterProScan 5: genome-scale protein function classification. **Bioinformatics**, v. 30, n. 9, p. 1236–1240, 1 maio 2014.
- JONES, R. N. et al. Autumn coral bleaching in Hawai'i. **Marine Ecology Progress Series**, v. 675, p. 199–205, 30 set. 2021.
- KELLOGG, C. A.; PRATTE, Z. A. Unexpected diversity of *Endozoicomonas* in deep-sea corals. **Marine Ecology Progress Series**, v. 673, p. 1–15, 2 set. 2021.
- KELMO, F.; ATTRILL, M. J. Severe Impact and Subsequent Recovery of a Coral Assemblage following the 1997–8 El Niño Event: A 17-Year Study from Bahia, Brazil. **PLOS ONE**, v. 8, n. 5, p. e65073, 31 maio 2013.
- KIM, W. et al. The unique 2009–2010 El Niño event: A fast phase transition of warm pool El Niño to La Niña. **Geophysical Research Letters**, v. 38, n. 15, 2011.
- KRISHNAN, P. et al. Elevated sea surface temperature during May 2010 induces mass bleaching of corals in the Andaman. **Current Science**, v. 100, n. 1, p. 111–117, 2011.
- KUSHMARO, A. et al. *Vibrio shiloi* sp. nov., the causative agent of bleaching of the coral *Oculina patagonica*. **International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology**, v. 51, n. Pt 4, p. 1383–1388, jul. 2001.
- KVENNEFORS, E. C. E. et al. Regulation of bacterial communities through antimicrobial activity by the coral holobiont. **Microbial Ecology**, v. 63, n. 3, p. 605–618, abr. 2012.
- KWIATKOWSKI, L. et al. Coral bleaching under unconventional scenarios of climate warming and ocean acidification. **Nature Climate Change**, v. 5, n. 8, p. 777–781, ago. 2015.
- LABOREL, J. Madreporaires et hydrocoralliaires récifaux des côtes brésiliennes. Systematique, ecologie, repartition verticale et géographie. v. 47, p. 171–229, 1970.
- LAJEUNESSE, T. C. et al. Systematic Revision of Symbiodiniaceae Highlights the Antiquity and Diversity of Coral Endosymbionts. **Current Biology**, v. 28, n. 16, p. 2570–2580.e6, 20 ago. 2018.
- LAJEUNESSE, T. C. Zooxanthellae. **Current Biology**, v. 30, n. 19, p. R1110–R1113, 5 out. 2020.
- LANGMEAD, B.; SALZBERG, S. L. Fast gapped-read alignment with Bowtie 2. **Nature Methods**, v. 9, n. 4, p. 357–359, abr. 2012.

- LAWLER, S. N. et al. Coral-Associated Bacterial Diversity Is Conserved across Two Deep-Sea Anthothela Species. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, 2016.
- LEAL, I. C. S. et al. Coral reef fish association and behaviour on the fire coral *Millepora* spp. in north-east Brazil. **Marine Biological Association of the United Kingdom. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 93, n. 6, p. 1703–1711, 2013.
- LEÃO, Z. M. A. N. et al. Status of Eastern Brazilian coral reefs in time of climate changes. **Pan-American Journal of Aquatic Sciences**, v. 5, n. 2, p. 52–63, 2010.
- LEÃO, Z. M. A. N. et al. Brazilian coral reefs in a period of global change: A synthesis. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 64, n. SPE2, p. 97–116, 2016.
- LEÃO, Z. M. A. N. et al. Branqueamento de corais nos recifes da Bahia e sua relação com eventos de anomalias térmicas nas águas superficiais do oceano. **Biota Neotropica**, v. 8, n. 3, p. 69–82, set. 2008.
- LEÃO, Z. M. A. N. et al. Corals and coral reefs of Brazil. Em: CORTÉS, J. (Ed.). **Latin American Coral Reefs**. Amsterdam: Elsevier Science, 2003. p. 9–52.
- LEMA, K. A. et al. Corals Form Characteristic Associations with Symbiotic Nitrogen-Fixing Bacteria. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 78, n. 9, p. 3136–3144, maio 2012.
- LESSER, M. P. et al. Nitrogen fixation by symbiotic cyanobacteria provides a source of nitrogen for the scleractinian coral *Montastraea cavernosa*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 346, p. 143–152, 27 set. 2007.
- LESSER, M. P. Coral Bleaching: Causes and Mechanisms. Em: DUBINSKY, Z.; STAMBLER, N. (Eds.). **Coral Reefs: An Ecosystem in Transition**. [s.l.] Springer Netherlands, 2011. p. 405–419.
- LESSER, M. P.; JARETT, J. K. Culture-dependent and culture-independent analyses reveal no prokaryotic community shifts or recovery of *Serratia marcescens* in *Acropora palmata* with white pox disease. **FEMS microbiology ecology**, v. 88, n. 3, p. 457–467, jun. 2014.
- LEWIS, J. B. The ecology of *Millepora*: A review. **Coral Reefs**, v. 8, n. 3, p. 99–107, dez. 1989.
- LEWIS, J. B. Biology and Ecology of the Hydrocoral *Millepora* on Coral Reefs. Em: **Advances in Marine Biology**. [s.l.] Academic Press, 2006. v. 50p. 1–55.
- LIRMAN, D. et al. Severe 2010 Cold-Water Event Caused Unprecedented Mortality to Corals of the Florida Reef Tract and Reversed Previous Survivorship Patterns. **PLoS ONE**, v. 6, n. 8, p. e23047, 10 ago. 2011.

- LONG, S. P. et al. Photoinhibition of Photosynthesis in Nature. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 45, n. 1, p. 633–662, 1994.
- LOVE, M. I. et al. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2. **Genome Biology**, v. 15, n. 12, p. 550, 5 dez. 2014.
- LU, Y. et al. MicrobiomeAnalyst 2.0: comprehensive statistical, functional and integrative analysis of microbiome data. **Nucleic Acids Research**, 11 maio 2023.
- MAHER, R. L. et al. Coral Microbiomes Demonstrate Flexibility and Resilience Through a Reduction in Community Diversity Following a Thermal Stress Event. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 8, 2020.
- MARANGONI, L. F. DE B. et al. Oxidative stress biomarkers as potential tools in reef degradation monitoring: A study case in a South Atlantic reef under influence of the 2015–2016 El Niño/Southern Oscillation (ENSO). **Ecological Indicators**, v. 106, p. 105533, 1 nov. 2019.
- MARTINEZ ARBIZU, P. **pairwiseAdonis: Pairwise Multilevel Comparison using Adonis**. , 2017. Disponível em: <<https://github.com/pmartinezarbizu/pairwiseAdonis>>
- MERON, D. et al. The impact of reduced pH on the microbial community of the coral *Acropora eurystoma*. **The ISME Journal**, v. 5, n. 1, p. 51–60, jan. 2011.
- MEUNIER, V. et al. Bleaching forces coral's heterotrophy on diazotrophs and *Synechococcus*. **The ISME Journal**, v. 13, n. 11, p. 2882–2886, nov. 2019.
- MEYER, J. L. et al. Microbiome shifts and the inhibition of quorum sensing by Black Band Disease cyanobacteria. **The ISME Journal**, v. 10, n. 5, p. 1204–1216, maio 2016.
- MIES, M. et al. South Atlantic Coral Reefs Are Major Global Warming Refugia and Less Susceptible to Bleaching. **Frontiers in Marine Science**, v. 7, 2020.
- MIGOTTO, A. E. Anthozoa bleaching on the southeastern coast of Brazil in the summer of 1994. **Proc. 6th Inter. Conf. Coelenterate Biol.**, p. 329–335, 1995.
- MIN, Q. et al. What hindered the El Niño pattern in 2014? **Geophysical Research Letters**, v. 42, n. 16, p. 6762–6770, 2015.
- MIRANDA, R. J. et al. Coral bleaching in the Caramuanas reef (Todos os Santos Bay, Brazil) during the 2010 El Niño event. **Latin American Journal of Aquatic Research**, v. 41, n. 2, p. 351–360, 2013.

- MONTANO, S. et al. Widespread Occurrence of a Rarely Known Association between the Hydrocorals *Stylaster roseus* and *Millepora alcicornis* at Bonaire, Southern Caribbean. **Diversity**, v. 12, n. 6, p. 218, jun. 2020.
- MORGAN, K. M. et al. Evidence of extensive reef development and high coral cover in nearshore environments: implications for understanding coral adaptation in turbid settings. **Scientific Reports**, v. 6, n. 1, p. 29616, 19 jul. 2016.
- MORIARTY, T. et al. Bleaching, mortality and lengthy recovery on the coral reefs of Lord Howe Island. The 2019 marine heatwave suggests an uncertain future for high-latitude ecosystems. **PLOS Climate**, v. 2, n. 4, 12 abr. 2023.
- MORROW, K. M. et al. Bacterial associates of two Caribbean coral species reveal species-specific distribution and geographic variability. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 78, n. 18, p. 6438–6449, set. 2012.
- MORROW, K. M. et al. Natural volcanic CO<sub>2</sub> seeps reveal future trajectories for host–microbial associations in corals and sponges. **The ISME Journal**, v. 9, n. 4, p. 894–908, abr. 2015.
- MORTZFELD, B. et al. Response of bacterial colonization in *Nematostella vectensis* to development, environment and biogeography. **Environmental Microbiology**, v. 18, n. 6, p. 1764–1781, 2016.
- MU, M.; REN, H. Enlightenments from researches and predictions of 2014–2016 super El Niño event. **Science China Earth Science**, v. 60, 1 set. 2017.
- MUNN, C. B. Viruses as pathogens of marine organisms—from bacteria to whales. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 86, n. 3, p. 453–467, jun. 2006.
- MUSCATINE, L.; PORTER, J. W. Reef Corals: Mutualistic Symbioses Adapted to Nutrient-Poor Environments. **BioScience**, v. 27, n. 7, p. 454–460, 1977.
- MYDLARZ, L. D. et al. Immune defenses of healthy, bleached and diseased *Montastraea faveolata* during a natural bleaching event. **Diseases of Aquatic Organisms**, v. 87, n. 1–2, p. 67–78, 2009.
- NEAVE, M. J. et al. Diversity and function of prevalent symbiotic marine bacteria in the genus *Endozoicomonas*. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 100, n. 19, p. 8315–8324, 2016.



- NEAVE, M. J. et al. Differential specificity between closely related corals and abundant Endozoicomonas endosymbionts across global scales. **The ISME Journal**, v. 11, n. 1, p. 186–200, jan. 2017.
- NG, J. et al. Pyrosequencing of the bacteria associated with *Platygyra camosus* corals with skeletal growth anomalies reveals differences in bacterial community composition in apparently healthy and diseased tissues. **Frontiers in microbiology**, v. 6, p. 1142, 5 nov. 2015.
- NIELSEN, D. A. et al. Coral bleaching from a single cell perspective. **The ISME Journal**, v. 12, n. 6, p. 1558–1567, jun. 2018.
- NIYOGI, K. K. Photoprotection Revisited: Genetic and Molecular Approaches. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 50, p. 333–359, jun. 1999.
- OIGMAN-PSZCZOL, S. S. et al. Distribution of Benthic Communities on the Tropical Rocky Subtidal of Armação dos Búzios, Southeastern Brazil. **Marine Ecology**, v. 25, n. 3, p. 173–190, 2004.
- OLGUÍN-LÓPEZ, N. et al. Impact of El Niño-Southern Oscillation 2015-2016 on the soluble proteomic profile and cytolytic activity of *Millepora alcicornis* (“fire coral”) from the Mexican Caribbean. **PeerJ**, v. 7, p. e6593, 18 mar. 2019.
- OLIVEIRA, M. et al. Cultivo de *Millepora alcicornis* como uma ferramenta para Restauração e Manejo dos Ecossistemas Recifais do Nordeste do Brasil. **Revista da Gestão Costeira Integrada ISSN 1646-8872**, v. 8, p. 183–201, 23 dez. 2008.
- ONYANGO, C. A. et al. De novo assembly of the transcriptome of scleractinian coral, *Anomastrea irregularis* and analyses of its response to thermal stress. **Molecular Biology Reports**, v. 48, n. 3, p. 2083–2092, 1 mar. 2021.
- PANTOS, O. et al. Habitat-specific environmental conditions primarily control the microbiomes of the coral *Seriatopora hystrix*. **The ISME Journal**, v. 9, n. 9, p. 1916–1927, set. 2015.
- PATRO, R. et al. Salmon provides fast and bias-aware quantification of transcript expression. **Nature Methods**, v. 14, n. 4, p. 417–419, abr. 2017.
- PAZ-GARCÍA, D. et al. **Cold water bleaching of *Pocillopora* in the Gulf of California**. . Em: PROC. 12TH INT. CORAL REEF SYMP. 9 jul. 2012.
- PENG, C. et al. Time- and compound-dependent microbial community compositions and oil hydrocarbon degrading activities in seawater near the Chinese Zhoushan Archipelago. **Marine Pollution Bulletin**, v. 152, p. 110907, 1 mar. 2020.

- PEREIRA, P. H. C. et al. Unprecedented Coral Mortality on Southwestern Atlantic Coral Reefs Following Major Thermal Stress. **Frontiers in Marine Science**, v. 9, 2022.
- PÉREZ, C. D.; GOMES, P. B. Primeiro registro do verme de fogo *Hermodice carunculata* (Annelida, Polychaeta) predando colônias do coral de fogo *Millepora alcicornis* (Cnidaria, Hydrozoa). **Biota Neotropica**, v. 12, n. 2, p. 217–219, 2012.
- PÉREZ-ROSALES, G. et al. Mesophotic coral communities escape thermal coral bleaching in French Polynesia. **Royal Society Open Science**, v. 8, n. 11, p. 210139, 10 nov. 2021.
- PHAN, K. H. Bleaching of coral in Nha Trang, Ninh Thuan, Con Dao and Phu Quoc islands in June–July 2019. 2020.
- PINZÓN, J. H. et al. Whole transcriptome analysis reveals changes in expression of immune-related genes during and after bleaching in a reef-building coral. **Royal Society Open Science**, v. 2, n. 4, p. 140214, 2015.
- POGOREUTZ, C. et al. Dominance of *Endozoicomonas* bacteria throughout coral bleaching and mortality suggests structural inflexibility of the *Pocillopora verrucosa* microbiome. **Ecology and Evolution**, v. 8, n. 4, p. 2240–2252, 2018.
- POGOREUTZ, C. et al. Coral holobiont cues prime *Endozoicomonas* for a symbiotic lifestyle. **The ISME Journal**, v. 16, n. 8, p. 1883–1895, ago. 2022.
- POOTAKHAM, W. et al. Heat-induced shift in coral microbiome reveals several members of the Rhodobacteraceae family as indicator species for thermal stress in *Porites lutea*. **MicrobiologyOpen**, v. 8, n. 12, p. e935, 2019.
- PUTNAM, H. M. et al. The Vulnerability and Resilience of Reef-Building Corals. **Current Biology**, v. 27, n. 11, p. R528–R540, jun. 2017.
- QIN, Z. et al. Significant Changes in Microbial Communities Associated With Reef Corals in the Southern South China Sea During the 2015/2016 Global-Scale Coral Bleaching Event. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, v. 125, n. 7, p. e2019JC015579, 2020.
- QUAST, C. et al. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. **Nucleic Acids Research**, v. 41, n. Database issue, p. D590–D596, jan. 2013.
- R CORE TEAM, R. **R: A language and environment for statistical computing**. , 2013.  
Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>

- RICAURTE, M. et al. Proteomic analysis of bleached and unbleached *Acropora palmata*, a threatened coral species of the Caribbean. **Marine Pollution Bulletin**, v. 107, n. 1, p. 224–232, 15 jun. 2016.
- RICCI, F. et al. Beneath the surface: community assembly and functions of the coral skeleton microbiome. **Microbiome**, v. 7, n. 1, p. 159, 12 dez. 2019.
- RICCI, F. et al. Host Traits and Phylogeny Contribute to Shaping Coral-Bacterial Symbioses. **mSystems**, v. 7, n. 2, p. e00044-22, 7 mar. 2022.
- RICHIER, S. et al. Oxidative stress and apoptotic events during thermal stress in the symbiotic sea anemone, *Anemonia viridis*. **The FEBS Journal**, v. 273, n. 18, p. 4186–4198, 2006.
- RITCHIE, K. B. Regulation of microbial populations by coral surface mucus and mucus-associated bacteria. **Marine Ecology Progress Series**, v. 322, p. 1–14, 20 set. 2006.
- RODER, C. et al. Bacterial profiling of White Plague Disease across corals and oceans indicates a conserved and distinct disease microbiome. **Molecular Ecology**, v. 23, n. 4, p. 965–974, fev. 2014.
- ROGERS, R. et al. Coral health rapid assessment in marginal reef sites. **Marine Biology Research**, v. 10, n. 6, p. 612–624, 3 jul. 2014.
- ROITMAN, S. et al. Surviving marginalized reefs: assessing the implications of the microbiome on coral physiology and survivorship. **Coral Reefs**, v. 39, n. 3, p. 795–807, 1 jun. 2020.
- ROSADO, P. M. et al. Marine probiotics: increasing coral resistance to bleaching through microbiome manipulation. **The ISME Journal**, v. 13, n. 4, p. 921–936, abr. 2019.
- ROSENBERG, E. et al. The role of microorganisms in coral health, disease and evolution. **Nature Reviews Microbiology**, v. 5, n. 5, p. 355–362, maio 2007.
- ROSENBERG, E.; FALKOVITZ, L. The *Vibrio shiloi*/*Oculina patagonica* model system of coral bleaching. **Annual Review of Microbiology**, v. 58, p. 143–159, 2004.
- ROSENBERG, E.; KUSHMARO, A. Microbial Diseases of Corals: Pathology and Ecology. Em: DUBINSKY, Z.; STAMBLER, N. (Eds.). **Coral Reefs: An Ecosystem in Transition**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2011. p. 451–464.
- ROSENBERG, E. et al. The hologenome theory of evolution contains Lamarckian aspects within a Darwinian framework. **Environmental Microbiology**, v. 11, n. 12, p. 2959–2962, 2009.

- ROSIC, N. N. et al. Gene expression profiles of cytosolic heat shock proteins Hsp70 and Hsp90 from symbiotic dinoflagellates in response to thermal stress: possible implications for coral bleaching. **Cell Stress & Chaperones**, v. 16, n. 1, p. 69–80, jan. 2011.
- RUA, C. P. J. et al. Diversity and antimicrobial potential of culturable heterotrophic bacteria associated with the endemic marine sponge *Arenosclera brasiliensis*. **PeerJ**, v. 2, p. e419, 2014.
- RUBIO-PORTILLO, E. et al. Biogeographic Differences in the Microbiome and Pathobiome of the Coral *Cladocora caespitosa* in the Western Mediterranean Sea. **Frontiers in Microbiology**, v. 9, 2018.
- SAVARY, R. et al. Fast and pervasive transcriptomic resilience and acclimation of extremely heat-tolerant coral holobionts from the northern Red Sea. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 118, n. 19, 11 maio 2021.
- SCHUBERT, N. et al. Symbiotic Versus Non-symbiotic Octocorals: Physiological and Ecological Implications. Em: [s.l: s.n.]. p. 1–32.
- SEIPP, S. et al. Apoptosis—a death-inducing mechanism tightly linked with morphogenesis in *Hydractina echinata* (Cnidaria, Hydrozoa). **Development (Cambridge, England)**, v. 128, n. 23, p. 4891–4898, dez. 2001.
- SENECA, F. O.; PALUMBI, S. R. The role of transcriptome resilience in resistance of corals to bleaching. **Molecular Ecology**, v. 24, n. 7, p. 1467–1484, abr. 2015.
- SHA, Y. et al. Effect of low-expression gene filtering on detection of differentially expressed genes in RNA-seq data. **Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society. IEEE Engineering in Medicine and Biology Society. Annual International Conference**, v. 2015, p. 6461–6464, 2015.
- SILVA, D. P. et al. Multi-domain probiotic consortium as an alternative to chemical remediation of oil spills at coral reefs and adjacent sites. **Microbiome**, v. 9, n. 1, p. 118, 21 maio 2021.
- SIMÃO, F. A. et al. BUSCO: assessing genome assembly and annotation completeness with single-copy orthologs. **Bioinformatics**, v. 31, n. 19, p. 3210–3212, 1 out. 2015.
- SOARES, M. DE O. et al. Thermal stress and tropical reefs: mass coral bleaching in a stable temperature environment? **Marine Biodiversity**, v. 49, n. 6, p. 2921–2929, dez. 2019.
- SOARES, M. DE O.; RABELO, E. F. Primeiro registro de branqueamento de corais no litoral do Ceará (NE, Brasil): Indicador das mudanças climáticas? **São Paulo**, v. 33, n. 1, p. 10, 2014.

- SØRENSEN, J. G. et al. The evolutionary and ecological role of heat shock proteins. **Ecology Letters**, v. 6, n. 11, p. 1025–1037, 2003.
- SOUTER, D. et al. Status of Coral Reefs of the World: 2020. 2020.
- SPEARE, K. E. et al. Size-dependent mortality of corals during marine heatwave erodes recovery capacity of a coral reef. **Global Change Biology**, v. 28, n. 4, p. 1342–1358, 2022.
- SPECK, M. D.; DONACHIE, S. P. Widespread Oceanospirillaceae Bacteria in *Porites* spp. **Journal of Marine Sciences**, v. 2012, 22 fev. 2012.
- STEEN, R.; MUSCATINE, L. Low Temperature Evokes Rapid Exocytosis of Symbiotic Algae by a Sea Anemone. **Biological Bulletin**, v. 172, n. 2, p. 246–263, 1987.
- STENCEL, A.; WLOCH-SALAMON, D. M. Some theoretical insights into the hologenome theory of evolution and the role of microbes in speciation. **Theory in Biosciences**, v. 137, n. 2, p. 197–206, 1 nov. 2018.
- STIMSON, J. et al. Interspecific comparison of the symbiotic relationship in corals with high and low rates of bleaching-induced mortality. **Coral Reefs**, v. 21, n. 4, p. 409–421, 1 dez. 2002.
- STRYCHAR, K. B. et al. Bleaching as a pathogenic response in scleractinian corals, evidenced by high concentrations of apoptotic and necrotic zooxanthellae. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 304, n. 1, p. 99–121, 2004.
- SUGGETT, D. J. et al. Symbiotic Dinoflagellate Functional Diversity Mediates Coral Survival under Ecological Crisis. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 32, n. 10, p. 735–745, 1 out. 2017.
- SUNAGAWA, S. et al. Bacterial diversity and White Plague Disease-associated community changes in the Caribbean coral *Montastraea faveolata*. **The ISME Journal**, v. 3, n. 5, p. 512–521, maio 2009.
- SWEET, M. J.; BULLING, M. T. On the Importance of the Microbiome and Pathobiome in Coral Health and Disease. **Frontiers in Marine Science**, v. 4, 2017.
- SZEREDAY, S.; AMRI, A. Y. **Highly variable response of hard coral taxa to successive coral bleaching events (2019-2020) and rising ocean temperatures in Northeast Peninsular Malaysi**. 2021.
- TAKAHASHI, S. et al. Repair Machinery of Symbiotic Photosynthesis as the Primary Target of Heat Stress for Reef-Building Corals. **Plant and Cell Physiology**, v. 45, n. 2, p. 251–255, 2004.

- TANDON, K. et al. Comparative genomics: Dominant coral-bacterium *Endozoicomonas acroporae* metabolizes dimethylsulfoniopropionate (DMSP). **The ISME journal**, v. 14, n. 5, p. 1290–1303, maio 2020.
- TANDON, K. et al. Microbiome Restructuring: Dominant Coral Bacterium *Endozoicomonas* Species Respond Differentially to Environmental Changes. **mSystems**, v. 7, n. 4, p. e00359-22, 15 jun. 2022.
- TAO, L. et al. Genesis of the 2014–2016 El Niño events. **Science China Earth Sciences**, v. 60, n. 9, p. 12, 2017.
- TEIXEIRA, C. D. et al. Sustained mass coral bleaching (2016–2017) in Brazilian turbid-zone reefs: taxonomic, cross-shelf and habitat-related trends. **Coral Reefs**, v. 38, n. 4, p. 801–813, 1 ago. 2019.
- THOMAS, L. et al. Transcriptomic resilience, symbiont shuffling, and vulnerability to recurrent bleaching in reef-building corals. **Molecular Ecology**, v. 28, n. 14, p. 3371–3382, 2019.
- THOMAS, L.; PALUMBI, S. R. The genomics of recovery from coral bleaching. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 284, n. 1865, p. 20171790, 25 out. 2017.
- THOMAS, S. et al. Evidence for phosphonate usage in the coral holobiont. **The ISME Journal**, v. 4, n. 3, p. 459–461, mar. 2010.
- THURBER, R. V. et al. Virus–host interactions and their roles in coral reef health and disease. **Nature Reviews Microbiology**, v. 15, n. 4, p. 205–216, abr. 2017.
- TRENCH, R. Microalgal-Invertebrate Symbioses - a Review. **Endocytobiosis and Cell Research**, v. 9, n. 2–3, p. 135–175, dez. 1993.
- VAN OPPEN, M. J. H.; BLACKALL, L. L. Coral microbiome dynamics, functions and design in a changing world. **Nature Reviews Microbiology**, v. 17, n. 9, p. 557–567, set. 2019.
- VAN WOESIK, R.; KRATOCHWILL, C. A global coral-bleaching database, 1980–2020. **Scientific Data**, v. 9, n. 1, p. 20, 20 jan. 2022.
- VEGA THURBER, R. et al. Deciphering Coral Disease Dynamics: Integrating Host, Microbiome, and the Changing Environment. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 8, 2020.
- VEROL, A. et al. Proposição do Sistema de Coleta em Tempo Seco em Arraial do Cabo (RJ) para Melhoria da Qualidade Ambiental. **Revista Nacional de Gerenciamento de Cidades**, v. 8, 29 jun. 2020.

- VICTOR, B. C. Larval Settlement and Juvenile Mortality in a Recruitment-Limited Coral Reef Fish Population. **Ecological Monographs**, v. 56, n. 2, p. 145–160, 1986.
- VOOLSTRA, C. R. et al. Contrasting heat stress response patterns of coral holobionts across the Red Sea suggest distinct mechanisms of thermal tolerance. **Molecular Ecology**, v. 30, n. 18, p. 4466–4480, 2021.
- VOOLSTRA, C. R.; ZIEGLER, M. Adapting with Microbial Help: Microbiome Flexibility Facilitates Rapid Responses to Environmental Change. **BioEssays**, v. 42, n. 7, p. 2000004, 2020.
- WAKEFIELD, T. S.; KEMPF, S. C. Development of Host- and Symbiont-Specific Monoclonal Antibodies and Confirmation of the Origin of the Symbiosome Membrane in a Cnidarian–Dinoflagellate Symbiosis. **The Biological Bulletin**, v. 200, n. 2, p. 127–143, abr. 2001.
- WARNER, M. E. et al. Damage to photosystem II in symbiotic dinoflagellates: A determinant of coral bleaching. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 96, n. 14, p. 8007–8012, 1999.
- WASIM, MD. et al. Spatio-temporal Mapping to Investigate Coral Bleaching in Andaman and Nicobar Islands, India Using Geoinformatics. **Journal of the Indian Society of Remote Sensing**, v. 49, n. 8, p. 1879–1894, 1 ago. 2021.
- WEILER, B. A. et al. Bacterial Communities in Tissues and Surficial Mucus of the Cold-Water Coral *Paragorgia arborea*. **Frontiers in Marine Science**, v. 5, 2018.
- WICKHAM, H. Data Analysis. Em: WICKHAM, H. (Ed.). **ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis**. Use R! Cham: Springer International Publishing, 2016. p. 189–201.
- WILD, C. et al. Coral mucus functions as an energy carrier and particle trap in the reef ecosystem. **Nature**, v. 428, n. 6978, p. 66–70, 4 mar. 2004.
- WILKINSON, C. **Status of Coral Reefs of the World: 2000**. [s.l.] Australian Institute of Marine Science, 2000.
- WINSTON, M. et al. Coral taxonomy and local stressors drive bleaching prevalence across the Hawaiian Archipelago in 2019. **PLOS ONE**, v. 17, n. 9, 1 set. 2022.
- WU, T. et al. clusterProfiler 4.0: A universal enrichment tool for interpreting omics data. **The Innovation**, v. 2, n. 3, 28 ago. 2021.
- WYATT, A. S. J. et al. Hidden heatwaves and severe coral bleaching linked to mesoscale eddies and thermocline dynamics. **Nature Communications**, v. 14, n. 1, p. 25, 6 jan. 2023.

- XU, Y. et al. Coral Bleaching Detection in the Hawaiian Islands Using Spatio-Temporal Standardized Bottom Reflectance and Planet Dove Satellites. **Remote Sensing**, v. 12, n. 19, p. 3219, jan. 2020.
- YANG, Q. et al. Diversity analysis of diazotrophs associated with corals from Xisha and Sanya, South China Sea. **Aquatic Ecosystem Health & Management**, v. 18, n. 4, p. 433–442, 2 out. 2015.
- YU, G. et al. clusterProfiler: an R package for comparing biological themes among gene clusters. **Omics: A Journal of Integrative Biology**, v. 16, n. 5, p. 284–287, maio 2012.
- ZANOTTI, A. A. et al. The microbial profile of a tissue necrosis affecting the Atlantic invasive coral *Tubastraea tagusensis*. **Scientific Reports**, v. 11, n. 1, p. 9828, 10 maio 2021.
- ZHANG, H. The review of transcriptome sequencing: principles, history and advances. **IOP Conference Series: Earth and Environmental Science**, v. 332, n. 4, p. 042003, out. 2019.
- ZHANG, Y. et al. The Shifts of Diazotrophic Communities in Spring and Summer Associated with Coral *Galaxea astreata*, *Pavona decussata*, and *Porites lutea*. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, 2016.
- ZHOU, Y. et al. Dynamic changes in the microbial community in the surface seawater of Jiaozhou Bay after crude oil spills: An in situ microcosm study. **Environmental Pollution**, v. 307, p. 119496, 15 ago. 2022.
- ZHU, A. et al. Nonparametric expression analysis using inferential replicate counts. **Nucleic Acids Research**, v. 47, n. 18, p. e105, 10 out. 2019.
- ZHU, W. et al. Consistent responses of coral microbiome to acute and chronic heat stress exposures. **Marine Environmental Research**, v. 185, p. 105900, mar. 2023.
- ZIEGLER, M. et al. Coral microbial community dynamics in response to anthropogenic impacts near a major city in the central Red Sea. **Marine Pollution Bulletin**, 4 jan. 2016.
- ZIEGLER, M. et al. Bacterial community dynamics are linked to patterns of coral heat tolerance. **Nature Communications**, v. 8, n. 1, p. 14213, 10 fev. 2017.