

MICROBIOLOGÍA AGRÍCOLA

Hongos, bacterias, micro y macrofauna,
control biológico y planta-microorganismo



Ronald Ferrera-Cerrato
Alejandro Alarcón

trillas 

Capítulo 10

La importancia de los manglares y su microbiología para el sostenimiento de las pesquerías costeras

Gina Holguin y Yoav Bashan 

Grupo de de Microbiología ambiental, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, (CIB), La Paz, B.C.S. México.

Introducción

Detritus: definición e importancia

Importancia de los manglares en las pesquerías costeras
Importancia del manglar para el camarón

Participación de la comunidad bacteriana en el ecosistema del manglar
Importancia de la asociación microbio-nutriente-planta en ecosistemas de manglar

Fijación de nitrógeno en manglares
Fijación de nitrógeno asociada a pneumatóforos

Bacterias solubilizadoras de fosfato

Bacterias sulfato reductoras

Bacterias fotosintéticas anoxigénicas

Bacterias metanogénicas

Hongos

Problemas que enfrentan las comunidades de manglar

Reforestación de manglares a través de la producción de plántulas inoculadas con bacterias benéficas
Inoculación de plántulas de mangle con la bacteria benéfica *Azospirillum*
Inoculación de plántulas de mangle con cultivos mixtos

Conclusiones

Literatura citada

Introducción

El nombre manglar proviene de la palabra mangle; el árbol de mangle es el principal constituyente del ecosistema. Los ecosistemas de manglar cubren aproximadamente 60 a 75% de la línea costera mundial y su distribución está limitada a aquellas zonas tropicales y subtropicales. Brasil, Indonesia y Australia son los países con mayor abundancia de manglares; México ocupa el sexto lugar (Contreras, 1985).

Todos los países latinoamericanos, tanto en las costas del Atlántico como del Pacífico, tienen manglares que cubren un total de 4 000 000 hectáreas. Los países latinoamericanos con mayor abundancia de manglares son Brasil, con más de un millón de hectáreas; México y Cuba, con más de

Holguin, G., and Bashan, Y. 2007. La importancia de los manglares y su microbiología para el sostenimiento de las pesquerías costeras. In: **Microbiología agrícola: hongos, bacterias, micro y macrofauna, control biológico, planta-microorganismo**. (Eds.) Ferrera-Cerrato, R., and Alarcon, A. Chapter 10. Published by: Editorial Trillas, Mexico City, Mexico. pp. 239-253.

Sección tres: Bacterias

medio millón de hectáreas cada uno; y Colombia y Venezuela, cada país con un cuarto de millón de hectáreas. Así mismo, todas las islas del Mar Caribe tienen manglares (Lacerda *et al.*, 1993).

Existen alrededor de 47 especies de árboles de mangle y éstos pertenecen a diferentes familias botánicas reportadas en el mundo. En América se pueden encontrar ocho especies mientras que en el hemisferio oriental existen hasta 40 especies (Tomlinson, 1986). En México se pueden encontrar cuatro especies: *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Conocarpus erectus* (Arreola-Lizárraga *et al.*, 2004; Contreras, 1985).

Los manglares generalmente colonizan cuerpos de agua costeros semicerrados y someros, donde existe protección hacia la acción de las olas, vientos fuertes y mareas. En algunos casos, estos cuerpos de agua están localizados en estuarios, cuerpos de agua costeros semi-cerrados donde el agua de mar y río se mezclan. Aunque existen bosques de manglar que no reciben el aporte de agua continental (Primavera *et al.* 2004).

Detritus: definición e importancia

Las hojas y madera del mangle están compuestas principalmente de componentes lignocelulósicos que puede ser degradados únicamente por microorganismos (Alongi *et al.*, 1989). La degradación del material vegetal del mangle se inicia con la colonización por hongos y bacterias. La flora heterotrófica bacteriana de manglares en Goa, la India, consistió de organismos con actividad celulolítica, pectinolítica, amilolítica y proteolítica (Matondkar *et al.*, 1981). En cuanto a los hongos que colonizan los manglares se les ha encontrado actividad de pectinasas, proteasas, y amilasa, así como capacidad para degradar compuestos lignocelulósicos (Ranghukumar *et al.*, 1994).

La descomposición de la materia vegetal del mangle, aunado al proceso de autólisis, genera el detritus que se puede definir como materia orgánica en proceso de descomposición, rico en contenido calórico, proteico y carga microbiana (Odum y Heald, 1975a). Es posible que además de bacterias y hongos, otros organismos que colonizan el material vegetal también contribuyan a la generación del detritus. La examinación microscópica de una hoja de mangle en proceso de descomposición reveló una comunidad colonizadora muy compleja, compuesta de hongos, bacterias, protozoarios y microalgas (Holguin *et al.* 2001; Odum y Heald, 1975b).

Odum y Heald (1975a) encontraron que el contenido proteico de la hoja recién caída del árbol de mangle fue de 6%. Sin embargo, después de seis meses, el contenido de proteínas de las hojas se elevó a 20%. De acuerdo con los autores, este incremento se explica porque al desintegrarse la hoja se lleva a cabo una pérdida de grasas, carbohidratos y proteínas vegetales; estas últimas son parcialmente reemplazadas por proteína microbiana. Como producto final resulta una partícula con una concentración relativa de proteínas mayor que en la hoja original, acompañada de un incremento en el contenido calórico (Odum y Heald, 1975a).

Se ha observado que la concentración de nitrógeno total en hojas de mangle o madera en proceso de descomposición se incrementa con el tiempo. La concentración de nitrógeno en hojas de *Avicennia marina* en proceso de descomposición, se incrementó en 70% después de 21 días. De 41 a 64% de este incremento se atribuyó a la fijación biológica de nitrógeno (van der Valk y Attiwill, 1984). Asimismo, el porcentaje de nitrógeno en troncos caídos de *Rhizophora* spp. se incrementó cinco veces durante los primeros dos meses (Robertson y Daniel, 1989b).

El detritus es fuente de alimentación de muchos de los organismos que habitan en el manglar. De 120 especies estudiadas, se encontró que una tercera parte de ellas eran detritívoras, las cuales comprendían crustáceos, moluscos, larvas de insectos, nematodos, poliquetos y algunos peces (Odum y Heald, 1975b). Algunos de estos organismos detritívoros, son especies de importancia comercial como el camarón, callo de hacha, pata de mula, ostión, mejillón y algunos peces. Los organismos detritívoros, a su vez, sirven de alimento a peces también de importancia pesquera, como juveniles de pargos, robalos y corvinas. De acuerdo con Evink (1975), 85% de toda la producción pesquera del sur

Sección tres: Bacterias

de Florida depende del manglar.

Como se puede apreciar, el *detritus* producido por la descomposición del material vegetal del árbol de mangle sostiene una cadena alimenticia 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 habitantes del manglar, ya que cerca de 25% del material detrítico es transportado a mar abierto por efectos de mareas, así los manglares, por lo general, son ecosistemas exportadores de nutrientes (Clough, 1991). Si se considera que la caída de hojas de mangle es a una tasa excepcionalmente alta en relación con otras plantas (alrededor de 700 g peso seco m⁻² año⁻¹) (Odum y Heald, 1975b; Twilley *et al.*, 1997) la magnitud de la contribución de materia orgánica a sistemas adyacentes debe ser significativa. Boto y Bunt (1981 y 1982) estimaron que hasta 46% de la producción primaria de un manglar australiano, se exportó a aguas adyacentes como materia orgánica particulada. Sin embargo, la magnitud de materia orgánica exportada por un manglar depende de procesos geofísicos como extensión del manglar, frecuencia y duración de las mareas, régimen de lluvias y descarga de agua de origen continental, procesos que varían considerablemente de manglar a manglar (Alongi *et al.*, 1993; Nixon, 1980).

El consumo de hojas de mangle u otro tipo de material vegetal por cangrejos puede ser significativo e interferir en la exportación de materia orgánica a sistemas adyacentes. Cuando no está en etapa de *ecdysis* (muda del exosqueleto), el cangrejo de manglar (*Ucides occidentalis*) cosecha hojas de mangle caídas y las transporta a sus madrigueras. En un manglar, en Ecuador, cangrejos de esta especie cosecharon en una hora un número de hojas equivalente a la cantidad de hojas que se caen en un día (Twilley *et al.*, 1997). En un manglar de la región tropical de Australia, el cangrejo *Sesarma meinerti* consumió 79% del material vegetal del mangle *Bruguiera exaristata* que se cae anualmente (Robertson y Daniel, 1989b).

Además de su importancia como consumidores de hojas de mangle, se encontró una correlación positiva entre la presencia de cangrejos y el crecimiento y éxito reproductivo de los manglares. De esta manera, los cangrejos parecen jugar un papel ecológico primordial en el ecosistema (Smith *et al.*, 1991).

Importancia de los manglares en las pesquerías costeras

Numerosos estudios han demostrado la importancia de los manglares en las pesquerías costeras y estuarinas, y aun en las pesquerías de profundidad (Primavera 2000 a,b; Rönnbäck 1999; Rönnbäck *et al.* 1999). La importancia del manglar para las pesquerías no radica en la biomasa total que se puede obtener capturando organismos que habitan el manglar sino el papel que juegan los manglares como zonas de crianza, refugio y alimentación para organismos que después se reclutarán en bancos pesqueros. Los estudios más detallados y cuantitativos se han realizado en la región tropical de Australia. Por ejemplo, en un manglar en Alligator Creek, en el norte de Australia, se lograron capturar 128 especies de peces, calculándose una densidad de 31 000 individuos/1000 m² con un peso total de 30 kg (Bell *et al.*, 1984; Robertson y Duke, 1990; Stephenson y Dredge, 1976; Stoner, 1986). En el estuario de Embly, localizado también al norte de Australia, se lograron capturar 197 especies de peces. En una sola tirada de red que cubría una superficie de 9000 m², se atraparon 650 kg de peces, pertenecientes a 39 especies (Blaber *et al.*, 1989; Blaber *et al.*, 1990; Blaber y Milton, 1990). La captura máxima registrada en Queensland, Australia, fue de 61.5 kg en una superficie de 1000 m² (Morton, 1990). Resultados similares se han reportado en diferentes manglares del Pacífico Asiático. Por lo general, los valores promedio obtenidos de densidad de peces en manglares varían entre 300 a 161 000 individuos por 1000 m² con un peso total de 7 a 30 kg, comprendiendo principalmente organismos de talla juvenil.

Sección tres: Bacterias

La dependencia de diferentes especies de peces en los ecosistemas de manglar como lugares de crianza ha sido ampliamente reportada (Bell *et al.*, 1984; Robertson y Duke, 1990; Robertson y Duke, 1987; Robertson y Duke, 1990; Thayer *et al.*, 1987). Estos trabajos reportan que los manglares contienen una mayor cantidad de peces juveniles que los sistemas costeros adyacentes, y que la mayoría de las especies que desovan en estuarios cercanos habitan los manglares en sus etapas juveniles.

Importancia del manglar para el camarón

Es conocido que la mayoría de los camarones de importancia comercial que se capturan en el talud continental de zonas tropicales pasan varias de sus etapas juveniles en estuarios. Algunas especies como *Penaeus stylirostris*, *P. occidentalis* y *P. vanamei*, permanecen en los manglares por varios meses. Ya como adultos, o en su etapa juvenil tardía (después de 6 a 7 meses), migran al océano a incorporarse a los bancos pesqueros (Brandford, 1981; De Freitas, 1986; Edwards, 1978; Robertson y Duke, 1987; Stoner, 1986).

En Brasil, las principales pesquerías de camarón dependen del manglar y en el caso de Panama, el porcentaje llega a ser de 60% (Lacerda *et al.*, 1993). En algunos trabajos se ha encontrado una correlación entre la magnitud de la captura de camarón y el tamaño del manglar (Turner, 1977). Sin embargo, no existe información que correlacione la disminución de la captura con la reducción o destrucción de manglares (Robertson y Blaber, 1991).

Participación de la comunidad bacteriana en el ecosistema del manglar

Por lo general, los manglares son ecosistemas deficientes en nutrimentos, especialmente nitrógeno y fósforo (Alongi *et al.*, 1993; Holguin *et al.*, 1992; Sengupta y Chaudhuri, 1991; Vázquez *et al.*, 1998) y, sin embargo, son altamente productivos. Esta paradoja puede explicarse a través de un reciclaje de nutrimentos muy efectivo conservándolos dentro del ecosistema. Se ha propuesto que la alta actividad microbiana presente en el manglar es responsable de retener los pocos nutrimentos dentro del sistema (Alongi *et al.*, 1993).

Se ha encontrado que la productividad bacteriana es responsable de la mayor parte del flujo de carbono en sedimentos de manglar de zonas tropicales. En manglares tropicales de Australia, las bacterias constituyeron 91% de la biomasa microbiana total, participando las algas y protozoarios con 7% y 2%, respectivamente (Alongi, 1988). Las poblaciones bacterianas en sedimentos de manglar parecen ser muy eficientes en utilizar el carbono orgánico disuelto que fluye de los sedimentos, previniendo así la exportación de carbono orgánico disuelto a sistemas adyacentes como cadenas tróficas pelágicas o aguas lagunares (Alongi *et al.*, 1989). A pesar de que existía una diferencia entre la concentración de carbono orgánico disuelto entre aguas intersticiales y aguas que cubrían los sedimentos, no se detectó flujo de carbono orgánico disuelto entre estos dos sistemas de agua. Al mismo tiempo, se observó en sedimentos una comunidad bacteriana muy activa y productiva, por lo que se infirió que el carbono disuelto es consumido por la comunidad bacteriana (Alongi *et al.*, 1989). Igualmente, Stanley *et al.* (1987) encontraron que, a pesar de que existía un alto gradiente de concentración de aminoácidos disueltos entre aguas intersticiales y aguas que cubrían los sedimentos, no se detectó flujo de aminoácidos entre los dos sistemas de agua.

Se ha visto que el destino y flujo de las diferentes formas de nitrógeno en un bosque de manglar depende del manglar en particular. Rivera-Monroy y Twilley (1996) encontraron que la pérdida de nitrógeno a través del proceso de desnitrificación (la conversión de NO_3^- a N_2) en el manglar de la laguna de Términos, México, fue insignificante. La detección de tasas bajas de desnitrificación sugirió que existe una fuerte competencia entre las bacterias y las plantas por el nitrógeno disponible en el ecosistema. Probablemente el NO_3^- , es convertido a NH_4^+ para

Sección tres: Bacterias

posteriormente ser asimilado por bacterias y plantas, conservando así al nitrógeno dentro del ecosistema. Sin embargo, en manglares que reciben descarga de aguas residuales, se han observado altas tasas de desnitrificación, proponiéndose una correlación positiva entre tasas de desnitrificación y concentración de nitratos (Rivera-Monroy *et al.*, 1995).

Es común que las comunidades microbianas de ecosistemas tropicales ya sea acuáticos o terrestres sean altamente eficientes en el reciclaje de nutrientes (Alongi, 1994). De acuerdo con este autor, los ecosistemas tropicales dependen en mayor grado de los microorganismos para su salud y sobrevivencia, en comparación con los ecosistemas de latitudes más altas. Esto implica que la degradación y, asimismo, la restauración de ecosistemas tropicales dependen de la salud de las comunidades microbianas bentónicas y su ambiente geoquímico (Alongi, 1994).

Importancia de la asociación microbio-nutriente-planta en ecosistemas de manglar

Existe evidencia para proponer que hay una estrecha asociación microbio-nutriente-planta y que ésta funciona como un mecanismo para conservar los escasos nutrientes dentro del ecosistema de manglar. Se cree que, al igual que ocurre en ambientes terrestres, donde la actividad microbiana de la rizosfera es estimulada por la exudación radicular, en manglares las sustancias alimenticias exudadas por las raíces de los árboles de mangle sirven de alimento y fuente de energía a la comunidad bacteriana presente en los sedimentos y en la rizosfera de mangle (Alongi *et al.*, 1993; Nedwell *et al.*, 1994).

La inoculación de plantas con microorganismos puede llegar a promover drásticamente la exudación radicular de las plantas. Tal es el caso de plántulas de centeno inoculadas con diferentes especies de microorganismos, las cuales exudaron hasta 34% del carbono asimilado mientras que plantas no inoculadas exudaron solamente 1% (Meharg y Killham, 1995).

En sedimentos del manglar se ha encontrado que una alta productividad bacteriana coincide con la presencia de plantas. En un manglar localizado en la India se observó que bacterias involucradas en la transformación de nitrógeno (bacterias amonificantes, nitrificantes y desnitrificantes) habitaban en mayor número los suelos colonizados por plantas en comparación con los suelos deforestados (Routray *et al.*, 1996). Sedimentos asociados a plantas en un manglar de Florida, EUA, generalmente exhibieron tasas más altas de fijación de nitrógeno que las detectadas en sedimentos sin plantas (Zuberer y Silver, 1978). Las tasas más altas de reducción de sulfato en sedimentos de manglar coincidieron con la presencia de sistemas de raíces subterráneas de mangle (Kristensen *et al.*, 1991) y fueron equivalentes entre 30 a 80% de la productividad neta del manglar (Alongi, 1994).

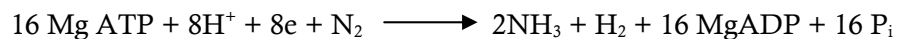
Las plantas, además de alimentar a la comunidad microbiana a través de los exudados radiculares, pueden alterar las propiedades fisicoquímicas del suelo e influir en el desarrollo de las bacterias que habitan la rizosfera. Por ejemplo, en un manglar localizado en la India, el que las lluvias alteraran el pH y la salinidad del suelo, dependió de la presencia o ausencia de plantas (Routray *et al.*, 1996). Durante época de lluvias, el suelo deforestado fue más ácido y más salino que aquellos suelos colonizados por mangle. La actividad metabólica de las plantas puede llegar a influir en los procesos de óxido-reducción en suelos, al promover la difusión de oxígeno al suelo a través de las raíces (Sherman *et al.*, 1998). Se ha encontrado que algunas especies de mangle oxidan la rizósfera y modifican el potencial de reducción y los niveles de sulfuros del suelo (Thibodeau y Nickerson, 1986; Mckee, 1993). Es posible que estos cambios edafológicos en suelos carentes de plantas inhiban el florecimiento de comunidades bacterianas. Los decrementos en la población bacteriana en una área deforestada de un manglar en la India, posiblemente se debieron a incrementos en la salinidad del suelo provocados por la ausencia de mangles (Routray *et al.*, 1996).

Sección tres: Bacterias

Es posible que factores ambientales que afecten la actividad metabólica de las plantas, también afecten la actividad de la microflora en la rizosfera. Se ha sugerido que la composición y concentración de la comunidad bacteriana en la rizosfera depende de la presencia de organismos patógenos, así como de la estación del año y de la etapa de crecimiento de la planta. Por ejemplo, Kirchhof *et al.* (1997) encontraron concentraciones bajas de bacterias endofíticas (que colonizan el interior de la planta) diazotróficas en otoño e invierno cuando la actividad metabólica de las plantas es baja, en comparación con la concentración encontrada en verano y primavera.

Fijación de nitrógeno en manglares

La fijación de nitrógeno es llevada a cabo por la nitrogenasa a través de la siguiente reacción:



Representados en aproximadamente 100 géneros diferentes, los organismos fijadores de nitrógeno o diazotróficos colonizan tanto ambientes terrestres como marinos y se encuentran distribuidos en la mayoría de las divisiones filogenéticas (Masephol y Klipp, 1996). La razón por la cual muchos grupos bacterianos no se consideran diazotróficos puede ser simplemente porque no se han analizado (Young, 1992).

La fijación de nitrógeno y la síntesis de la nitrogenasa son procesos metabólicos que involucran una gran diversidad de metabolitos y requieren un gran costo energético (la transferencia de un electrón requiere de la hidrólisis de dos moléculas de ATP). Como una estrategia de las células para economizar energía, la nitrogenasa está sujeta a un estricto control a través de la concentración intracelular de amonio y otras formas de nitrógeno (Oelze y Klein, 1996; Smith y Eady, 1992) y se activa solamente bajo condiciones deficientes en nitrógeno.

Las tasas mínimas de fijación de nitrógeno por bacterias heterótrofas detectadas en el océano es probablemente un reflejo de la escasez de fuentes de energía en la columna de agua. Por esta razón, no es de sorprender que se haya encontrado mayor actividad de fijación de nitrógeno en aquellos ambientes donde existe acumulación de materia orgánica biodegradable como marismas y manglares (Potts, 1984). En manglares se ha encontrado una correlación positiva entre las tasas de reducción de acetileno y la disponibilidad de materia orgánica. La fijación de nitrógeno asociada a hojas de mangle en proceso de descomposición no se incrementó al agregar a éstas diferentes fuentes de carbono, sin embargo, al agregar las fuentes de carbono en sedimentos libres de partes de plantas muertas, la fijación de nitrógeno se incrementó significativamente (Zuberer y Silver, 1978). Estos resultados sugieren que la fijación de nitrógeno en sedimentos de manglar es limitada debido a la escasez de fuentes de energía, ya que al incorporarlas artificialmente, la fijación de nitrógeno se activa. En cambio, en hojas en proceso de descomposición existen fuentes de energía abundantes para ser utilizadas en la fijación de nitrógeno. Las fuentes de energía utilizadas por las bacterias asociadas a hojas muertas para fijar nitrógeno pueden ser metabolitos liberados por la microflora no diazotrófica que forma parte de la comunidad microbiana colonizadora de hojas de mangle (Zuberer y Silver, 1978).

Además de la disponibilidad de fuentes adecuadas de carbono que puedan utilizarse por las bacterias diazotróficas, otro factor que determina la magnitud de la fijación de nitrógeno es la concentración de nitrógeno soluble en el agua del manglar. van der Valk y Attiwill (1984) atribuyeron las tasas mínimas de fijación de nitrógeno detectadas en sedimentos y rizosfera del mangle *A. marina* a la alta concentración de nitrógeno soluble presente en el agua del manglar (hasta 25 mg L⁻¹) así como a la falta de fuentes adecuadas de carbono disponibles para la comunidad microbiana. Estas aseveraciones sugieren que en manglares que reciben aportes de nitrógeno ya sea por descarga de aguas residuales, o aportes de origen continental, la fijación de nitrógeno no será

Sección tres: Bacterias

significativa.

En manglares se han encontrado altas tasas de fijación de nitrógeno asociadas a hojas muertas de mangle en proceso de descomposición (Hicks y Silvester, 1985; van der Valk y Attiwill, 1984; Zuberer y Silver, 1978), a pneumatóforos o raíces aéreas (Hicks y Silvester, 1985; Potts, 1979; Toledo *et al.*, 1995a; Zuberer y Silver, 1978), a la rizosfera del mangle (Holguin *et al.*, 1992; Zuberer y Silver, 1978), a la corteza de árboles de mangle (Uchino *et al.*, 1984), a comunidades de cianobacterias en forma de tapetes que cubren la superficie del sedimento (Gotto y Taylor, 1976; Toledo *et al.*, 1995a) y a sedimentos (Potts, 1979; Zuberer y Silver, 1978).

Se lograron aislar, a partir de sedimentos, rizosfera y superficie radicular de diferentes especies de mangle, bacterias fijadoras de nitrógeno presuntivamente identificadas como *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Clostridium* y *Klebsiella*. Las bacterias no mostraron especificidad de colonización a ninguna de las especies de mangle o a otras plantas encontradas en el manglar (un total de 45 especies) (Sengupta y Chaudhuri, 1991).

Entre *R. mangle* y *A. germinans* se encontró que existían diferencias en el contenido de nitrógeno total y fenoles (Sherman *et al.*, 1998). Al inferir que la baja concentración de nitrógeno total en hojas de *Rhizophora* pudiera promover la fijación de nitrógeno (una relación alta de carbono/nitrógeno se considera propicia para el desarrollo de organismos fijadores de nitrógeno (Sengupta y Chaudhuri, 1991), se comparó la fijación de nitrógeno entre hojas en proceso de descomposición de ambas plantas en un periodo de tres meses. Contrario a lo que se esperaba, no se encontró diferencia entre la actividad diazotrófica asociada con las hojas de las dos especies de mangle (Pelegri y Twilley, 1998).

En un manglar estuarino localizado en la India se detectaron altas tasas de fijación de nitrógeno asociadas a raíces de siete especies de mangle (Sengupta y Chaudhuri, 1991). Así mismo, en un manglar en la Florida, EUA, Zuberer y Silver (1978) encontraron fijación de nitrógeno asociada a raíces de tres especies de mangle. Holguin *et al.* (1992) y Amador *et al.* (1999) lograron aislar del manglar de Balandra, Baja California Sur, México, bacterias diazotróficas de la rizosfera de los mangles *R. mangle*, *A. germinans* y *L. racemosa*. Algunas de las cepas se identificaron como *Vibrio campbelli*, *Listonella anguillarum*, *Vibrio aestuarianus* y *Phyllobacterium* sp. La capacidad para fijar nitrógeno de estas cepas fue similar a la de bacterias diazotróficas de ambiente terrestre.

Se estima que en un manglar del sur de Australia, la fijación de nitrógeno asociada a hojas muertas en proceso de descomposición, raíces muertas, i) rizosfera, y sedimentos superficiales, provee aproximadamente 40% de los requerimientos anuales de nitrógeno del manglar (van der Valk y Attiwill, 1984). En algunos casos, la fijación biológica de nitrógeno puede proveer hasta 60% de los requerimientos de nitrógeno de los mangles (Zuberer y Silver, 1978).

Fijación de nitrógeno asociada a pneumatóforos

La superficie del pneumatóforo es colonizada por microorganismos, principalmente cianobacterias - tanto fijadoras de nitrógeno como no fijadoras - diatomeas, algas verdes y bacterias (Potts, 1979; Toledo *et al.*, 1995a). Una evaluación de la comunidad de cianobacterias asociadas a las raíces aéreas del mangle negro (*A. germinans*) permitió identificar sitios de colonización preferidos por diferentes grupos bacterianos. 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 como *Microcoleus* sp., mientras que las cocoidales, como *Aphanoteche* sp., mostraron preferencia por colonizar la parte superior de los pneumatóforos (Toledo *et al.*, 1995a).

Sección tres: Bacterias

Se logró medir *in situ* la fijación de nitrógeno de cianobacterias asociadas con raíces aéreas del mangle *Avicennia germinans* en el transcurso de un año y se encontraron niveles hasta diez veces más altos de fijación de nitrógeno durante el verano que durante el otoño e invierno. Los principales factores que influyeron sobre la fijación de nitrógeno fueron la intensidad luminosa y la temperatura del agua (Toledo *et al.*, 1995a). Al inocular la cianobacteria diazotrofica *M. chthonoplastes* (aislada de pneumatóforos de *A. germinans*) a plántulas de la misma especie de mangle germinadas en el laboratorio, se observó que después de seis días de incubación, las raíces de las plantas se encontraban completamente colonizadas por la cianobacteria. Al analizar la concentración de nitrógeno total en las plántulas, se encontró que las plantas inoculadas contenían más nitrógeno que las plantas no inoculadas (Toledo *et al.*, 1995b). Estudios posteriores con N¹⁵ demostraron que la planta asimiló en sus tejidos, principalmente en las hojas, el nitrógeno fijado por *M. chthonoplastes* (Bashan *et al.*, 1998). Estos resultados implican que la interacción entre cianobacterias y plántulas de mangle es mutuamente benéfica y sugiere la utilización de cianobacterias como inoculantes para reforestación y rehabilitación de zonas de manglar parcial o totalmente destruidas.

Bacterias solubilizadoras de fosfato

La abundancia de cationes en aguas marinas provoca la precipitación del fósforo del agua intersticial del manglar que se deposita en sedimentos, imposibilitando su absorción por parte de las plantas. La presencia de bacterias solubilizadoras de fosfato en las raíces de los mangles representaría una gran ventaja para éstos, si proporcionan a las plantas una fuente constante de fósforo. En el manglar de Balandra, Baja California Sur, México, Vázquez *et al.* (2000) lograron aislar seis cepas de bacterias solubilizadoras de fosfato a partir de raíces del mangle negro: *Bacillus amyloliquefaciens*, *B. licheniformis*, *Enterobacter aerogenes*, *E. taylorae*, *E. asburiae* y *Kluyvera cryocrescens*, y tres cepas a partir de raíces del mangle blanco (*L. racemosa*): *B. licheniformis*, *Chryseomonas luteola* y *Pseudomonas stutzeri*. Este fue el primer reporte de capacidad de solubilización de fosfato por bacterias de los géneros *Kluyvera* y *Chryseomonas*, así como de su presencia en raíces de mangle. La habilidad de estas bacterias para solubilizar fosfato se constató por la presencia de un halo alrededor de las colonias bacterianas, el cual aparece al desarrollarlas en medio de cultivo sólido con fosfato de calcio, lo que constituye evidencia de solubilización del fosfato de calcio. Se encontró que bajo condiciones *in vitro*, *B. amyloliquefaciens*, por ejemplo, solubiliza un promedio de 400 mg de fosfato por litro de suspensión bacteriana (10⁸ ufc m⁻¹ de cultivo). Teóricamente, esta cantidad sería suficiente para proveer los requerimientos diarios de fosfato de una pequeña planta terrestre y la mitad de los requerimientos de una planta grande. También se encontró que, en cinco de las cepas, el mecanismo responsable de la solubilización de fosfato es probablemente a través de la producción de ácidos orgánicos, los cuales se detectaron en el medio de cultivo por cromatografía de gases (Vázquez *et al.*, 2000). Algunos de los ácidos orgánicos producidos por las cepas fueron acético, isobutírico, isovalérico, láctico, succínico y propiónico.

Bacterias sulfato reductoras

Los sedimentos de manglar son principalmente anaerobios, cubiertos por una delgada capa aerobia. En la zona aerobia, la degradación de la materia orgánica se lleva a cabo principalmente por respiración aerobia, sin embargo, en la zona anaerobia, los principales degradadores son las bacterias sulfato reductoras (Nedwell *et al.*, 1994; Sherman *et al.*, 1998). Según Kristensen *et al.* (1991) podría atribuirse a la reducción de sulfato casi 100% de la emisión total de CO₂. En sedimentos marinos costeros, las bacterias sulfato reductoras degradan hasta 50% de la materia orgánica total. En marismas de 70 a 90% de la respiración total se lleva a cabo utilizando el sulfato.

En un manglar en la Florida, EUA, las bacterias sulfato reductoras fueron el grupo

Sección tres: Bacterias

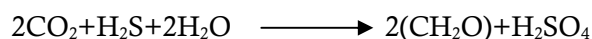
bacteriano más numeroso tanto en la rizosfera como en sedimentos de los mangles *R. mangle* y *A. germinans*, alcanzando hasta 10^6 ufc g^{-1} peso húmedo (Zuberer y Silver, 1978). Amador *et al.* (1999) lograron aislar dos cepas de bacterias sulfato reductoras a partir de la rizosfera de *A. germinans*. En sedimentos de un manglar en Goa, la India, se aislaron ocho especies de bacterias sulfato reductoras, tentativamente clasificadas dentro de cinco géneros. La capacidad de las cepas para metabolizar una diversidad de compuestos como lactato, acetato, propionato, butirato y benzoato, indica que las cepas son versátiles en su nutrición, lo que les puede conferir alta competitividad en el ambiente de manglar (Bharathi *et al.*, 1991). La tasa de reducción de sulfato depende de la disponibilidad de materia orgánica y de procesos físicos que determinan la frecuencia y grado de inundación de los sedimentos del manglar (Sherman *et al.*, 1998). La disponibilidad de sulfato (concentraciones menores que 2 a 10 mM L^{-1}) puede limitar el desarrollo de las bacterias sulfato reductoras. Es probable que en aquellas zonas de manglar donde predomina el agua dulce y la concentración de sulfato es baja, se favorezca el desarrollo de otros grupos bacterianos anaerobios sobre las bacterias sulfato reductoras (Sherman *et al.*, 1998).

La disponibilidad de hierro y fósforo en sedimentos de manglar puede depender de la actividad de las bacterias sulfato reductoras. Bajo condiciones aerobias, el fosfato se une fuertemente a oxihidróxidos de hierro, formando el complejo $FeOOH-PO_4$. Al reducirse el sulfato, como resultado de la actividad de las bacterias sulfato reductoras, se generan sulfuros solubles como H_2S y HS^- , los cuales reducen el Fe(III) a Fe(II) y generan pirita (FeS_2) (en marismas la pirita es el principal producto de la reducción de sulfato). Al reducirse el Fe(III) a Fe(II), se libera el fosfato en solución. Una oxidación intensiva de los sedimentos puede revertir el proceso y reoxidar la pirita a óxidos de Fe(III) (Sherman *et al.*, 1998).

Como se puede apreciar, las bacterias sulfato reductoras, además de ser los principales descomponedores de materia orgánica en suelos anaerobios, participan en la mineralización del azufre y en la disponibilidad de hierro y fósforo en manglares. Es probable que las bacterias sulfato reductoras también aporten nitrógeno al ecosistema a través de la fijación de nitrógeno. Zuberer y Silver (1978) encontraron que todos los sedimentos (tanto los asociados a plantas como los no asociados) de un manglar en la Florida, EUA, contenían una población significativa de bacterias sulfato reductoras fijadoras de nitrógeno.

Bacterias fotosintéticas anoxigénicas

Las bacterias fotosintéticas anoxigénicas, como su nombre lo dice, son bacterias que no generan oxígeno como producto de la fotosíntesis, llevando a cabo la siguiente reacción:



Este grupo bacteriano comprende a las bacterias púrpuras y verdes del azufre, así como a las bacterias púrpuras no azufrosas. Existen pocos reportes sobre su presencia en ecosistemas de manglar y esto es sorprendente, ya que el manglar, abundante en lodos anaerobios ricos en sulfuros, parecería un ambiente favorable para el desarrollo de estos grupos bacterianos. Es probable que la escasez de reportes sobre la presencia de bacterias fotosintéticas anoxigénicas en ambientes de manglar sea solamente un reflejo de los pocos trabajos que se han enfocado al estudio de estas bacterias. Vethanayagam (1991) encontró representantes de la familia Chromatiaceae - bacterias púrpuras del azufre - en sedimentos de un manglar en la India. Amador *et al.* (1999) lograron aislar de un manglar en Baja California Sur, México, dos morfotipos de bacterias verdes del azufre y dos de bacterias púrpuras del azufre a partir de la porción sumergida de pneumatóforos de *Avicennia*

Sección tres: Bacterias

germinans. Las primeras pruebas de caracterización de las dos cepas de bacterias púrpuras del azufre mostraron perfiles típicos de pigmentos presentes en éstas (bacterioclorofilas a y b). En un manglar localizado en la costa del Mar Rojo, en Egipto, se logró obtener 225 aislamientos de bacterias púrpuras no azufrosas pertenecientes a 10 especies representadas por cuatro géneros. Las cepas se aislaron a partir de muestras de agua, lodo y raíces de *Avicennia marina*. Nueve de las 10 especies habitaban la rizosfera y la superficie radicular. Los géneros más representados en las muestras (*Rhodobacter* y *Rhodopseudomonas*) se detectaron en aproximadamente 73% y 80% de las muestras, respectivamente (Shoreit *et al.*, 1994).

Algunas bacterias fotosintéticas anoxigénicas son diazotróficas. Bacterias del género Rhodospirillaceae y cianobacterias no heterocísticas probablemente fueron responsables de dos terceras partes de la fijación de nitrógeno asociada a hojas en proceso de descomposición del mangle rojo (*Rhizophora mangle*) (Gotto y Taylor, 1976). El incremento en la concentración de nitrógeno de las hojas se atribuyó a la fijación de nitrógeno llevada a cabo por estos organismos diazotróficos fotosintéticos (Gotto y Taylor, 1976).

Las bacterias fotosintéticas anoxigénicas, como organismos fotosintéticos bajo condiciones anaerobias, posiblemente contribuyen de manera significativa a la productividad primaria de los ecosistemas de manglar, así como a la dinámica de sus cadenas alimenticias.

Bacterias metanogénicas

Las bacterias metanogénicas son un componente importante de la comunidad bacteriana que habita los manglares. Mohanraju y Natarajan (1992) encontraron que la población de bacterias metanogénicas en sedimentos de un manglar en la India, fluctuó durante el año y alcanzó valores de 10^2 hasta 10^5 MNP (mínimo número probable) por gramo de sedimento húmedo, dependiendo de la temperatura, pH, potencial de óxido-reducción y salinidad. Mohanraju *et al.* (1997) lograron aislar una cepa de bacterias metanogénicas a partir de sedimentos de manglar, presuntamente identificada como *Methanocoides methylutens*. Giani *et al.* (1996) detectaron una alta tasa de producción de metano en el manglar de Balandra, en Baja California Sur, México. Al no detectarse emisión de metano pero sí producción, se dedujo que la metanogénesis está siendo equilibrada por procesos de oxidación del metano aerobios o anaerobios. Sin embargo, en una zona del manglar de Balandra con impacto antropogénico, se encontró que la producción de metano era cinco veces mayor que en otras zonas del manglar. Estos resultados indican que en caso de haber impacto antropogénico, los manglares presentan un potencial como emisores de metano a la atmósfera, lo cual puede contribuir al efecto invernadero (Giani *et al.*, 1996).

Hongos

Se cree que los hongos juegan un papel preponderante en el proceso de descomposición del material vegetal de mangle, ya que sintetizan las enzimas necesarias para degradar lignina, celulosa, xilano y otros componentes de esta planta. Hongos aislados de hojas muertas del mangle *Rhizophora apiculata* además de degradar celulosa, xilano y lignina, presentaron actividad de pectinasas, proteasas y amilasas (enzima que degrada el almidón) (Raghukumar *et al.*, 1994). Los hongos inician la descomposición del material vegetal y permiten la colonización de bacterias y levaduras, liberando productos utilizables por éstas (Matondkar *et al.*, 1981).

La colonización de madera de mangle por hongos marinos, por lo general, se restringe a las capas externas de la madera, debido a sus altos requerimientos de oxígeno; las tiñuelas (bivalvos de la familia Teredinidae, género *Teredo*, que hacen gran daño a barcos y postes de madera) son los

Sección tres: Bacterias

principales descomponedores de la madera. Sin embargo los hongos juegan un papel importante ya que preconditionan la superficie de la madera y permiten la penetración y el establecimiento de larvas de teredínidos. Algunas tiñuelas hospedan bacterias celulolíticas fijadoras de nitrógeno en la glándula de Deshayes, estableciéndose una relación simbiótica entre la tiñuela y las bacterias (Kohlmeyer *et al.*, 1995).

En un manglar en Goa, la India, se encontró que los primeros colonizadores de las hojas caídas del mangle fueron hongos y thraustochystridos, protistas unicelulares similares a los hongos. Tanto los thraustochystridos como los hongos posiblemente toleran los altos cantidades de compuestos fenólicos presentes en las hojas (que por lo general inhiben el crecimiento de otros microorganismos), característica que les facilita la colonización del mangle (Raghukumar *et al.*, 1995).

Las hifas de hongos son constituyentes comunes en hojas y madera de mangle en proceso de descomposición. Hyde (1986) encontró 67 especies de hongos marinos, junto con 20 cepas no identificadas, asociadas a raíces y ramas muertas de mangle en un manglar del océano Indico. En el Archipiélago Hawaiano, se encontraron 21 especies de hongos (Volkman-Kohlmeyer y Kohlmeyer, 1993) y en el Caribe, 43 especies (Kohlmeyer y Volkman-Kohlmeyer, 1987). Después de incubar ramas y troncos muertos de los mangles *Avicennia* spp., *Nypa* spp., *Rhizophora* spp., y *Xylocarpus* spp. durante tres semanas en cajas de plástico, se lograron identificar 30 especies de ascomicetos, un basidiomiceto y ocho deuteromicetos (Hyde, 1989). En el mar Caribe, Kohlmeyer y Schatz (1985) encontraron dos especies nuevas de ascomicetos (*Aigialus grandis* y *A. Parvus*) asociadas a pedazos sumergidos de madera muerta de *Rhizophora mangle*. Después de coleccionar raíces muertas y madera desprendida de mangle y someterlas a un periodo de incubación de 2 a 3 meses en condiciones de humedad, se lograron identificar 16 especies de hongos (13 ascomicetos y tres deuteromicetos) en un manglar localizado en Cuyutlán en la costa Occidental de México (Hyde, 1992).

Para determinar si existía algún patrón en la distribución vertical de hongos colonizadores de mangle en un manglar de Belice, se cortaron pedazos de tronco y ramas de 1.5 m de largo de *R. mangle*, *A. germinans*, *L. racemosa* y *Conocarpus erectus*. Los palos de madera se colocaron junto a los árboles de mangle enterrando solamente la base, y se dejaron en la localidad durante varios meses. Al final del experimento, se encontró que la mayoría de las especies de hongos que colonizaron la madera fructificaban al nivel del agua o debajo de este mismo, 0.6 a 1.2 m sobre el sedimento. Solamente tres especies, de un total de 28, lograron colonizar el segmento de madera situado sobre el nivel más alto de marea. La mayoría de las especies de hongos se identificaron como ascomicetos (20 especies) (Kohlmeyer *et al.*, 1995).

Problemas que enfrentan las comunidades de manglar

En Ecuador se han perdido grandes extensiones de bosques de manglar debido a la construcción de estanques para el cultivo de camarón y, en algunos casos, se han eliminado más de 90% de ellos, como por ejemplo, en la Bahía de Caraquez (Twilley *et al.*, 1997). En Panamá, la mitad de los manglares han desaparecido en los últimos treinta años. En la Guyana Francesa se han destruido manglares para el cultivo del arroz (Lacerda *et al.*, 1993).

En todos los países Latinoamericanos la madera del mangle se utiliza como leña. Por ejemplo, en Nicaragua, 80% de los hogares utilizan leña para cocinar y la mayoría de esta madera se extrae del mangle. En Honduras hasta 120 000 m³ de madera se extraen anualmente. En El Salvador, que sólo cuenta con 350 km² de manglares, se extraen hasta 30 000 m³ de madera cada

Sección tres: Bacterias

año. Panamá, principal abastecedor de taninos para América Latina, extrae del mangle 400 toneladas por año (Lacerda *et al.*, 1993).

Otras amenazas para los manglares son los proyectos costeros de ingeniería, como ha sucedido en el norte de Colombia, la construcción de caminos y viviendas, y el desagüe a manglares de aguas de drenaje e industriales. Los derrames de petróleo, ocurridos por exploración o transporte, como ocurre en Panamá y México, son particularmente dañinos para el manglar. En Río de Janeiro, Brasil, la construcción de presas que desvían el flujo de agua dulce a sistemas de manglar, ha provocado la degeneración de todo un ecosistema de manglar (Lacerda *et al.*, 1993). De manera similar, los manglares de Asia han sufrido de severas deforestaciones para hacer campo a la agricultura, acuicultura y desarrollos urbanos (Primavera 2000 a,b; Zan *et al.* 2003). Una ventaja de los árboles de mangle es que pueden ser propagados fácilmente por medio de propágulos en viveros y transplantados exitosamente a lagunas degradadas por la deforestación (Toledo *et al.* 2001).

Reforestación de manglares a través de la producción de plantulas inoculadas con bacterias benéficas

En la agricultura, es común la inoculación de plantas con bacterias benéficas promotoras del crecimiento (BPCP). Los mecanismos que estas bacterias utilizan para promover el crecimiento de las plantas incluyen fijación de nitrógeno, solubilización de fosfato, producción de fitohormonas y sideróforos, entre otros (Bashan and de-Bashan 2005). ¿Por qué no utilizar bacterias benéficas para acelerar el crecimiento de plántulas de mangle y reforestar zonas dañadas? (Bashan and Holguin 2002)

Inoculación de plántulas de mangle con la bacteria benéfica *Azospirillum*

Estudios de microscopía electrónica de barrido demostraron que dos cepas de *Azospirillum* (bacteria utilizada para incrementar las cosechas de cultivos agrícolas), *A. brasilense* y *A. halopraeferens*, colonizaron exitosamente bajo condiciones *in vitro* las raíces del mangle negro y establecieron, después de cuatro días, una asociación exitosa con la planta. El patrón de colonización fue diferente en las dos cepas. Las células de *A. halopraeferens* colonizaron las raíces individualmente, envolviéndose en una densa capa de mucílago, mientras que las células de *A. brasilense* formaron agregados conectados entre sí por material fibrilar. Un monitoreo del nivel poblacional realizado al paralelo con estudios de microscopía electrónica de barrido demostró que el número de bacterias en ambas cepas se mantuvo estable (10^8 ufc g⁻¹ raíz peso seco) durante los ocho días que duró el experimento (Puente *et al.*, 1999). Estos resultados son alentadores y sugieren la utilización de *Azospirillum* spp. para promover el crecimiento de plántulas de mangle. La inoculación de *Salicornia bigelovii*, una halófito oleaginosa que crece en ecosistemas de manglar, con varias BPCP dio como resultado un crecimiento significativo de las plantas y un cambio en su composición de ácidos grasos, haciéndola comercialmente más valiosa (Bashan *et al.* 2000).

Inoculación de plántulas de mangle con cultivos mixtos

Muchos grupos de investigación han señalado que los cultivos mixtos o la combinación de

Sección tres: Bacterias

diferentes grupos bacterianos que crecen juntos en un solo cultivo, crea condiciones propicias para que las bacterias interactúen sinérgicamente y se estimulen unas a otras a través de actividades bioquímicas o físicas que promueven algunos aspectos benéficos de su fisiología. Estas interacciones sinérgicas incluyen desde incrementos en fijación de nitrógeno (Holguin y Bashan, 1996; Khammas y Kaiser, 1992) hasta procesos como capacidad para degradar contaminantes, inhibir fitopatógenos, o incrementar su capacidad de nodulación, como en el caso de *Rhizobium*. Por esta razón, se ha propuesto la utilización de cultivos mixtos para la inoculación de plantas y promover el crecimiento de éstas de manera más eficiente. En la literatura existen numerosos ejemplos sobre las ventajas de las asociaciones bacterianas o cultivos mixtos sobre los cultivos puros (Bashan and Holguin, 1997; Bashan et. al. 2004; Bashan and de-Bashan 2005; Holguin y Bashan, 1996; Khammas y Kaiser, 1992).

Se encontró que al crecer en cultivo mixto dos cepas bacterianas aisladas de la rizosfera del mangle -la bacteria fijadora de nitrógeno *Phyllobacterium* sp. con la bacteria solubilizadora de fosfatos *Bacillus licheniformis*-, la fijación de nitrógeno de *Phyllobacterium* sp. se incrementó en 200% al compararse con la fijación de nitrógeno de *Phyllobacterium* sp. en cultivo puro (Rojas et al., 2001). Es posible que la coinoculación de plantas de mangle con *Phyllobacterium* sp. y *B. licheniformis*, se traduzca en beneficios para las plantas.

Conclusiones

Los manglares son un importante recurso natural que debe protegerse. El *detritus* generado por el mangle es la base de una cadena trófica extensa que sostiene a organismos de importancia ecológica y comercial. Los manglares, además de esto, juegan un papel preponderante como sitios de refugio y crianza para numerosos organismos.

Las estrategias de conservación que se adopten para los manglares deberán considerar al ecosistema como una entidad biológica y contemplan los procesos físicos y ecológicos que lo mantienen vivo y próspero. Especialmente en manglares que no reciben aportes de nutrimentos por descarga de ríos u otras fuentes externas, es imprescindible mantener la salud de las comunidades microbianas bentónicas y su ambiente geoquímico, y así preservar la comunidad microbiana del manglar, responsable de conservar los escasos nutrimentos dentro del ecosistema.

Agradecimientos

El Dr. Yoav Bashan participó en este trabajo en memoria del Sr. Avner Bashan y Sr. Uzi Bashan de Israel, quien alentó la investigación agrícola. Este trabajo fue parcialmente apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) con los contratos 41367-Z y U39520-Z.

Literatura citada

- Alongi, D.M. 1988. Bacterial productivity and microbial biomass in tropical mangrove sediments. *Microb.Ecol.* 15:59-79.
- Alongi, D.M. 1994. The role of bacteria in nutrient recycling in tropical mangrove and other coastal benthicecosystems. *Hydrobiol.* 285:19-32.
- Alongi, D.M., K.G. Boto y F. Tirendi. 1989. Effect of exported mangrove litter on bacterial productivity and dissolved organic carbon fluxes in adjacent tropical nearshore sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 56:133-144.
- Alongi, D.M., P. Christoffersen y F. Tirendi. 1993. The influence of forest type on microbial-nutrient relationships in tropical mangrove sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 171:201-223.
- Amador, A., G. Holguin y Y. Bashan. 1999. Isolation of sulfate reducing bacteria and anoxygenic photosynthetic bacteria from mangrove aerial roots and sediments (resultados no publicados).
- Arreola-Lizárraga JA, Flores-Verdugo FJ, Ortega-Rubio A. 2004. Structure and litterfall of an arid mangrove stand on the Gulf of California, Mexico. *Aquatic Botany* 79: 137-143.
- Bharathi, P.A.L, S. Oak y D. Chandramohan. 1991. Sulfate-reducing bacteria from mangrove swamps II: their ecology and physiology.

Sección tres: Bacterias

- Oceanologica Acta* 14:163-171.
- Bashan, Y. and de-Bashan, L.E. 2005. Bacteria / Plant growth-promotion. In: Encyclopedia of soils in the environment. (Ed.) D. Hillel, Elsevier, Oxford, U.K. Vol. 1., pp. 103-115.
- Bashan, Y. and Holguin, G. 2002. Plant growth-promoting bacteria: a potential tool for arid mangrove reforestation. *Trees-Struct. Funct.* **16**: 159-166.
- Bashan, Y. y G. Holguin. 1997. *Azospirillum*-plant relationships: environmental and physiological advances (1990-1996). *Can. J. Microbiol.* **43**: 103-121.
- Bashan, Y., Holguin, G. and de-Bashan, L.E. 2004. *Azospirillum*-plant relationships: physiological, molecular, agricultural, and environmental advances (1997-2003). *Canadian Journal of Microbiology* **50**: 521-577
- Bashan, Y., Moreno, M., and Troyo, E. (2000) Growth promotion of the seawater-irrigated oilseed halophyte *Salicornia bigelovii* inoculated with mangrove rhizosphere bacteria and halotolerant *Azospirillum* spp. *Biol. Fertil. Soils* **32**, 265-272.
- Bashan, Y., M.E. Puente, D.D. Myrold y G. Toledo. 1998. *In vitro* transfer of fixed nitrogen from diazotrophic filamentous cyanobacteria to black mangrove seedlings. *FEMS Microbiol. Ecol.* **26**:165-170.
- Bell, J.D., D.A. Pollard, J.J. Burchmore, B.C. Pearce y M.J. Middleton. 1984. Structure of a fish community in a temperate tidal mangrove creek in Botany Bay, New South Wales. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* **35**:33-46.
- Blaber, S.J.M., D.T. Brewer y J.P. Salini. 1989. Species composition and biomasses of fish in different habitats of a tropical northern Australian estuary: Their occurrence in the adjoining sea and estuarine dependence. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **29**:509-531.
- Blaber, S.J.M., D.T. Brewer, J.P. Salini y J. Kerr. 1990. Biomasses, catch rates and patterns of abundance of demersal fishes, with particular reference to penaeid prawn predators, in a tropical bay in the Gulf of Carpentaria, Australia. *Mar. Biol.* **107**:397-408.
- Blaber, S.J.M. y D.A. Milton. 1990. Species composition, community structure and zoogeography of fish of mangroves in the Solomon islands. *Mar. Biol.* **105**:259-268.
- Boto, K.G. y J.S. Bunt. 1981. Tidal export of particulate organic matter from a northern Australian mangrove system. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **13**: 247-255.
- Boto, K.G. y J.S. Bunt. 1982. Carbon export from mangroves. pp. 105-110. In: I.E. Galbally, JR Freney (eds.) *The cycling of carbon, nitrogen, sulfur and phosphorus in terrestrial and aquatic systems*. Canberra: Australian Academy of Science.
- Branford, J.R. 1981. Sediment preferences and morphometric equations for *Penaeus monodon* and *Penaeus indicus* from creeks of the Red Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **13**:473-476.
- Clough, B.F. 1991. Primary productivity and growth of mangrove forests. In: *Coastal and Estuarine studies. Tropical Mangrove ecosystems*. Eds. AI Robertson, DM Alongi, 225-249. Washington DC, USA: American Geophysical Union.
- Contreras, F. 1985. Las lagunas costeras mexicanas. pp. 253. Mexico DF: Centro de Ecodesarrollo y Secretaria de Pesca, Primera edición.
- De Freitas, A.J. 1986. Selection of nursery areas by six southeast African Penaeidae. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **23**:901-908.
- Eduards, R.R.C. 1978. Ecology of a coastal lagoon complex in Mexico. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* **6**:75-92.
- Evink, G.L. 1975. Macrobenos comparisons in mangrove estuaries. In: *Proceedings of the First International Symposium on the Biology and Management of Mangroves*. Vol. 1:256-285. University of Florida, Gainesville, USA.
- Giani, L., Y. Bashan, G. Holguin y A. Strangmann. 1996. Characteristics and methanogenesis of the Balandra lagoon mangrove soils, Baja California Sur, Mexico. *Geoderma* **72**:149-160.
- Gotto, J.W. y B.F. Taylor. 1976. N₂ fixation associated with decaying leaves of the red mangrove (*Rhizophora mangle*). *Appl. Environ. Microbiol.* **31**:781-783.
- Hicks, B.J. y W.B. Silvester. 1985. Nitrogen fixation associated with the New Zealand mangrove *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. Var. resinifera (Forst. f.) Bakh.) *Appl. Environ. Microbiol.* **49**:955-959.
- Holguin, G. y Y. Bashan. 1996. Nitrogen fixation by *Azospirillum brasilense* Cd is promoted when co-cultured with by the mangrove rhizosphere bacterium *Staphylococcus* sp. *Soil Biol. Biochem.* **28**:1651-1660.
- Holguin, G., M.A. Guzman y Y. Bashan. 1992. Two new nitrogen-fixing bacteria from the rhizosphere of mangrove trees: Their isolation, identification and in vitro interaction with rhizosphere *Staphylococcus* sp. *FEMS Microbiol. Ecol.* **101**:207-216.
- Holguin G, Vazquez P, Bashan Y. 2001; The role of sediment microorganisms in the productivity, conservation, and rehabilitation of the mangrove ecosystems: an overview. *Biol Fertil Soils* **33**: 265-278
- Hyde, K.D. 1986. Frequency of occurrence of lignicolous marine fungi in the tropics. pp. 311-322. In: S.T. Moss. (ed.) *The biology of marine fungi*, Sydney: Cambridge University Press.
- Hyde, K.D. 1989. Intertidal mangrove fungi from north Sumatra. *Can. J. Bot.* **67**:3078-3082.
- Hyde, K.D. 1992. Intertidal mangrove fungi from the west coast of Mexico, including one new genus and two new species. *Mycol. Res.* **96**:25-30.
- Khammas, K.M. y P. Kaiser. 1992. Pectin decomposition and associated nitrogen fixation by mixed cultures of *Azospirillum* and *Bacillus* species. *Can. J. Microbiol.* **38**:794-797.
- Kirchhof, G., V.M. Reis, J.I. Baldani, B. Eckert, J. Döbereiner y A. Hartmann. 1997. Occurrence, physiological and molecular analysis of endophytic diazotrophic bacteria in gramineous energy plants. *Plant and Soil* **194**: 45-55.
- Kohlmeyer, J., B. Bebout y B. Volkmann-Kohlmeyer. 1995. Decomposition of mangrove wood by marine fungi and teredinids in Belize. *Mar. Ecol.* **16**:27-39.
- Kohlmeyer, J. y S. Schatz. 1985. *Aigialus* gen. nov. (Ascomycetes) with two new marine species from mangroves. *Trans. Br. Mycol. Soc.* **85**:699-707.
- Kohlmeyer, J. y B. Volkmann-Kohlmeyer. 1987. Marine fungi from Belize with a description of two new genera of Ascomycetes. *Bot. Mar.* **30**:195-204.
- Kristensen, E., M. Holmer y N. Bussarawit. 1991. Benthic metabolism and sulfate reduction in a south-east Asian mangrove swamp. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **73**:93-103.
- Lacerda, L.D., J. Polania, M. Vannucci, J. Echevarria, J. Sarabia, A. Bodero, R. Alvarez- Leon, L. D'Croz, V. Mainardi, C.M. Padrón, S. Llorente, L. Menéndez, P.R. Bacon y J.E. Conde. 1993. Ecosistemas de manglar de America Latina y Africa. Parte I: America Latina. Lacerda, L.D. (eds.). Published for The International Society for Mangrove Ecosystems and International Tropical Timber Organization. Okinawa, Japan pp.1-38.
- Masepohl, B. y W. Klipp. 1996. Organization and regulation of genes encoding the molybdenum nitrogenase and the alternative nitrogenase in *Rhodobacter capsulatus*. *Arch. Microbiol.* **165**: 80-90.
- Matondkar, S.G.P., S. Mahtani y S. Mavinkurve. 1981. Studies on mangrove swamps of Goa: I. Heterotrophic bacterial flora from mangrove

Sección tres: Bacterias

- swamps. *Mahasagar-Bulletin of the National Institute of Oceanography* 14:325-327.
- Mckee, K.L. 1993. Soil physicochemical patterns and mangrove species distribution - reciprocal effects? *J. Ecol.* 81: 477-487.
- Meharg, A.A. y K. Killham. 1995. Loss of exudates from the roots of perennial ryegrass inoculated with a range of micro-organisms. *Plant Soil* 170:345-349.
- Mohanraju, R. y R. Natarajan. 1992. Methanogenic bacteria in mangrove sediments. *Hydrobiol.* 247:187-193.
- Mohanraju, R., B.S. Rajagopal, L. Daniels y R. Natarajan. 1997. Isolation and characterization of a methanogenic bacterium from mangrove sediments. *J. Mar. Biotechnol.* 5:147-152.
- Morton, R.M. 1990. Community structure, density and standing crop of fishes in a subtropical Australian mangrove area. *Mar. Biol.* 105:385-394.
- Nedwell, D.B., T.H. Blackburn y W.J. Wiebe. 1994. Dynamic nature of the turnover of organic carbon, nitrogen and sulphur in the sediments of a Jamaican mangrove forest. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 110:223-231.
- Nixon, S.W. 1980. Between coastal marshes and coastal water: a review of twenty years of speculation and research in the role of saltmarshes in estuarine productivity and water chemistry. pp. 437-525. In: P Hamilton, KB Macdonald (eds.) *Estuarine and wetland processes with emphasis on modelling*. New York: Plenum Press.
- Odum, W.E. y E.J. Heald. 1975a. Mangrove forests and aquatic productivity. pp. 129-136. In: A.D. Hasler (ed.) *Coupling of land and water systems; Ecological studies.*, New York: Springer Verlag.
- Odum, W.E. y E.J. Heald. 1975b. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. pp. 265-286. In: LT. Ronin (ed.) *Estuarine Research*, New York: Academic Press.
- Oelze, J. y G. Klein. 1996. Control of nitrogen fixation by oxygen in purple nonsulfur bacteria. *Arch. Microbiol.* 165: 219-225.
- Pelegri S.P. y R.R. Twilley. 1998. Heterotrophic nitrogen fixation; (acetylene reduction) during leaf-litter decomposition of two mangrove species from South Florida, USA. *Mar. Biol.* 131:53-61.
- Potts, M. 1979. Nitrogen fixation (acetylene reduction) associated with communities of heterocystous and non-heterocystous blue-green algae in mangrove forests of Sinai. *Oecologia* 39:359-373.
- Potts, M. 1984. Nitrogen fixation in mangrove forests. pp. 156-165. In: *Hydrobiology of the mangal*. Eds. FD, I Dor, The Hague: Dr. W. Junk Publishers.
- Primavera JH. 2000a. Development and conservation of Philippine mangroves: institutional issues. *Ecol Econ*, 35: 91-106.
- Primavera JH. 2000b. Integrated mangrove-aquaculture systems in Asia. In: Autumn E, editor. *Integrated Coastal zone management*. ICG Publishing, London, 121-130 pp.
- Primavera JH, Sadaba RS, Leбата MJHL, Altamirano JP. 2004. *Handbook of mangroves in the Philippines-Panay*. Southeast Asian Fisheries Development Center Aquaculture Department, Iloilo, Philippines, 106 pp.
- Puente, M.E., Holguin, G., Glick, B.R. and Bashan, Y. 1999. Root-surface colonization of black mangrove seedlings by *Azospirillum halofraferens* and *Azospirillum brasilense* in seawater. *FEMS Microbiology Ecology* 29:283-292
- Raghukumar, S., S. Sharma, C. Raghukumar, V. Sathe-Pathak y D. Chandramohan. 1994. Thraustochytrid and fungal component of marine detritus. IV. Laboratory studies on decomposition of leaves of the mangrove *Rhizophora apiculata* Blume. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 183:113-131.
- Raghukumar, S., V. Sathe-Pathak, S. Sharma y C. Raghukumar. 1995. Thraustochytrid and fungal component of marine detritus. III. Field studies on decomposition of leaves of the mangrove *Rhizophora apiculata*. *Aquat. Microb. Ecol.* 9:117-125.
- Rivera-Monroy, V.H. y R.R. Twilley. 1996. The relative role of denitrification and immobilization in the fate of inorganic nitrogen in mangrove sediments (Términos Lagoon, Mexico). *Limnol. Oceanogr.* 41:284-296.
- Rivera-Monroy, V.H., W.J. Day, R.R. Twilley, F. Vera-Herrera y C. Coronado-Molina. 1995. Direct denitrification in mangrove sediments in Términos Lagoon, Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 126:97-109.
- Robertson, A.I. y S.J.M. Blaber. 1991. Plankton, epibenthos and fish communities. pp. 173-224. In: AI Robertson, DM Alongi (eds.) *Coastal and Estuarine studies. Tropical Mangrove ecosystems*. Washington DC, USA: American Geophysical Union.
- Robertson, A.I. y P.A. Daniel. 1989 a. Decomposition and the annual flux of detritus from fallen timber in tropical mangrove forests. *Limnol. Oceanogr.* 34:640-646.
- Robertson, A.I. y P.A. Daniel. 1989 b. The influence of crabs on litter processing in high intertidal mangrove forests in tropical Australia. *Oecologia* 78:191-198.
- Robertson, A.I. y N.C. Duke. 1987. Mangroves as nursery sites: comparisons of the abundance and species composition of fish and crustaceans in mangroves and other nearshore habitats in tropical Australia. *Mar. Biol.* 96:193-205.
- Robertson, A.I. y N.C. Duke. 1990. Recruitment, growth and residence time of fish in a tropical Australian mangrove system. *Est. Coast. Shelf Sci.* 31:725-745.
- Rojas A, Holguin G, Glick BR, Bashan Y. 2001; Synergism between *Phyllobacterium* sp. (N₂-fixer) and *Bacillus licheniformis* (P-solubilizer), both from a semiarid mangrove rhizosphere. *FEMS Microbiol Ecol* 35: 181-187
- Rönnbäck P. 1999; The ecological basis for economic value of seafood production supported by mangrove ecosystems. *Ecol Econ* 29: 235-252.
- Rönnbäck P, Troell M, Kautsky N, Primavera JH. 1999; Distribution pattern of shrimps and fish among *Avicennia* and *Rhizophora* microhabitats in the Pagbilao mangroves, Philippines. *Estuarine, Coastal Shelf Sci* 8: 223-234.
- Routray, T.K., G.C. Satapathy y A.K. Mishra. 1996. Seasonal fluctuation of soil nitrogen transforming microorganisms in Bhitarkanika mangrove forest. *J. Environ. Biol.* 17:325-330.
- Sengupta, A. y S. Chaudhuri. 1991. Ecology of heterotrophic dinitrogen fixation in the rhizosphere of mangrove plant community at the Ganges river estuary in India. *Oecologia* 87:560-564.
- Sherman, R.E., T.J. Fahey y R.W. Howarth. 1998. Soil-plant interactions in a neotropical mangrove forest: iron, phosphorus and sulfur dynamics. *Oecologia* 115:553-563.
- Siqueiros Beltrones DA, Sánchez Castrejon E. 1999; Structure of benthic diatom assemblages from a mangrove environment in a Mexican subtropical lagoon. *Biotropica* 31: 48-70.
- Shoreit, A.A.M., I.A. El-Kady y W.F. Sayed. 1994. Isolation and identification of purple nonsulfur bacteria of mangal and non-mangal vegetation of Red Sea Coast, Egypt. *Limnologica* 24:177-183.
- Smith, B.E. y R.R. Eady. 1992. Metalloclusters of the nitrogenases. *Eur. J. Biochem.* 205:1-15.
- Smith III, T.J., K.G., Boto S.D. Frusher y R.L. Giddins. 1991. Keystone species and mangrove forest dynamics: the influence of burrowing by crabs on soil nutrient status and forest productivity. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 33: 419-432.

Sección tres: Bacterias

- Stanley, S.O., K.G., Boto D.M. Alongi y F.T. Gillan. 1987. Composition and bacterial utilization of free amino acids in tropical mangrove sediments. *Mar. Chem.* 22:13-30.
- Stephenson, W. y M.L.C. Dredge. 1976. Numerical analysis of fish catches from Serpentine Creek. *Proc. Roy. Soc. Queensland* 87:33-43.
- Stoner, A.W. 1986. Community structure of the demersal fish species of Laguna Joyuda, Puerto Rico. *Estuaries* 9:142-152.
- Thayer, G.W., D.R. Colby y W.F. Hettler. 1987. Utilization of red mangrove prop root habitat by fish in south Florida. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 35:25-38.
- Thibodeau, F.R. y N.H. Nickerson. 1986. Differential oxidation of mangrove substrate by *Avicennia germinans* and *Rhizophora mangle*. *Am. J. Bot.* 73:512-516.
- Toledo, G., Y. Bashan y A. Soeldner. 1995a. Cyanobacteria and black mangroves in Northwestern Mexico: colonization, and diurnal and seasonal nitrogen fixation on aerial roots. *Can. J. Microbiol.* 41:999-1011.
- Toledo, G., Y. Bashan y A. Soeldner. 1995b. *In vitro* colonization and increase in nitrogen fixation of seedling roots of black mangrove inoculated by a filamentous cyanobacteria. *Can. J. Microbiol.* 41:1012-1020.
- Toledo G, Rojas A, Bashan Y. 2001; Monitoring of black mangrove restoration with nursery-reared seedlings on an arid coastal lagoon. *Hydrobiologia* 444: 101-109
- Tomlinson, P.B. 1986. *The botany of mangroves*. Eds. PS Ashton, SP Hubbel, DH Janzen, PH Raven, PB Tomlinson, 40-62. New York: Cambridge University Press.
- Turner, R.E. 1977. Intertidal vegetation and commercial yields of penaeid shrimp. *Tr. Am. Fish. Soc.* 106:411-416.
- Twilley, R.R., M. Pozo, V.H. Garcia, V.H. Rivera-Monroy, R. Zambrano and A. Boderó. 1997. Litter dynamics in riverine mangrove forests in the Guayas River Estuary, Ecuador. *Oecologia* 111:109-122.
- Uchino, F., G.G. Hambali y M. Yatazawa. 1984. Nitrogen fixing bacteria from warty lenticellate bark of a mangrove tree, *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lamk. *Appl. Environ. Microbiol.* 47:44-48.
- van der Valk, A.G. y P.M. Attiwill. 1984. Acetylene reduction in an *Avicennia marina* community in Southern Australia. *Aust. J. Bot.* 32:157-164.
- Vazquez P, Holguin G, Puente ME, Lopez-Cortes A, Bashan Y. 2000; Phosphate-solubilizing microorganisms associated with the rhizosphere of mangroves in a semiarid coastal lagoon. *Biol Fertil Soils* 30: 460-468
- Vethanayagam, R.R. 1991. Purple photosynthetic bacteria from a tropical mangrove environment. *Mar. Biol.* 110:161-163.
- Volkman-Kohlmeyer, B. y J. Kohlmeyer. 1993. Biogeographic observations on Pacific marine fungi. *Mycologia* 85:337-346.
- Young, J.P.W. 1992. Phylogenetic classification of nitrogen-fixing organisms. pp. 43-86. *In: G. Stacey, R.H. Burris, H.J. Evans (Eds.) Biological nitrogen fixation*, New York: Chapman and Hall, Inc.
- Zan QJ, Wang BS, Wang Y, Jand Li MG. 2003; Ecological assessment on the introduced *Sonneratia caseolaris* and *S. apetala* at the mangrove forest of Shenzhen bay China. *Acta Botanica Sinica* 45: 544-551.
- Zuberer, D., W.S. Silver. 1978. Biological dinitrogen fixation (Acetylene reduction) associated with Florida mangroves. *Appl. Environ. Microbiol.* 35:567-575.