



**E**l nombre de manglar proviene de la palabra mangle, árbol que resulta el principal constituyente de su ecosistema. Los ecosistemas de manglar cubren aproximadamente el 60 ó 75% de la línea costera mundial (véase fig. 1) y, como se observa en el mapa, su distribución está limitada a aquellas zonas tropicales y subtropicales del mundo. Brash, Indonesia y Australia son los países con mayor abundancia de manglares, ocupando México el sexto lugar con 6 600 km<sup>2</sup> (Flores Verdugo, 1989). Existen alrededor de 70 especies diferentes de árboles de mangle y éstos pertenecen a las distintas familias botánicas conocidas en el mundo (Tomlinson, 1986). En México se pueden encontrar cuatro especies: *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Conocarpus erectus* (Flores Verdugo, 1989).



Figura 1. El área encerrada dentro de las líneas corresponde a las zonas donde se distribuyen los manglares.

Los mangles generalmente colonizan cuerpos de agua, costeros, semicerrados y someros, donde existe protección contra la acción de olas, vientos fuertes y mareas. En algunos casos estos cuerpos de agua costeros y semicerrados están localizados en estuarios, donde las aguas de mar y ríos se mezclan. Sin embargo, en ocasiones los árboles de mangle crecen en agua de mar totalmente pura, la cual no ha sido diluida con agua dulce de origen continental (Por, 1984). Las raíces del mangle, además de servir de anclaje y sostén al mismo, atrapan el sedimento de origen terrestre y marino, permitiendo la acumulación de sedimento y la colonización de más plantas. Eventualmente, en el manglar se genera una gruesa capa de lodo, rica en materia orgánica y carente de oxígeno.

Al ser los mangles plantas de origen terrestre han sufrido adaptaciones que les han permitido desarrollarse en agua de mar y respirar en suelos anegados; una interesante adaptación son las raíces aéreas (véase fig. 2) que les permiten aprovechar el oxígeno. Algunas especies resuelven el problema de las sales existentes en el agua marina, mediante las glándulas de sal presentes en sus hojas, pues a través de ellas exudan dichas sales, mientras que otras cuentan con un mecanismo en sus raíces, por medio del cual absorben el agua, obstruyendo el paso de las sales (Clough, 1982).

El mangle tira hojas a una tasa excepcionalmente alta en relación con otras plantas -alrededor de 1 000 g peso seco/m<sup>2</sup>/año- (Flores Verdugo *et al.*, 1987-1990). Estas hojas, después de sufrir autólisis y descomposición por bacterias y hongos, se convierten en detritus (partículas de materia orgánica en descomposición), el cual es rico en contenido calórico, proteico y carga microbiana (Espinosa *et al.*, 1981), además de fuente de alimentación para muchos de los organismos que habitan en un manglar (Robertson y Duke, 1987). Algunos de estos organismos detritívoros pertenecen

a especies de gran importancia comercial, como el camarón, el callo de hacha, la pata de mina, los ostiones, los mejillones y muchos otros (Yáñez Arancibia *et al.*, 1988), pero a su vez sirven de alimento a peces también de importancia pesquera, tales como juveniles de pargos, robalos y corvinas. Como se puede apreciar, el detritus producido por la descomposición de las hojas de mangle sostiene una cadena alimenticia muy extensa, y aunque muchos organismos asociados al manglar no son detritívoros por sí mismos se benefician indirectamente de la cadena alimenticia basada en este ingrediente. El detritus no sólo sirve de alimento a los habitantes del manglar, ya que cerca del 25% del material detritico es transportado a mar abierto por efecto de las mareas,



Figura 2. A) Raíces aéreas o pneumatóforos del mangle negro *Avicennia germinans* nótese que éstas cubren una gran parte de la superficie del suelo. B) Raíces aéreas del mangle rojo *Rhizophora mangle* que nacen de las ramas; obsérvese la colonización masiva por ostiones.



Figura 3. Manglar de Balandra B.C.S., 25 km al norte de La Paz. Nótese la laguna interna dentro del manglar, presente en la mayoría de estos ecosistemas.

constituyendo, así, asilos y ecosistemas exportadores de nutrientes (Clough, 1982).

Los manglares de las costas mexicanas del Pacífico Sur se localizan por lo general en estuarios, donde el flujo constante de nutrientes continentales a través de los ríos y la lluvia que reciben estos manglares, así como las temperaturas por arriba de los 20°C, permiten el desarrollo de árboles de mangle grandes y frondosos. En cambio, el estado de Baja California Sur cuenta con manglares que se caracterizan por tener árboles pequeños (véase fig. 3), y ello se debe parcialmente a que éstos crecen en aguas netamente marinas e invierten una gran cantidad de energía en la regulación de las sales presentes en ellas, además de que el aporte de nutrientes por vía terrestre de estos ecosistemas es casi nulo, ya que se localizan en áreas semidesérticas de escasa lluvia. A pesar de la ausencia del aporte de nutrientes por vía terrestre, los manglares de Baja California Sur se ven saludables, frondosos y espesos, sin mostrar deficiencias nutricionales. Esta observación, confirmada con análisis cuantitativos de la concentración de fósforo y nitrógeno disponible en las aguas del manglar, nos obligó a hacernos la siguiente pregunta: ¿de dónde obtienen sus nutrientes los árboles de mangle?

El nitrógeno y el fósforo son esenciales para todas las plantas. Los ecosistemas de manglar en zonas desérticas resultan generalmente deficientes en estos dos elementos y, sin embargo, son altamente productivos (Alongi et al., 1993). La comunidad de manglar de la Laguna de Balandra (B.C.S.) no muestra señales de deficiencia en nitrógeno o fósforo, paradoja que puede explicarse por un reciclamiento muy eficiente dentro del ecosistema, que retiene los escasos

nutrientes en el manglar y es llevado a cabo por diversos microorganismos.

Se ha encontrado que la productividad bacteriana es responsable de la mayor parte del flujo de carbono en sedimentos del manglar de zonas tropicales. En los de la Australia tropical, las bacterias constituyeron el 91% de la biomasa microbiana total, constituyendo las algas y protozoarios sólo el 7% y el 2%, respectivamente (Alongi y Sasekumar, 1992). Al igual que ocurre en comunidades de pastos marinos, se cree

que las sustancias alimenticias exudadas por las raíces de los árboles de mangle sirven de alimento y son fuente de energía para la actividad bacteriana presente en los sedimentos del manglar (Alongi et al., 1993). Existe evidencia para proponer que se da una estrecha asociación microbionutriente-planta, la cual funciona como mecanismo para conservar los escasos nutrientes del ecosistema, necesarios para el desarrollo y mantenimiento de estos bosques. En suma, consideramos que la actividad microbiana en sedimentos y asociada a raíces de mangles sostiene los ecosistemas del manglar.

### ¿Cómo obtienen nitrógeno los manglares?

La fijación de nitrógeno atmosférico (la conversión de  $N_2$  a  $NH_3$ ) por actividad biológica es abundante en ecosistemas de manglar (Zuberer y Silver, 1978), pues ésta se ha detectado asociada a las hojas y raíces en proceso de descomposición, a la corteza de árboles de mangle, a la rizosfera (volumen bajo la influencia de las raíces), sedimentos y raíces aéreas. Es probable que la fijación de nitrógeno, mediada por bacterias asociadas a las raíces, así como por cianobacterias colonizadoras de raíces aéreas, aporte nitrógeno a los manglares, desempeñando así un papel importante en el mantenimiento y desarrollo de este ecosistema.

Nuestro grupo de investigación ha logrado aislar a partir de las raíces del mangle negro *Avicennia germinans* y del mangle blanco *Laguncularia racemosa*, cinco cepas nuevas de bacterias fijadoras de nitrógeno (Holguín et al., 1992; Amador, resultados no publicados), de las que hemos identificado tres: *Listonella anguillarum*, *Vibrio campbellii*, y *Pseudomo-*

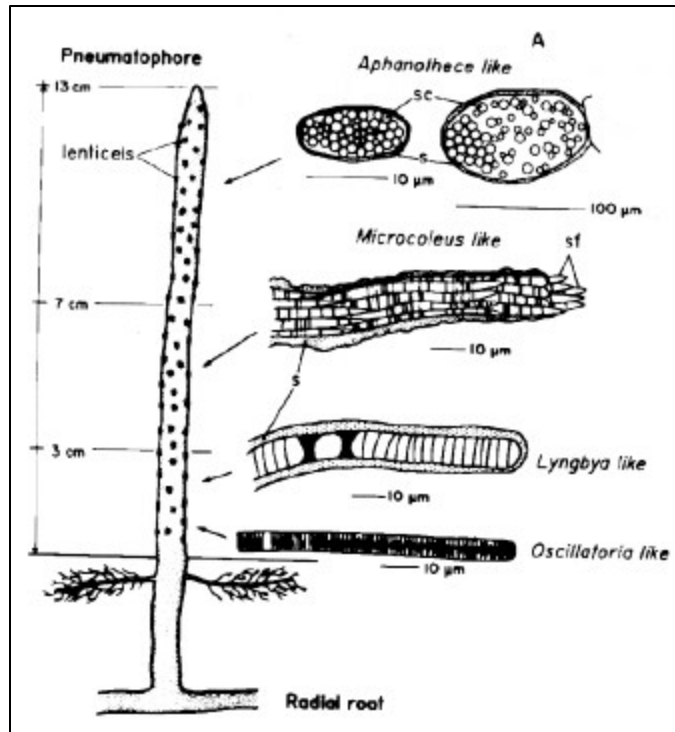


Figura 4. Representación esquemática de una raíz aérea o pneumatóforo del mangle negro, colonizado por diferentes tipos de cianobacterias. Esta figura fue originalmente publicada en la revista *Canadian Journal of Microbiology* y se presenta con autorización de la casa editorial.

*nas alcaligenes*. Una evaluación de la comunidad de cianobacterias asociadas a las raíces aéreas (pneumatóforos) del mangle negro permitió localizar los sitios de colonización preferidos por diferentes grupos bacterianos (véase fig. 4). Las cianobacterias filamentosas como *lyngbya* sp. y *Oscillatoria* sp. colonizaron principalmente la parte inferior de la raíz aérea; en la parte media dominaron las cianobacterias filamentosas como *Microcoleus* sp., mientras que las cocoidales como *Aphanoteche* sp. mostraron preferencia por colonizar la parte superior de los pneumatóforos. De esta comunidad se lograron aislar dos cepas de cianobacterias, y al evaluar su capacidad para fijar nitrógeno se encontró que ésta es similar a la de otras bacterias marinas fijadoras del mismo ( $10^{-6}$  nanomoles de etileno/célula/24 h). Hemos observado, al igual que otros autores (Lindberg y Granhall, 1984), que la fijación de nitrógeno disminuye significativamente durante el proceso de purificación de las cepas; una explicación posible de este fenómeno puede ser la necesaria interacción de los diferentes grupos bacterianos para que la fijación de nitrógeno sea factible. Se obtuvo evidencia que apoya esta hipótesis, al demostrar que la asociación de *Staphylococcus* sp. (bacteria aislada de las raíces de mangle e incapaz de fijar nitrógeno) con la bacteria diazotrófica *L. anguillarum* incrementó la tasa de fijación de esta última (Holguín et al., 1992). La bacteria *Staphylococcus* sp. aumentó también la fijación de nitrógeno de

la bacteria terrestre *Azospirillum brasilense* Cd, que es utilizada para promover el crecimiento de plantas de importancia agrícola (Holguín y Bashan, 1996). Se logró medir *in situ* la fijación de nitrógeno de las cianobacterias asociadas con raíces aéreas de mangle (véanse figs. 5A y B) en el transcurso de un año, encontrándose los niveles más altos en el verano (600 nmol etileno/Ng clorofila a/pneumatóforo/24h) y los más bajos durante otoño e invierno (70 nmol etileno/Ng clorofila a/pneumatóforo/24h) (Toledo et al., 1995a). Al inocular la cianobacteria *Microcoleus* sp. en plántulas de mangle germinadas en el laboratorio se observó que, después de los días de incubación, las raíces de las plantas estaban completamente colonizadas por *Microcoleus* sp. (véanse figs. 6A y B) (Toledo et al., 1995b), y al analizar la concentración total de nitrógeno en las plántulas se encontró que las inoculadas contenían más nitrógeno que las no inoculadas. Estudios posteriores con  $N^{15}$  demostraron que las plantas asimilan en sus tejidos el nitrógeno fijado por *Microcoleus* (Bashan et al., 1988) (véase cuadro 1), y en cuanto a las cianobacterias, se encontró que al asociarse con las plántulas fijaban más nitrógeno (Toledo et al., 1995b), lo cual implica que la interacción de cianobacterias y plántulas de mangle es mutuamente benéfica y sugiere la utilización de las primeras como inoculantes para una futura reforestación y rehabilitación de las zonas de manglar, parcial o del todo destruidas.

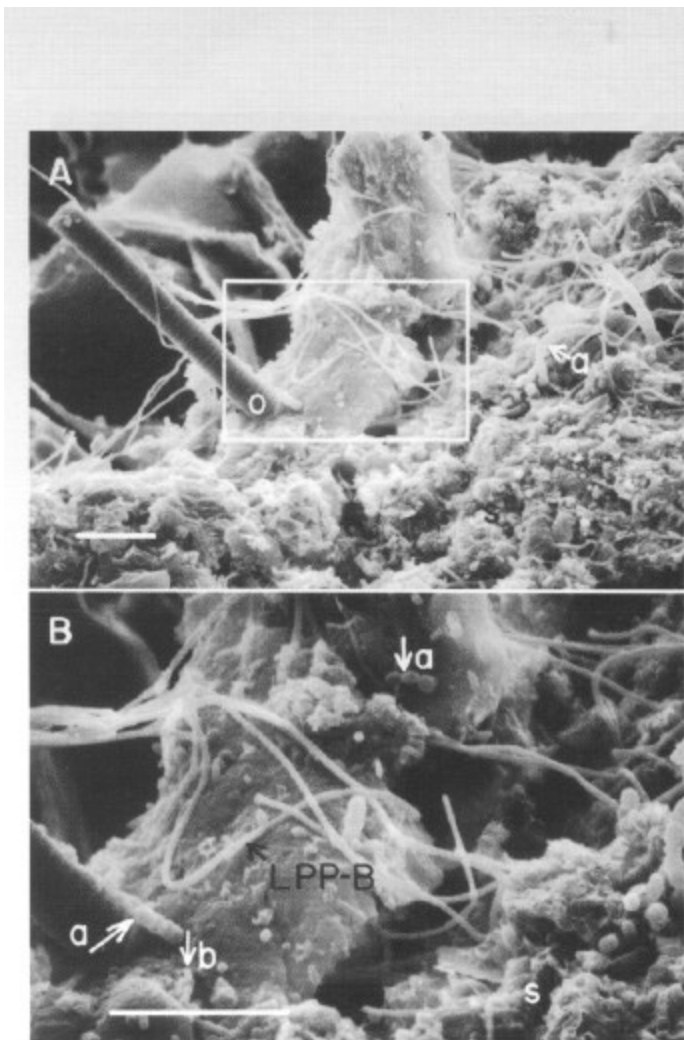


Figura 5. A) Microscopía electrónica que muestra la colonización de raíces aéreas por microorganismos. O, Oscillatoria; A, Anabaena; LPP-B, cianobacterias filamentosas; b, bacterias; s, superficie del pneumatóforo. B) Amplificación de área marcada en A. La barra blanca equivale a 10 micras. Esta figura fue originalmente publicada en la revista Canadian Journal of Microbiology y se presenta con el consentimiento de la casa editorial.

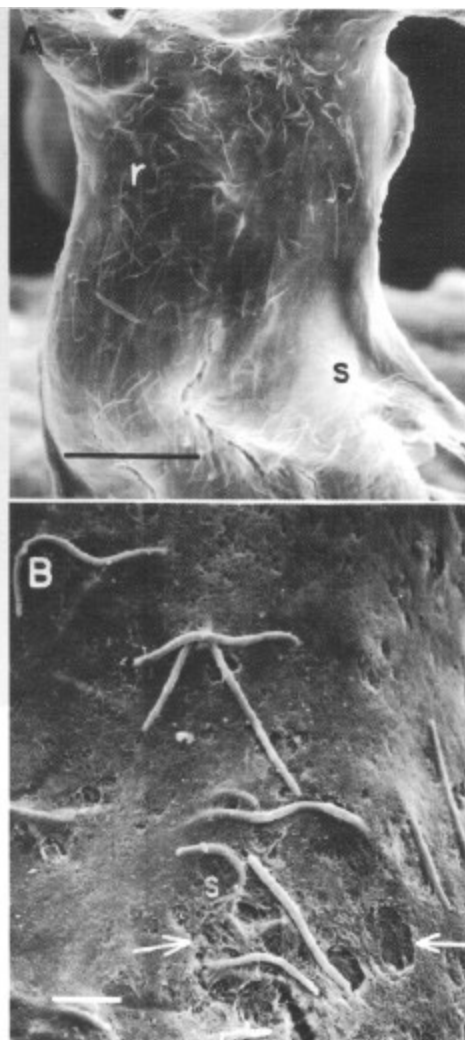


Figura 6. A) Colonización de raíces de plántulas de mangle negro por cianobacterias inoculadas artificialmente. Filamentos de cianobacterias embebidos en una biocapa de mucilago que cubre las raíces de la plántula. B) Amplificación de A. Los filamentos corresponden a cianobacterias. S, mucilago; r, raíz. Las flechas muestran que el mucilago está compuesto por varias capas. Las barras equivalen a 100 micras (A) y 10 micras (B). Parte de esta figura fue originalmente publicada en la revista Canadian Journal of Microbiology y se presenta con la autorización de la casa editorial.

Cuadro 1

**Concentración total de nitrógeno a incorporación de <sup>15</sup>N en hojas y raíces en plántulas de mangle Negro, inoculadas con la cianobacteria Microcoleus sp.**

Parte de la planta	% N		15N (%)	
	No inoculadas	Inoculadas	No inoculadas	Inoculadas
Hojas	1.4 b	3.0 a	5.89 a	9.98 b
Raíces	1.3 a	1.43 a	3.32 a	12.26 b

Para cada par de números dentro de cada categoría de nitrógeno y en cada parte de la planta, la denotación con letra distinta indica una diferencia estadísticamente significativa a P 0.05.



Figura 7. Solubilización de fosfato, mediada por bacterias presentes en raíces de mangle. A la derecha se muestra el medio de cultivo opaco donde no hubo solubilización de fosfato; en cambio, a la izquierda se muestra el medio de cultivo transparente, indicando que sí hubo solubilización.

### ¿Cómo obtienen fósforo los árboles de mangle?

La abundancia de cationes en aguas marinas provoca la precipitación del fósforo del agua intersticial del manglar, que se deposita en sedimentos e imposibilita su absorción por parte de las plantas. Los depósitos de roca fosfórica son comunes en toda la península de Baja California; sin embargo, para ser asimilable por las plantas, ésta debe ser primero solubilizada, y así, la presencia de bacterias solubilizadoras de fosfato en las raíces de los mangles representaría una gran ventaja para éstos, al proporcionarles una fuente constante de fósforo. Hemos logrado aislar seis cepas de bacterias solubilizadoras de fosfato a partir de raíces del mangle negro que son *Bacillus amyloliquefaciens*, *B. licheniformis*, *Enterobacter aerogenes*, *E. taylorae*, *E. asburiae* y *Kluyvera cryocrescens*, y también dos especies a partir de raíces del mangle blanco, las *Chryseomonas luteola* y *Pseudomonas stutzeri*. Esta fue la primera evidencia sobre la capacidad de solubilización de fosfato por bacterias de los géneros *Kluyvera* y *Chryseomonas*, así como de su presencia en las raíces de mangle (véase fig. 7). La habilidad de estas bacterias para solubilizar el fosfato fue constatada por la presencia de un halo alrededor de las colonias bacterianas, el cual aparece al crecerlas en un medio de cultivo sólido con fosfato de calcio (véase fig. 8), y de tal modo constituye una prueba de la solubilización de éste. Se encontró que bajo condiciones *in vitro*, la *B. amyloliquefaciens* por ejemplo solubiliza un promedio de 400 mg de fosfato por litro de suspensión bacteriana ( $10^7$  células/ml); teóricamente, esta cantidad sería suficiente para proporcionar los requerimientos diarios de fosfato de una pequeña planta terrestre

y la mitad de los de una grande. También se encontró en cinco de las cepas que el mecanismo responsable de la solubilización quizás actúa mediante la producción de diferentes ácidos orgánicos, detectados en el medio de cultivo por cromatografía de gases.

Es posible que las bacterias fijadoras de nitrógeno y las solubilizadoras de fosfato, asociadas a raíces de mangle, dependan de exudados radiculares para su alimentación, estableciéndose así una relación simbiótica no obligada entre las bacterias y las plantas, es decir, las plantas brindan alimento a la comunidad bacteriana de la rizosfera, en tanto que las bacterias proveen a los mangles de la fuente de nitrógeno y fósforo necesarios para su crecimiento, y es probable que también los mangles provean de alimento a la comunidad bacteriana presente en los sedimentos (véase fig. 9).

La fijación de nitrógeno, llevada a cabo por cianobacterias en las raíces aéreas y por bacterias asociadas a las raíces sumergidas en conjunto con la actividad de bacterias solubilizadoras de fosfatos, puede explicar la formación de espesos bosques de manglar en zonas tropicales y subtropicales deficientes en nutrientes.

### La importancia de otros grupos bacterianos para el ecosistema del manglar

Hemos logrado aislar bacterias fotosintéticas anoxigénicas (bacterias púrpuras y verdes del azufre) a partir de la rizosfera y las raíces aéreas del mangle, pero aún no se ha determinado el papel de dichas bacterias

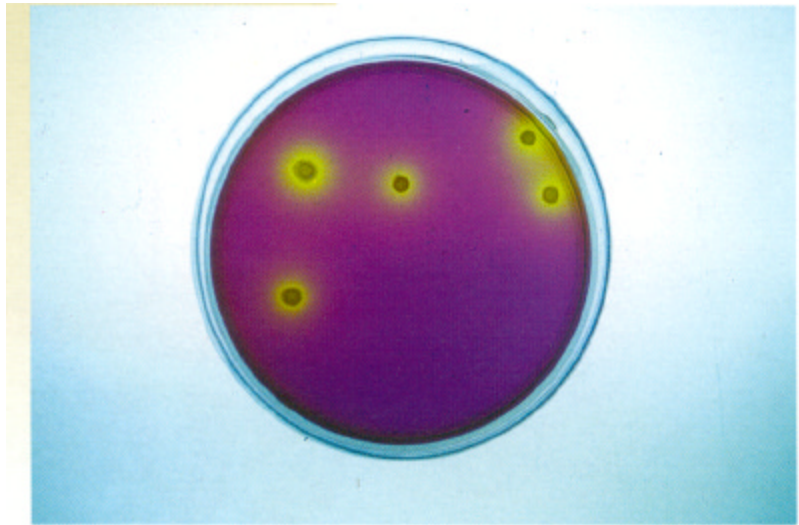


Figura 8. Presencia de un halo transparente y amarillo alrededor de las colonial bacterianas como evidencia de la solubilización de fosfato.

en el aporte de nutrientes; sin embargo, es posible que éstas, en conjunto con otros grupos bacterianos involucrados en el ciclo del azufre (bacterias sulfato reductoras y bacterias incoloras del azufre), estén participando en el reciclamiento de azufre dentro del ecosistema (Nedwell *et al.*, 1994). Además, la participación de otros grupos bacterianos en la disponibilidad de micronutrientes, tales como manganeso, hierro y cobre, no ha sido aún estudiada, pero puede ser significativa ya que la solubilidad de estos compuestos está determinada por el pH, el potencial de óxido y la reducción y concentración de oxígeno en sedimentos, parámetros que son afectados por procesos metabólicos bacterianos como la respiración aerobia y anaerobia, la fotosíntesis oxigénica y anoxigénica, y la utilización o degradación de diferentes compuestos orgánicos o inorgánicos.



Figura 9. Esta caricatura muestra el beneficio mutuo que resulta de la asociación bacteria-plants. Las bacterias se alimentan de las sustancias liberadas por las raíces de las plantas, y ésta a su vez se beneficia de los nutrientes que las bacterias le proporcionan mediante la fijación de nitrógeno, solubilización de fosfato, etcétera.

### Comentario concluyente

Este trabajo resume la investigación que hemos realizado sobre la actividad microbiológica existente en las raíces del mangle y en los sedimentos, y se ha encontrado evidencia de la actividad de fijación de nitrógeno y

Figura 10. Esta caricatura resume la importancia de la actividad microbiológica para el sostenimiento de los manglares y, por lo tanto, de las pesquerías.



solubilización de fosfatos, asociada a raíces aéreas y rizosfera del mangle, por lo cual consideramos que esta interacción mangle-bacteria funciona como fuente de nutrientes esenciales para el primero (véase fig.10), contribuyendo de esta manera al sostenimiento y desarrollo de los ecosistemas de manglar. Así, creemos que el estudio de la ecología microbiana de los manglares permitirá proponer medidas efectivas de conservación para estos bellos y productivos ecosistemas (Hacker et al., 1989).

### Agradecimientos

Expresamos nuestro reconocimiento a Gina Holguín y Yoav Bashan, quienes participaron en este trabajo, la primera gracias a la ayuda de su madre, María de la Luz Zehfuss de Holguín, y el segundo en memoria del señor Avner Bashan, de Israel, así como al licenciado Juan Carlos Ruiz Rubio, delegado federal de la Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, y a la QFB Laura Pimentel González, jefe de la Unidad de Normatividad Ecológica en La Paz, Baja California, por permitirnos utilizar una gran extensión del manglar de Balandra como zona experimental. Asimismo, agradecemos la excelente ayuda técnica brindada por Dariel Tovar, Ariel Cruz, Angel Carrillo y Dalia Gómez, y la microscopía de barrido que realizó Al Soeldner, de la Oregon State University.

- Alongi, D.M.; P. Christoffersen, y F. Tirendi. "The Influence of Forest Type on Microbial-nutrient Relationships in Tropical Mangrove Sediments", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 171, 1993, pp. 201-223.
- Alongi, D.M., y A. Sasekumar. "Benthic Communities", in *Tropical Mangrove Ecosystems*, A. I. Robertson and D.M. Alongi (eds.), American Geophysical Union, Washington, D.C., 1992, pp. 137-171.
- Bashan, Y.; M. E. Puente, D. D. Myrold, y G. Toledo. "In Vitro Transfer of Fixed Nitrogen from Diazotrophic Filamentous Cyanobacteria to Black Mangrove Seedlings", *FEMS Microbiology Ecology* (en prensa).
- Clough, B.F. *Mangrove Ecosystems in Australia: Structure, Function and Management*, editado por el Australian Institute of Marine Science, 1982, 302 p.
- Espinoza, M.; P. Sánchez y E. Muñoz. Valor energético de los detritos y algunos aspectos sobre la productividad y degradación de *Rhizophora mangle*, en tres zonas de manglar de la Bahía de La Paz, B.C.S., Informe laboral CIB, 1981, pp 137-179.
- Flores Verdugo, F. J. "Algunos aspectos sobre la ecología, uso e importancia de los ecosistemas de manglar", en *Temas de Oceanografía Biológica en México*, J. de la Rosa Vélez, y F. González Farías (eds.), Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, 1989, pp. 21-56.
- Flores Verdugo, F. J.; J. W. Day Jr., y R. Briseño Dueñas. "Structure, Litter Fall, Decomposition, and Detritus Dynamics of Mangroves in a Mexican Coastal Lagoon with an Ephemeral Inlet", *Marine Ecology-Progress Series* 35, 1987, pp. 83-90.
- Flores Verdugo, F.; F. González Farías; O. Ramírez Flores; F. Amezcua Linares; A. Yáñez Arancibia; M. Alvarez Rubio, y J. W. Day, Jr. "Mangrove Ecology, Aquatic Primary Productivity, and Fish Community Dynamics in the Teacapán-Agua Brava Lagoon Estuarine System (Mexican Pacific)", *Estuaries* 13, 1990, pp. 219-230.
- Hatcher, B.G.; R.E. Johannes, y A.I. Robertson. "Review of Research Relevant to Conservation of Shallow Tropical Marine Ecosystems", *Oceanographic and Marine Biology: an Annual Review* 27, 1989, pp. 337-414.
- Holguín, G., y Y. Bashan. "Nitrogen-fixation by *Azospirillum brasilense* Cd is promoted when Co-cultured with a Mangrove Rhizosphere Bacterium (*Staphylococcus* sp)", *Soil Biology and Biochemistry* 28, 1996, pp. 1651-1660.
- Holguín, G.; M.A. Guzmán, y Y. Bashan. "Two New Nitrogenfixing Bacteria from the Rhizosphere of Mangrove Trees: Their Isolation, Identification and *In Vitro* Interaction with Rhizosphere (*Staphylococcus* sp.)", *FEMS Microbiology Ecology* 101, 1992, pp. 207-216.
- Lindberg, T., y U. Granhall. "Isolation and Characterization of Denitrogen-fixing Bacteria from the Rhizosphere of Temperate Cereals and Forage Grasses", *Applied and Environmental Microbiology* 48, 1984, pp. 683-689.
- Nedwell, D.B.; T.H. Blackburn y W.J. Wiebe. "Dynamic Nature of the Turnover of Organic Carbon, Nitrogen and Sulphur in the Sediments of a Jamaican Mangrove Forest", *Marine Ecology-Progress Series* 110, 1994, pp. 223-231.
- Por, F. D. "The State of the Art", in *Hydrobiology of the Mangle*. F. D. Por and I. Dor (eds). Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands, 1984, pp. 1-14.
- Robertson, A.I., y N.C. Duke. "Mangroves as Nursery Sites: Comparisons of the Abundance and Species Composition of Fish and Crustaceans in Mangroves and other Nearshore Habitats in Tropical Australia", *Marine Biology* 96, 1987, pp. 193-205.
- Toledo, G.; Y. Bashan y A. Soeldner. "Cyanobacteria and Black Mangroves in Northwestern Mexico: Colonization, and Diurnal and Seasonal Nitrogen Fixation on Aerialroots", *Canadian Journal of Microbiology* 41, 1995a, pp. 999-1011.
- Toledo, G.; Y. Bashan, y A. Soeldner. "In Vitro Colonization and Increase in Nitrogen Fixation of Seedling Roots of Black Mangrove Inoculated by a Filamentous Cyanobacteria", *Canadian Journal of Microbiology* 41, 1995b, pp. 1012-1020.
- Tomlinson, P.B. *The Botany of Mangroves*, Cambridge University Press, NY., 1986, 419 p.
- Yáñez Arancibia, A.; A.L. Lara Domínguez; J.L. Rojas Galavis; P. Sánchez Gil; J.W. Day y C.J. Madden. "Seasonal Biomass and Diversity of Estuarine Fishes Coupled with Tropical Habitat Heterogeneity (southern Gulf of Mexico)", *Journal of Fish Biology* 33, 1988, pp. 191-200 (suppl. A).
- Zuberer, D. A., y W. S. Silver. "Biological Dinitrogen Fixation (Acetylene Reduction) Associated with Florida Mangroves", *Applied and Environmental Microbiology* 35, 1978, pp. 567-575.