

PAPEL FUNCIONAL DE LOS HONGOS EN ECOSISTEMAS DE MANGLAR

Tiffany Sosa-Rodríguez, Jimena Sánchez-Nieves y Luz M. Melgarejo

Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Área de Biología Vegetal y Microorganismos, Carrera 30 Calle 45, Ciudad Universitaria, Edificio 421. Bogotá, Colombia. tsosar@unal.edu.co (T.S.R.); jsanchezn@unal.edu.co (J.S.N.); Immelgarejom@unal.edu.co (L.M.M.)

RESUMEN

Los manglares son ecosistemas altamente productivos que tienen una gran diversidad de macro y microorganismos de relevancia ecológica y económica. Entre ellos, la actividad de los hongos habitantes del manglar es fundamental en el ciclaje de nutrientes y en la regulación del ecosistema. El conocimiento actual sobre estos organismos se ha dirigido hacia su diversidad, distribución, ecología, producción de sustancias antimicrobianas e interacciones planta – hongos como fitopatógenos o como simbioses beneficiosas involucradas en procesos como la solubilización y movilización de fosfatos.

PALABRAS CLAVE: Hongos, Manglares, Ecosistemas marinos, Grupos funcionales, Ciclos de nutrientes.

ABSTRACT

Functional roll of fungi in mangrove ecosystems. Mangroves are high productive ecosystems which have a special diversity of macro and microorganisms with ecological and economical relevancy. The activity of mangrove inhabiting fungi is fundamental to the nutrient cycle and ecosystem regulation. Current knowledge about these organisms has been pointed toward their diversity, distribution, ecology, production of antimicrobial substances and plant – fungi interactions as phytopathogens or beneficial symbionts involved in process like phosphate solubilization and mobilization.

KEYWORDS: Fungi, Mangroves, Marine ecosystems, Functional groups, Nutrient cycles.

Los bosques de manglar presentan una alta productividad de materia orgánica asociada a la biodegradación de biomasa vegetal procedente de los árboles y de la vegetación halófila que allí se encuentra, la cual es llevada a cabo por microorganismos heterótrofos con actividad hidrolítica (proteolítica o celulolítica), tales como los hongos (Hyde y Lee, 1995; Venkateswara *et al.*, 2001). La diversidad de hongos que habitan los bosques de manglar ha sido cuantificada en estudios realizados en diferentes regiones geográficas (Rai *et al.*, 1969; Rai y Chowdhery, 1978; Steinke, 2000; Venkateswara *et al.*, 2001; Ananda y Sridhar, 2002; Abdel-Wahab, 2005; Gareth y Abdel-Wahab, 2005; Manoharachary *et al.*, 2005), estableciendo que éstos pueden habitar varios nichos distintos en dichos ecosistemas y cumplir con funciones tales como: fragmentación de las hojas de los árboles de mangle, degradación de madera y de materia orgánica en los sedimentos. Así mismo, pueden encontrarse estableciendo simbiosis micorrícicas o como endófitos de hojas y raíces, relación que se ha estudiado con atención debido a que muchas plantas colonizadas por hongos son una fuente valiosa de metabolitos útiles y productos con valor medicinal e importancia económica, considerándose incluso que el potencial de las plantas de manglar puede estar relacionado con los hongos endófitos mutualistas asociados a sus tejidos (Ananda y Sridhar, 2002; Gilbert y Sousa, 2002).

Adicionalmente, la presencia de enfermedades causadas por hongos y su relación con la densidad y especies de plantas presentes en los manglares también ha sido estudiada debido a que estos bosques se consideran inusuales entre los ecosistemas tropicales, ya que en ellos la diversidad natural de plantas es baja y la densidad de población es alta, consecuencia de las restricciones fisiológicas de vivir en un ambiente intermareal. Se plantea que, a menos que las especies de plantas en los manglares presenten mecanismos de defensa contra los patógenos, se puede esperar una alta presión de enfermedad en estos ambientes (Gilbert *et al.*, 2002).

Diversidad de los hongos en manglar

Los primeros registros de hongos asociados a manglar corresponden a trabajos realizados en las costas de países como la India, estudiando su presencia en sedimentos marinos y lodo, a partir de los cuales se realizaron cientos de aislamientos de cepas de deuteromycetes (especialmente del género *Aspergillus*), zigomycetes, ascomycetes, así como de oomycetes (reino Stramenopila) (Rai *et al.*, 1969; Rai y Chowdhery, 1978). Revisiones recientes en bosques de manglar han listado un total de 278 ascomycetes, 277 deuteromycetes, 30 basidiomycetes y 14 oomycetes, destacando que al menos 150 especies han sido registradas en los manglares de la India, los cuales constituyen el 7 % del total mundial (Manoharachary *et al.*, 2005). La diversidad de hongos asociados a bosques de manglar también ha sido estudiada

en regiones subtropicales como las islas Bahamas y, aunque en un inicio se había registrado baja riqueza de especies, Jones (2000) obtuvo un número importante de registros nuevos aumentando la intensidad de muestreo; en la actualidad la riqueza encontrada en estas islas se considera comparable con la de manglares tropicales en regiones como Hong Kong, Borneo, India, Malasia y Belice.

Otros manglares subtropicales presentes en las costas africanas también han sido explorados en busca de biodiversidad fúngica. Steinke (2000) realizó un inventario de hongos presentes en las raíces adventicias muertas de *Rhizophora mucronata* (Lam.) en tres localidades diferentes de Sudáfrica. En el inventario se encontraron 38 especies de hongos, incluyendo 30 ascomycetes, un basidiomycete y siete deuteromycetes. Aunque la diversidad de especies fue menor que la registrada en la mayoría de inventarios realizados en manglares tropicales de Asia, el porcentaje de colonización y la frecuencia de ocurrencia de los hongos sobre la madera se consideraron un indicio de su importancia ecológica en los ecosistemas de manglar evaluados.

En un trabajo posterior realizado por Abdel-Wahab (2005) en manglares localizados a lo largo de la costa del mar Rojo en Egipto, se colectaron trozos de madera en descomposición de *Avicennia marina* y *Rhizophora mucronata* ubicada en la franja intermareal. La diversidad de hongos encontrada en esta región se consideró comparable con la de otros manglares subtropicales de Australia, Bermudas, Hong Kong y Macau, aunque menor a la registrada para manglares tropicales de India, Belice, Borneo, Malasia, Mauritius y Seychelles. De acuerdo con el autor, estos resultados confirman que los hongos de manglares muestran una variación latitudinal y que en particular los hongos de manglares tropicales y subtropicales, son diferentes en número y frecuencia. De hecho, se ha sugerido que la menor diversidad de hongos encontrada en manglares subtropicales puede deberse a la baja diversidad de especies de manglar que se encuentra en los subtrópicos y a la ocurrencia de bajas temperaturas en invierno.

La diversidad fúngica encontrada en los bosques de manglar tropicales ha sido relacionada con factores como: edad del manglar, diversidad de la flora de especies de mangle, diversidad de la flora de árboles terrestres cercanos y con los diferentes microhábitats del manglar determinados por diferencias de salinidad, ámbito de mareas, tipos de sustratos de crecimiento, entre otros (Hyde, 1989; Hyde y Lee, 1995). Con respecto a la edad del manglar, se ha cuantificado, por ejemplo, la microflora asociada con bosques de manglar de menos de 50 años de establecimiento, encontrando baja cantidad de especies de hongos, atribuyendo esta situación al reciente establecimiento del manglar y a la falta de troncos y raíces muertas que acompañen a los manglares jóvenes. En contraste, cuando los manglares son más antiguos, se encuentran números mayores de especies de hongos de manglar debido

a la presencia de una flora de árboles terrestres más diversificada, la cual proporciona una fuente abundante de madera flotante para el desarrollo de estos hongos (revisado por Hyde y Lee, 1995).

En cuanto a la diversidad de la flora de árboles hospederos, en manglares de la India se ha examinado comparativamente la frecuencia de ocurrencia, cantidad de géneros, especies y variación de la diversidad fúngica entre árboles de *Rhizophora* sp. y *Avicennia* sp., encontrando que la flora de hongos asociada a cada género varía a pesar de encontrarse creciendo en la misma comunidad. Al comparar los aislamientos obtenidos en cada árbol de mangle se ha observado que hay algunos hongos que se encuentran únicamente en una de las dos plantas hospederas consideradas, lo que demuestra que mientras que unas pocas especies son hospedero – específicas, algunas muestran cierta “recurrencia” en diferentes plantas, de modo tal que la dominancia de ciertos hongos difiere de un hospedero a otro (Venkateswara *et al.*, 2001).

La tendencia a asociarse con determinados árboles hospederos también ha sido estudiada en grupos de hongos macromycetes. Gilbert y Sousa (2002) recolectaron cuerpos fructíferos de basidiomycetes poliporales presentes en *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle* en un manglar de la costa Caribe de Panamá, encontrando que, a diferencia de otros bosques tropicales, la comunidad de hongos poliporales en el manglar estudiado se encontraba dominada por pocas especies altamente específicas, ya que tres especies de hongos, cada una con una preferencia particular por un hospedero diferente, representaron el 88 % del total de hongos colectados, a diferencia de los bosques secos tropicales, en donde se ha encontrado poca evidencia de preferencias de hospedero entre hongos poliporales degradadores de madera. Dicha situación se ha relacionado con la baja diversidad y alta densidad de las especies de árboles en los bosques de manglar. En estas condiciones, los árboles soportan una microbiota de hongos poliporales significativamente especializada y una microbiota adicional de especies más generalistas. A pesar de la especificidad local encontrada, ninguna de las especies de poliporales muestreadas son exclusivas del ecosistema de manglar, ya que todas han sido descritas habitando sobre hospederos no manglares (Gilbert y Sousa, 2002).

Manoharachary *et al.* (2005) obtuvieron conclusiones similares que refuerzan la hipótesis de la alta especificidad de hospedero entre los hongos asociados a bosques de manglar, encontrando además que si las especies de plantas son endémicas, su composición de hongos puede verse restringida con su distribución. No obstante, el porqué de la especificidad de hospedero es una pregunta sin resolver, siendo necesarios nuevos estudios que incorporen la ecología y fisiología tanto del hospedero como de los hongos, para elucidar por ejemplo si las condiciones salinas del medio donde crecen juegan o no un papel importante en la ecología de hongos

degradadores de madera en bosques de mangle y en los hongos de manglar en general; así como determinar porqué estos microorganismos tienen fuertes preferencias por manglares hospederos - particulares (Venkateswara *et al.*, 2001; Gilbert y Sousa, 2002).

Además del tipo de hospedero, existen condiciones del ambiente de manglar que favorecen la presencia de hongos. Muchos de los géneros encontrados son hongos típicamente terrestres y su presencia en el manglar se ha relacionado con posibles adaptaciones al impacto prolongado y continuo de las condiciones ecológicas típicas de dicho ecosistema, tales como alta concentración de sales, anegamiento y condiciones anaeróbicas (Rai y Chowdhery, 1978). Recientemente, ha sido registrada la clonación de genes que codifican proteínas que podrían estar involucradas en diferentes adaptaciones fisiológicas a las condiciones extremas del manglar, tales como resistencia a choque térmico, síntesis de lípidos y tolerancia a la salinidad, las cuales pueden favorecer la supervivencia de un hongo en el manglar. Entre los genes clonados se han encontrado secuencias de aminoácidos para proteínas de choque térmico Hsp70, para la enzima esfingosina fosfato liasa y para el canal iónico Na⁺/H⁺. Los genes fueron clonados a partir del basidiomycete *Fomitopsis pinicola*, descomponedor de madera, aislado en un bosque de manglar tropical ubicado en la Isla Pohnpei (Micronesia), según lo registrado por Miyazaki *et al.* (2007).

De otro lado y en una escala mayor, el clima también ha demostrado ser un factor influyente en la distribución de los hongos y en especial en la aparición de hongos típicamente terrestres en los bosques de mangle. Tal es el caso de los manglares de la India, en donde el monzón que cae entre mayo y junio genera un gran flujo de agua dulce y sedimentos hacia el bosque, bajando la salinidad hasta niveles cercanos a cero. Después del monzón, la salinidad se incrementa gradualmente y estas condiciones son favorables para que los hongos de agua dulce colonicen los sustratos del manglar. Adicionalmente, ramas procedentes del dosel llevan consigo hongos terrestres y adicionan sustratos a las aguas del manglar durante los monzones produciendo un predominio de dichos hongos durante al menos seis meses, en donde participan en el acondicionamiento de la hojarasca. Durante el verano, la salinidad incrementada soporta principalmente la actividad de hongos marinos sobre el detritus (Manoharachary *et al.*, 2005).

La geografía también puede jugar un papel importante en la diversidad de hongos encontrada en los bosques de mangle. Gareth y Abdel-Wahab (2005) trabajaron en las Bahamas examinando la ocurrencia de hongos registrados en islas, comparándolos con los registros de hongos realizados en los océanos en general. Además de corroborar la existencia de una gran diversidad fúngica en las

Bahamas, se determinó que estas masas de tierra presentan condiciones distintas a las costas continentales que pueden influir en la micobiota que soportan, tales como disponibilidad de sustrato, madurez de los árboles en los bosques, temperatura y distancia a otras masas de tierra.

Desde otro punto de vista, es interesante resaltar que, aunque las metodologías utilizadas para cuantificar la abundancia de los hongos en estos ecosistemas han sido consideradas una piedra angular para su estudio, también han sido uno de los cuellos de botella para el avance del conocimiento en este campo. Teniendo en cuenta que la mayoría de trabajos realizados hasta el momento sólo han considerado la diversidad de hongos cultivables, los resultados obtenidos han dependido en gran medida del sustrato que se desea explorar. Entre los sustratos que se han tenido en cuenta se encuentran troncos y raíces de árboles de mangle vivo y muerto, material vegetal sumergido y flotante, hojas de plantas herbáceas y de árboles de mangle vivas o en estado de descomposición y sedimentos. Las técnicas de evaluación del sustrato tienen un papel significativo en la ocurrencia de los hongos, ya que los métodos de cultivo en caja de Petri usualmente conducen al aislamiento de hongos terrestres; la incubación húmeda puede favorecer a hongos marinos y terrestres, mientras que la incubación en cámara de burbujeo puede facilitar la recuperación de hiphomycetes de agua dulce (Ananda y Sridhar, 2002; Manoharachary *et al.*, 2005). Para cuantificar la abundancia de hongos sobre material vegetal en descomposición también se ha utilizado la estimación de la biomasa microbiana por incubación *in situ* y posterior conteo directo (Blum *et al.*, 1988).

A pesar de que el conteo directo suele ser un método de primera elección para realizar trabajos de abundancia, Blum *et al.* (1988) reconocen que restringir los conteos a los hongos cultivables constituye un sesgo que dificulta su relación con el flujo de carbono en la comunidad microbiana que integra el sistema. Adicionalmente, Hyde y Lee (1995) afirman que los valores de conteo directo se han considerado inapropiados por varios autores debido a que son difíciles de relacionar con el volumen de biomasa vegetal disponible. También describen otras formas de cuantificar los hongos utilizando moléculas específicas como glucosamina y ergosterol, que pueden arrojar valores de abundancia mayores (revisado por Blum *et al.*, 1988). No obstante, como los ergosteroles no son producidos por oomycetes (que se encuentran en un grupo filogenético distinto), la utilización de esta molécula eliminaría la detección de la contribución de este grupo en el ecosistema del manglar.

Distribución vertical de los hongos en manglares

Diferentes estudios han demostrado que algunos hongos presentan fuertes afinidades por ciertas zonas intermareales. Su distribución vertical está influenciada

principalmente por el patrón de mareas correspondiente a cada sitio de estudio, aunque las diferentes frecuencias de aparición de determinados hongos en una u otra región intermareal también puede estar relacionada con factores como la edad o estructura del árbol de mangle, disponibilidad de árboles maduros que produzcan madera que pueda ser colonizada, pH, salinidad e incluso al número total de muestras examinadas en cada trabajo. También se han asociado las diferencias en diversidad en distintos sitios muestreados con factores como la contaminación procedente de puertos cercanos. Lo más importante es tener en cuenta que ningún factor puede considerarse como la causa individual de las diferencias en la biodiversidad que se han registrado (Jones, 1988; Aisyah y Gareth, 2000).

La zonificación de los hongos ha sido estudiada especialmente para el grupo de los ascomycetes. En la revisión de Hyde y Lee (1995) se estableció que la mayoría de estos hongos (ubicados en la región intermareal) están confinados a un ámbito vertical relativamente pequeño, en especial en la zona de marea media, en donde los troncos se secan superficialmente durante las mareas bajas, pero están usualmente inundados. También se ha observado que en lugares en donde el ámbito mareal es pequeño (0.8 m), no se presenta una zonificación evidente de los hongos intermareales, como la descrita para hongos que colonizan manglares ubicados en regiones con un amplio ámbito intermareal (3 m), en donde es posible distinguir al menos tres grupos. El primero lo conforman hongos que se ubican preferiblemente en las regiones intermareales bajas (en donde la madera está sumergida constantemente), mientras que hay otros que se ubican en la parte media de la región intermareal y se caracterizan por tener estructuras livianas y liberación pasiva de ascosporas. En esta zona la madera se seca durante periodos cortos de tiempo, pero los hongos no están sometidos a las condiciones de déficit hídrico que se pueden dar en la parte superior del gradiente intermareal, donde es evidente un tercer grupo de hongos que está caracterizado por especies con ascocarpos carbonáceos quebradizos, con una liberación activa de esporas (Jones, 1988; Hyde y Lee, 1995).

Aisyah y Gareth (2000) obtuvieron conclusiones similares cuando colectaron específicamente raíces adventicias y ramas sobresalientes de *Rhizophora apiculata* en un manglar de la India, encontrando que las especies de ascomycetes, deuteromycetes y basidiomycetes aisladas presentaron un patrón de distribución vertical relacionado con la morfología del hongo, correspondiente con el descrito previamente para ascomycetes. Se ha argumentado que la predominancia de miembros del grupo ascomycetes observada en las comunidades de hongos de la zona intermareal obedece a que este grupo pudo haber evolucionado hasta alcanzar ventajas competitivas en estos ecosistemas gracias a sus estructuras fructíferas microscópicas, ascosporas con ornamentaciones que pueden favorecer su dispersión

y posterior unión a sustratos y a su habilidad para resistir condiciones de salinidad fluctuantes. De otro lado, los basidiomycetes, que han sido poco observados en esta zona, estarían en desventaja para establecerse allí porque tienen esporocarpos más grandes y con frecuencia putrescentes, los cuales no son muy apropiados para los ambientes acuáticos, y porque pocos han evolucionado para tolerar condiciones de alta salinidad o presencia permanente de agua (Jones, 1988).

La distribución diferencial de los ascomycetes en los troncos de los árboles de mangle también puede estar relacionada con mecanismos de competencia interespecíficos que determinarían la distribución de los hongos creciendo sobre el sustrato. Tan *et al.* (1995) estudiaron el crecimiento y formación de ascocarpos de los hongos *Aigialus parvus*, *Lignicola laevis* y *Verruculina enalia* en cultivos aislados y en cultivos mixtos, sobre madera de *Avicennia alba*, *Bruguiera cilíndrica* y *Rhizophora apiculata*. En cultivos puros, estos hongos crecieron bien sobre las tres especies de madera, formando ascocarpos en tiempos variables de seis a doce semanas, dependiendo del hongo inoculado y la madera utilizada como sustrato. Por su parte, en los cultivos en donde se mezclaron dos o tres de estos hongos, se observó retraso en el inicio de la esporulación y efecto sobre la abundancia de ascocarpos, lo que sugiere la presencia de competencia por interferencia entre los hongos evaluados que podría estar asociada a un factor principal que disminuye o suprime la formación de ascocarpos.

La distribución vertical también ha sido estudiada en otras plantas del bosque de manglar, además de los árboles. Por ejemplo, Sadaba *et al.* (1995) observaron en el manglar Mai Po en Hong Kong que hongos deuteromycetes, basidiomycetes y ascomycetes asociados a la herbácea *Acanthus ilicifolius* se distribuyen zonalmente a lo largo de la planta, dado que las porciones apicales se encontraron colonizadas por hongos típicamente terrestres, mientras que en las porciones basales se encontraron hongos marinos. La distribución encontrada fue atribuida a la naturaleza del sustrato y al grado de exposición debido a los cambios de la marea.

Hongos del manglar asociados a procesos de degradación

En los manglares se pueden encontrar hongos degradadores de lignina que participan en el proceso de biodegradación de la hojarasca, ya que estos ecosistemas raramente tienen que soportar periodos de déficit hídrico como los que pueden darse en playas u otros lugares expuestos. Las mareas, lluvias fuertes y la sombra proporcionada por el dosel de los árboles, contribuyen a mantener alta la humedad del ecosistema proporcionando un hábitat ideal para su desarrollo (Hyde, 1989). Los hongos son muy importantes en los estados más avanzados del proceso de descomposición y su actividad está relacionada con la producción de enzimas

específicas para la degradación de los componentes principales de la madera, tales como la xilanasa, implicada en la degradación del xilano (principal componente de la hemicelulosa), cuya actividad ha sido comprobada *in vitro* para aislamientos de hongos obtenidos a partir de madera en descomposición, detritus y muestras de suelo colectadas en manglares de Hong Kong (Yuan *et al.*, 2005).

La capacidad de los hongos de manglar para degradar polímeros complejos también ha sido comprobada utilizando sustratos artificiales como bolsas de polietileno y plástico, que constituyen una fuente grande de contaminación en ciertos ecosistemas costeros situados cerca de asentamientos humanos. En un ensayo realizado por Kathiresan (2003), se demostró el potencial de la micoflora presente en suelos de manglar como degradadores de materiales contaminantes, luego de cuantificar la degradación de bolsas de polietileno y plástico después de dos, cuatro, seis y nueve meses de incubación en suelo de manglar. Se encontraron dos especies asociadas a los materiales en degradación (*Aspergillus glaucus* y *A. niger*) y su eficiencia para degradar los plásticos se analizó en cultivos en agitación. *Aspergillus glaucus* degradó 28.8 % del polietileno y 7.3 % del material plástico en un periodo de un mes. *Aspergillus* y *Penicillium* son géneros que se aíslan con frecuencia a partir de sedimentos marinos; sin embargo, no es muy claro si estos hongos, que son típicamente terrestres, se encuentran activos en los sedimentos o si se trata de conidias en reposo (Hyde *et al.*, 1998).

Para dilucidar el papel de los hongos en el ciclo de nutrientes en los manglares se ha cuantificado la biomasa microbiana de hongos y bacterias asociados a material en descomposición de plantas como *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme*, *Halodule wrightii* y *Rhizophora mangle*, incubando el material sumergido por 42 días para posterior cuantificación de los microorganismos presentes utilizando técnicas de marcaje directo como la epifluorescencia, con el fin de establecer los aportes potenciales de la biomasa microbiana de hongos y bacterias al enriquecimiento del detritus (Blum *et al.*, 1988). Aunque el aporte de la masa microbiana fue significativo, no se sabe con certeza hasta qué punto los hongos son responsables de este enriquecimiento que fue atribuido a la comunidad microbiana como un todo. No obstante, la importancia relativa de hongos y bacterias en el tiempo y en la movilización de diferentes componentes del detritus no ha sido investigada. Aunque estudios previos al trabajo de Blum *et al.* (1988) habían mostrado que la sucesión de microorganismos descomponedores se iniciaba con hongos, su trabajo demostró que las bacterias fueron los principales colonizadores de las hojas de manglar, siendo el grupo predominante a través del proceso de descomposición; mientras que los hongos invadieron los tejidos solamente dos semanas después. A excepción del trabajo mencionado, existen pocos registros que amplíen el conocimiento existente

sobre el papel de los hongos en los ciclos de utilización de materia orgánica a partir del detritus en los bosques de manglar. El vacío de información obedece a dificultades para cuantificar el papel de los hongos en el proceso de descomposición, falta de conocimiento sobre sus enzimas extracelulares, sus actividades y ausencia de estudios enfocados en la materia orgánica disuelta más que en la particulada (Hyde y Lee, 1995). Sin embargo, existen informes relacionados con la presencia de oomicetes involucrados en procesos de descomposición de la hojarasca del manglar. Tal es el caso de *Halophytophthora mycoparasitica*, que fue aislado inicialmente a partir de hojarasca en descomposición de *Rhizophora* sp. colectada en un manglar de Malasia, lo que mostró su importancia como potencial degradador (revisado por Nakagiri *et al.*, 1998).

Okane *et al.* (2001), por su parte, realizaron aislamientos de este microorganismo a partir de hojas caídas y sumergidas de *Bruguiera gymnorhiza* en un manglar de Japón, con el fin de estudiar la actividad como micoparásito sobre hongos como *Pestalotia* sp. y *Penicillium* sp. El parasitismo demostrado puede servirle para absorber nutrientes adquiridos por su hospedero a partir de las hojas en descomposición, siendo además un mecanismo importante para transferir los nutrientes de la hoja y el hongo que la coloniza hacia los consumidores que se alimentan de hojas en el manglar.

Patogenicidad y antibiosis

Los bosques de manglar se caracterizan porque en muchos casos, especialmente en los bosques caribeños tropicales, forman monocultivos naturales de alta densidad en donde los árboles están sujetos a una gran presión por enfermedades; no obstante, los registros de fitopatogenicidad en ecosistemas de manglar son raros. Por ejemplo, Wier *et al.* (2000) encontraron una alta sintomatología de enfermedad y mortalidad en árboles de *Rhizophora mangle* en un manglar de la costa sureste de Puerto Rico, la cual estuvo asociada al crecimiento del hongo deuteromicete *Cytospora rhizophorae* que fue aislado a partir de tallos y tejidos enfermos. Este trabajo constituyó el primer registro de patogenicidad de este hongo asociado a mangle rojo en esa región. La infección por el hongo se relacionó con su entrada a los tejidos a través de heridas generadas por la herbivoría o por rupturas por efecto de vientos fuertes.

También se ha observado que las hojas de *R. mangle* comúnmente sufren necrosis rodeada por un halo clorótico, síntomas asociados comúnmente con hongos de los géneros *Pestalotiopsis*, *Pestalotia* y *Colletotrichum*. La susceptibilidad de esta especie a las enfermedades foliares es un poco sorprendente si se tiene en cuenta que existe una resistencia documentada de sus hojas y tallos al ataque microbiano,

ya que las hojas de *Rhizophora* se descomponen mucho más lentamente que las hojas de *Avicennia* y se ha visto que las plántulas tienen una producción de polifenol oxidasa que puede protegerlas contra ciertas enfermedades. Adicionalmente, las hojas de plántulas de *Rhizophora* que han crecido en niveles de iluminación bajos han demostrado tener niveles mayores de compuestos fenólicos (principalmente taninos condensados), en comparación con hojas de otros árboles de mangle como *Laguncularia* (Gilbert *et al.*, 2002). La aparente sensibilidad de *Rhizophora* al ataque de patógenos y los escasos registros sobre patologías en árboles y plantas de manglar, pueden estar relacionados con la presencia de otros mecanismos que determinan la resistencia al ataque de patógenos. Gilbert *et al.* (2002) consideran que la excreción de sal en las hojas de algunas especies de árboles de mangle puede servir como un importante mecanismo de defensa contra el ataque de hongos, hipótesis que fue planteada a partir de trabajos preliminares realizados en bosques de manglar de Panamá, en donde se observó que *Avicennia germinans* sufre mucho menos daño por enfermedades foliares que *Laguncularia racemosa* o *Rhizophora mangle*. Se estableció que las hojas de *A. germinans* presentaron el menor crecimiento superficial de hongos, colonización endofítica y diversidad de especies, seguidas por *L. racemosa* y *R. mangle*. Los diferentes mecanismos de tolerancia a la sal que tienen estos árboles pueden regular la colonización por hongos debido a que la cantidad de sal presente en las hojas varía de acuerdo al árbol. Los experimentos demostraron que la alta concentración de sal asociada con las hojas de *A. germinans* y *L. racemosa* fue suficiente para inhibir la germinación de las esporas de varios hongos asociados con los bosques de manglares, lo que se traduce en colonización restringida, baja diversidad de hongos y bajos niveles de enfermedad, de modo tal que existe un fuerte efecto de la salinidad sobre la presencia de hongos patógenos en las superficies foliares de los árboles de mangle.

Adicionalmente, en otros informes se ha demostrado cómo la distribución de las especies de hongos está influenciada por la salinidad, con unas pocas especies dominantes bajo esas condiciones (Jones, 2000). Por lo tanto, la presión por enfermedades puede aumentar en ambientes menos salinos, reduciendo el desempeño de los mangles y jugando un importante papel como limitante de su distribución en los hábitats intermareales (Gilbert *et al.*, 2002).

De otro lado, la información disponible con respecto a la actividad antimicrobiana de aislamientos de hongos marinos también es escasa. Algunos trabajos han demostrado un mayor potencial de los hongos marinos con respecto a los terrestres en cuanto a actividad antimicrobiana y en años recientes se realizó un trabajo extensivo para demostrar dicho potencial. Christophersen *et al.* (1999) cultivaron un total de 227 hongos marinos adquiridos a partir de animales, plantas y

sedimentos de aguas saladas venezolanas (0-10 m), incluyendo manglares y lagunas costeras. Luego del crecimiento de los hongos, extractos de los medios de cultivo fueron caracterizados y evaluados por su actividad antibacteriana contra *Vibrio parahaemolyticus* y *Staphylococcus aureus*, encontrando que 67 aislamientos de *Penicillium* (61 de *P. citrinum* y seis de *P. steckii*) produjeron metabolitos secundarios con actividad contra al menos una de las cepas bacterianas probadas.

Recientemente, la producción de sustancias antimicrobianas y citotóxicas por hongos aislados de manglar ha sido registrada para *Diaporthe* sp., un hongo lignolítico que crece sobre las hojas sumergidas en descomposición de *Kandelia candel* en áreas de manglar de China (Lin *et al.*, 2005). Los compuestos que fueron aislados a partir del cultivo del hongo mostraron actividad citotóxica contra ciertas líneas celulares y actividad antimicrobiana que podría ser utilizada por el hongo como estrategia competitiva debido al sustrato que coloniza, el cual está compuesto por materiales fibrosos, en donde las fuentes nutricionales pueden ser limitadas. Los autores plantearon que con el fin de mantener su predominancia, estos hongos han desarrollado formas de competencia que incluyen la producción de sustancias químicas y por tanto sus metabolitos pueden poseer diferentes bioactividades. La presión de las condiciones físicas del medio también se ha relacionado con la producción de metabolitos especiales y con estructuras moleculares únicas. Recientemente se registró el aislamiento de una sustancia tipo xilquelato a partir de una cepa del hongo marino y de manglar *Xylaria* sp. La producción de estos compuestos únicos y especiales por parte de los microorganismos marinos podría ser más común de lo que se piensa, teniendo en cuenta que viven en ambientes con condiciones de alta salinidad y presión, pobreza de nutrientes, baja temperatura (especialmente en el mar profundo) o temperaturas locales muy altas y complejas, así como relaciones con otros organismos (Liu *et al.*, 2006).

Hongos endófitos y simbioses

Los hongos endófitos en bosques de manglar se han encontrado en tejidos foliares y raíces. Okane *et al.* (2001) encontraron un hongo endofítico perteneciente a la familia Xylariaceae (según análisis de secuencia del ADNr 18S) en las hojas de *Bruguiera gymnorhiza* en bosques de manglar del Japón. Algunos hongos de este grupo son conocidos como saprófitos o parásitos débiles de un amplio grupo de plantas, pero en general, ha sido más documentada su presencia como endófitos no patógenos.

Así mismo, en las raíces de mangles se han aislado hongos endófitos que son generalmente marinos o de agua dulce (hiphomyces), pero también se han

encontrado otros que son típicamente terrestres. Ananda y Sridhar (2002) estudiaron la estructura de la comunidad y la diversidad de hongos asociados a fragmentos de raíces de *Acanthus ilicifolius*, *Avicennia officinalis*, *Rhizophora mucronata* y *Sonneratia caseolari* esterilizados superficialmente, encontrando la presencia de hongos principalmente terrestres, lo que sugiere que adquirieron el hábito de colonizadores como estrategia de adaptación a los hábitats de manglar, ya que las raíces de éstos les confieren protección contra las condiciones adversas del ecosistema, lo que favorece una competencia exitosa con los hongos saprófitos que descomponen las raíces senescentes.

Aparte de la asociación endofítica neutra, en los manglares pueden encontrarse hongos en asociaciones simbióticas como los líquenes (Hyde *et al.*, 1998). Adicionalmente, se han encontrado hongos solubilizadores de fosfatos y hongos formadores de micorrizas arbusculares, que participan activamente en el ciclo de estos nutrientes en los manglares, tal como se describe a continuación.

Solubilización de fosfatos

La solubilización de compuestos complejos de fósforo (como los fosfatos de calcio, hierro y aluminio) realizada por ciertas especies de bacterias y hongos contribuye a la regeneración de nutrientes en el ecosistema del manglar, porque los hace disponibles para las plantas y para otros microorganismos allí presentes. La actividad solubilizadora de aislamientos fúngicos procedentes del manglar ha sido detectada en cepas como *Aspergillus candidus* (Prabhakaran *et al.*, 1987), a las cuales se les ha evaluado la presencia de exoenzimas hidrolíticas producidas *in vitro* para solubilizar fosfato de calcio. También se ha determinado que dicha actividad presenta una correlación negativa altamente significativa con la salinidad (aún para aislamientos considerados con buena actividad solubilizadora), encontrando que existen límites diferenciales de tolerancia a la salinidad que afectan el crecimiento y la actividad de las cepas de hongos solubilizadores de fosfatos obtenidos a partir de bosques de manglar en las costas de la India (Sengupta y Chaudhuri, 1990).

En los bosques de manglar de América los informes sobre dicha actividad son escasos. Vázquez *et al.* (2000) realizaron aislamientos a partir de la rizósfera de *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa* y, aunque la mayoría de los aislamientos obtenidos con alguna capacidad para solubilizar fosfatos fueron de bacterias, también encontraron una cepa del hongo deuteromycete *Aspergillus niger*, que es una especie terrestre con reconocida capacidad de solubilizar fosfatos. La cepa aislada presentó niveles de solubilización similares a los registrados para los aislamientos en ecosistemas terrestres, que fueron mayores a los de cualquiera de las especies bacterianas obtenidas.

Así mismo, Galindo *et al.* (2006) cuantificaron la actividad solubilizadora *in vitro* de hongos encontrados en raicillas de plántulas de *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans* colectadas en bosques de manglar de la costa Caribe colombiana. El hongo, identificado como *Penicillium* sp., fue inoculado en las raíces de plántulas de patilla (*Citrullus vulgaris*) y mangle (*A. germinans* y *R. mangle*) en vivero, encontrando un efecto positivo de estimulación de crecimiento en parámetros como longitud del tallo en las plantas de patilla y los propágulos de *A. germinans* tratados con el inóculo.

Hongos formadores de micorrizas arbusculares (HFMA)

Aunque la importancia de los hongos formadores de micorrizas arbusculares (HFMA) para el transporte de nutrientes hacia las plantas hospederas y el beneficio que esto conlleva sobre su crecimiento y productividad ha sido ampliamente demostrado en ecosistemas naturales y agrícolas de todo el mundo, la presencia e importancia de estos hongos en ecosistemas acuáticos de agua salada es fragmentaria. Uno de los primeros informes sobre la presencia de HFMA en ecosistemas marinos fue realizado en 1928 por Mason, quien trabajó con HFMA nativos de marismas saladas inglesas. Desde entonces se han registrado diferentes plantas halófitas asociadas con HFMA en marismas y manglares, relacionando su presencia con el potencial para aumentar la toma de oxígeno y la resistencia al estrés por salinidad de la planta hospedera (revisado por Hyde *et al.*, 1998).

Sengupta y Chaudhuri (2002) estudiaron 31 especies de plantas entre árboles de manglar, plantas asociadas y 23 especies de flora transportada, en una comunidad de plantas de manglar en la parte terminal del estuario ribereño del Ganges en la India, para examinar la asociación con HFMA, encontrando que todos los miembros dominantes de la comunidad de plantas del manglar presentaron HFMA. Observaron además que muchas de las familias conocidas como no micotróficas (excepto la Cyperaceae) mostraron asociación con HFMA, con hifas intracelulares y vesículas como las estructuras endófitas más evidentes, aunque la intensidad de la colonización con HFMA varió dependiendo de la especie y de las condiciones particulares del lugar de ocurrencia, siendo más intensa y más extensiva en plantas como *Avicennia* sp. en los manglares con menor salinidad e inundación.

Cabe resaltar que el papel funcional de estos hongos para los manglares no pudo ser probado debido a las dificultades experimentales implícitas para su cultivo artificial, aunque la evidencia estructural y circunstancial obtenida por Sengupta y Chaudhuri (2002) puede justificar que se le asigne un papel importante en el sentido ecológico para la comunidad de manglares y otras plantas halófitas

en el ecosistema. Como para otros tipos de hongos habitantes de ecosistemas de manglar, la salinidad y la inundación estuvieron negativamente relacionadas con la micorrización en los manglares estudiados y, como se mencionó anteriormente, una observación importante realizada en este trabajo es la presencia de HFMA en raíces de plantas que pertenecen a familias típicamente catalogadas como no micorrícicas (Chenopodiaceae, Amarantaceae, Aizoaceae), lo que lleva a sugerir que factores de estrés en el ambiente podrían predisponer a plantas que en otras circunstancias serían independientes de la colonización con HFMA.

En otro trabajo realizado en Great Nicobar (isla continental situada en la bahía de Bengala, India) se tomaron muestras rizosféricas de plantas de manglar para determinar la presencia de HFMA y bacterias solubilizadoras de fosfatos (Kothamasi *et al.*, 2006). Se encontraron cinco especies de HFMA pertenecientes al género *Glomus*, con un porcentaje de colonización entre 0 y 17 %, ubicadas en muchos casos en la corteza aerenquimatosa de las plantas, en donde existe una mejor oxigenación que favorece el desarrollo del hongo simbiote.

A pesar que entre las plantas que se encontraron colonizadas estaban los árboles de mangle *Rhizophora mucronata*, *Bruguiera gymnorrhiza*, *Sonneratia acida*, *Rhizophora stylosa* y *Nypa fruticans*, Kothamasi *et al.* (2006) también consideran que la presencia de HFMA en sus raíces puede tener una explicación diferente a la protección de la planta en condiciones de estrés salino, ya que estos árboles han desarrollado diferentes estrategias para mantener la sal fuera de los tejidos. Sin embargo, resulta claro que a pesar de la evidencia obtenida en campo con respecto a la presencia de HFMA en las raíces de árboles de mangle y otras plantas asociadas para determinar hasta qué punto estos hongos están presentes en las plantas desarrollando una simbiosis funcional, harían falta ensayos en condiciones controladas en donde se compare el avance en la colonización y la influencia de la misma en plántulas de mangle inoculadas con HFMA, con respecto a plántulas no inoculadas.

Además de los trabajos realizados en la India, los informes de HFMA en ecosistemas de manglar tropicales del nuevo mundo no han sido publicados. Trabajos recientes realizados por nuestro grupo de investigación procesando muestras provenientes del Valle de los Cangrejos (La Guajira, Colombia) han demostrado que si bien es posible encontrar esporas en el sustrato y colonización de las raíces de *Rhizophora mangle*, dicha colonización es escasa, por lo cual es necesario verificar si la colonización se comporta como una verdadera simbiosis (resultados no publicados). Cabe anotar que son muy escasos los registros en este sentido y que aún cuando se observó un desarrollo discreto de la colonización, éste puede constituir el inicio de un desarrollo de la simbiosis, debido a las condiciones

especiales que se desarrollan en estos ecosistemas. Por ejemplo, Juniper y Abbott (1993) determinaron que la germinación de las esporas y el crecimiento subsecuente de la hifa de algunos HFMA se reduce conforme aumenta la concentración de sales en suelos agrícolas, por lo cual se podría pensar que esto puede ser un indicio de un posible efecto deletéreo sobre los HFMA bajo las condiciones salinas presentes en los manglares. De igual forma, se ha afirmado que el desarrollo de los HFMA es más exitoso en suelos bien aireados, ya que éstos se encuentran pobremente adaptados a las condiciones de ambientes inundados, en donde el oxígeno es limitado. Adicionalmente, en los sistemas inundados, los niveles de fósforo soluble disponible en el agua se incrementan en gran medida conforme el sedimento se reduce y se ha registrado en diferentes trabajos que la colonización por HFMA se desarrolla pobremente en sustratos en donde el fósforo se encuentra en niveles altos (Dalpe y Monreal, 2003).

No obstante, los HFMA que se han registrado asociados a plantas habitantes de ambientes salobres y salados pueden haber desarrollado mecanismos para sortear el efecto adverso del ambiente. A través de una estrategia de escape, por ejemplo, estos hongos pueden proliferar en dichos ambientes de manera estacional durante los periodos secos o en las regiones más altas en donde el agua salina superficial se encuentra ausente. Los HFMA también pueden estar restringidos a las capas de suelo superficiales más oxidadas (0 - 10 cm), dado que los sedimentos son típicamente más reducidos con el incremento de la profundidad y puede ser más improbable que puedan soportar raíces con HFMA. De otro lado, en los suelos inundados, los HFMA podrían alterar su morfología y tener una formación diferencial de vesículas, hifas, espirales, esporas y arbusculos. Se ha observado que estos últimos se encuentran ausentes en plantas habitantes de terrenos inundados, posiblemente debido al bajo potencial redox de los mismos, generando una pregunta esencial: ¿se encuentran los HFMA formando una simbiosis funcional en los ecosistemas acuáticos? (revisado por Brown y Bledsoe, 1996).

Perspectivas

A pesar de los avances y las inmensas contribuciones realizadas al conocimiento de la biodiversidad fúngica en ecosistemas marinos y en particular en bosques de manglar realizadas en años recientes, aún existen áreas del conocimiento acerca de la ecología de los hongos de manglar que deben explorarse con mayor profundidad. Tal es el caso de las técnicas de cuantificación de la abundancia de los hongos, que se pueden ampliar utilizando herramientas moleculares como la cuantificación de ADN ribosomal 18S, entre otras, permitiendo incluir estudios

de hongos no cultivables y las actividades de las enzimas extracelulares fúngicas, en especial las relacionadas con otros procesos diferentes a la descomposición de madera, que ya ha sido explorada. Cabe resaltar que Hyde y Lee (1995) ya habían realizado sugerencias similares en las primeras revisiones del tema, lo que pone en evidencia un avance pausado de la investigación en este campo. También se requiere profundizar en investigaciones orientadas a estudiar el efecto de los disturbios derivados de la contaminación sobre los hongos marinos, constituyendo así una forma de utilizarlos como posibles indicadores ambientales del estado de conservación o degradación de los ecosistemas costeros, en especial con hongos perennes como los basidiomycetes poliporales.

Con respecto a las metodologías de muestreo utilizadas para la adquisición de aislamientos en campo, Jones (2000) puntualiza que aún se requieren estudios que enfatizan en los protocolos de muestreo, en un intento por unificar las técnicas usadas. De esta forma se podrían facilitar las generalizaciones entre ecosistemas de diferentes lugares geográficos. En cuanto a la presencia de enfermedades causadas por hongos en los bosques de manglar, Gilbert *et al.* (2002) resaltan que aún no se han descrito los efectos de las enfermedades sobre la dinámica de las poblaciones de plantas y dichos estudios son necesarios para entender su papel en la estructura y la dinámica de los bosques de mangle.

De otro lado, resulta evidente que los trabajos realizados hasta el momento con HFMA en manglares son esencialmente estudios exploratorios de campo y hace falta un mayor número de trabajos en condiciones controladas que permitan establecer el verdadero papel que tiene este grupo de hongos en dichos ecosistemas, para determinar hasta qué punto pueden o no estar involucrados en una verdadera relación simbiótica con la planta hospedera. La experimentación en condiciones controladas puede orientarse hacia la manera tradicional de trabajo con HFMA, realizando experimentos *in vivo* con plantas hospederas en invernaderos y viveros. Adicionalmente, Brown y Bledsoe (1996) consideran que lo más importante es tener un conocimiento adecuado de las propiedades edáficas específicas que gobiernan los ecosistemas acuáticos para estimular las condiciones apropiadas para la experimentación, pero también puede introducirse la utilización de técnicas más avanzadas que faciliten el estudio del hongo simbiote de manera independiente de la planta hospedera, como el cultivo *in vitro* de HFMA, que ya se ha estandarizado para diferentes cepas de HFMA de origen terrestre (Declerck *et al.*, 2005).

BIBLIOGRAFÍA

- Abdel-Wahab, M. 2005. Diversity of marine fungi from Egyptian Red Sea mangroves. *Bot. Mar.*, 48: 348–355.
- Aisyah, S. y E. Gareth. 2000. Vertical distribution of marine fungi on *Rhizophora apiculata* at Morib mangrove, Selangor, Malaysia. *Mycoscience*, 41: 431–436.
- Ananda, K. y K. Sridhar. 2002. Diversity of endophytic fungi in the roots of mangrove species on the west coast of India. *Can. J. Microbiol.*, 48: 871–878.
- Blum L., A. Mills, J. Zieman y R. Zieman. 1988. Abundance of bacteria and fungi in seagrass and mangrove detritus. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 42: 73–78.
- Brown, A. y C. Bledsoe. 1996. Spatial and temporal dynamics of mycorrhizas in *Jaumea carnosa*, a tidal saltmarsh halophyte. *J. Ecol.*, 84 (5): 703–715.
- Christophersen C., O. Crescente, J. Frisvad, L. Gram, J. Nielsen, P. Nielsen y L. Rahbæk. 1999. Antibacterial activity of marine-derived fungi. *Mycopathologia*, 143: 135–138.
- Dalpe, Y. y M. Monreal. 2003. Arbuscular mycorrhiza inoculum to support sustainable cropping systems. *Crop Management*, 10: 1094–1104.
- Declerck, S., D. G. Strullu y J. A. Fortin. 2005. *In vitro* culture of mycorrhizas. Springer-Verlag, Heidelberg, Alemania. 418 p.
- Galindo, T., J. Polanía, J. Sánchez, N. Moreno, J. Vanegas y G. Holguín. 2006. Efecto de inoculantes microbianos sobre la promoción de crecimiento de plántulas de mangle y plantas de *Citrullus vulgaris* San Andrés isla, Colombia. *Acta Biol. Colomb.*, 11 (1): 83–97.
- Gareth, E. y M. Abdel-Wahab. 2005. Marine fungi from the Bahamas Islands. *Bot. Mar.*, 48: 356–364.
- Gilbert, G. y W. Sousa. 2002. Host specialization among wood-decay polypore fungi in a Caribbean mangrove forest. *Biotropica*, 34 (3): 396–404.
- Gilbert, G., M. Mejía-Chang y E. Rojas. 2002. Fungal diversity and plant disease in mangrove forests: salt excretion as a possible defence mechanism. *Oecología*, 132: 278–285.
- Hyde, K. 1989. Ecology of tropical marine fungi. *Hydrobiología*, 178: 199–208
- Hyde, K. y S. Lee. 1995. Ecology of mangrove fungi and their role in nutrient cycling: what gaps occur in our knowledge? *Hydrobiología*, 295: 107–118.
- Hyde, K., E. Gareth, E. Leanä, S. Pointing, A. Poonyth y L. Vrijmoed. 1998. Role of fungi in marine ecosystems. *Biodiversity Cons.*, 7: 1147–1161.
- Jones, E. 1988. Do fungi occur in the sea? *The Mycologists*, 2: 150–157.
- Jones, E. 2000. Marine fungi: some factors influencing biodiversity. *Fungal Divers.*, 4: 53–73.
- Juniper, S. y L. Abbott. 1993. Vesicular-arbuscular mycorrhizas and soil salinity. *Mycorrhiza*, 4 (2): 45–57.
- Kathiresan, K. 2003. Polythene and plastic-degrading microbes in an Indian mangrove soil. *Rev. Biol. Trop.*, 51 (3-4): 629–633.
- Kothamasi, D., S. Kothamasi, A. Bhattacharyya, R. Chander y C. Babu. 2006. Arbuscular mycorrhizae and phosphate solubilising bacteria of the rhizosphere of the mangrove ecosystem of Great Nicobar island, India. *Biol. Fertil. Soils*, 42: 358–361.
- Lin, X., Y. Huang, M. Fang, J. Wang, Z. Zheng, y W. Su. 2005. Cytotoxic and antimicrobial metabolites from marine lignicolous fungi, *Diaporthe* sp. *FEMS Microbiol. Lett.*, 251: 53–58.
- Liu X., F. Xu, Y. Zhang, L. Liu, H. Huang, X. Cai, Y. Lin y W. Chanb. 2006. Xyloketal H from the mangrove endophytic fungus *Xylaria* sp. 2508. *Rus. Chem. Bull., Int. Ed.*, 55 (6): 1091–1092.

- Manoharachary, C., K. Sridhar, R. Singh, A. Adholeya, T. Suryanarayanan, S. Rawat y B. Johri. 2005. Fungal biodiversity: Distribution, conservation and prospecting of fungi from India. *Curr. Sci.*, 89 (1): 58-71.
- Mason, E. 1928. Note on the presence of mycorrhiza in the roots of salt marsh plants. *New Phytol.*, 27: 193-195.
- Miyazaki, Y., M. Hiraide y H. Shibuya. 2007. Molecular cloning of functional genes for high growth-temperature and salt tolerance of the basidiomycete *Fomitopsis pinicola* isolated in a mangrove forest in Micronesia. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 71 (1): 273-278.
- Nakagiri, A., I. Okane y I. Tadayoshi. 1998. Zoosporangium development, zoospore release and culture properties of *Halophytophthora mycoparasitica*. *Mycoscience*, 39 (3): 223-230.
- Okane, I., A. Nakagiri y T. Ito. 2001. *Surculiseries rugispora* gen. et sp. nov., a new endophytic mitosporic fungus from leaves of *Bruguiera gymnorhiza*. *Mycoscience*, 42: 115-122.
- Prabhakaran, N., R. Gupta y M. Krishnankutty. 1987. Fungal activity in Mangalvan: An estuarine mangrove ecosystem. 458-463. En: Nair, N. B. (Ed.). *Proc. Natl. Sem. Est. Manag. Trivandrum, India*.
- Rai, J. N. y H. J. Chowdhery. 1978. Microfungi from mangrove swamps of West Bengal, India. *Geophytology*, 8 (1): 103-110.
- Rai, J., J. Tewari y K. Mukerji. 1969. Mycoflora of mangrove mud. *Mycopathologia*, 38 (1-2): 17-31.
- Sadaba, R. B., L. L. P. Vrijmoed, E. B. G. Jones y I. J. Hodgkiss. 1995. Observations on vertical distribution of fungi associated with standing senescent *Acanthus ilicifolius* stems at Mai Po Mangrove, Hong Kong. *Hydrobiologia*, 295 (1-3): 323-333.
- Sengupta, A. y S. Chaudhuri. 1990. Vesicular arbuscular mycorrhiza (VAM) in pioneer salt marsh plants of the Ganges River delta in West Bengal (India). *Plant and Soil*, 122 (1): 111-113.
- Sengupta, A. y S. Chaudhuri. 2002. Arbuscular mycorrhizal relations of mangrove plant community at the Ganges river estuary in India. *Mycorrhiza*, 12: 169-174.
- Steinke, T. D. 2000. Mangrove fungi on dead prop roots of *Rhizophora mucronata* at three localities in South Africa. *S. Afr. J. Bot.*, 66 (2): 91-95.
- Tan, T., C. Teng y E. Jones. 1995. Substrate type and microbial interactions as factors affecting ascocarp formation by mangrove fungi. *Hydrobiologia*, 295: 127-134.
- Vázquez, P., G. Holguín, M. Puente, A. López-Cortés y Y. Bashan. 2000. Phosphate-solubilizing microorganisms associated with the rhizosphere of mangroves in a semiarid coastal lagoon. *Biol Fertil. Soils*, 30: 460-468.
- Venkateswara, V., K. Hyde y B. Vittal. 2001. Frequency of occurrence of mangrove fungi from the east coast of India. *Hydrobiologia*, 455: 41-53.
- Wier, A., T. Tattar y E. Klekowski. 2000. Disease of red mangrove (*Rhizophora mangle*) in Southwest Puerto Rico caused by *Cytospora rhizophorae*. *Biotropica*, 32 (2): 299-306.
- Yuan, K. P., L. L. Vrijmoed y M. G. Feng. 2005. Survey of coastal mangrove fungi for xylanase production and optimized culture and assay conditions. *Wei Sheng Wu Xue Bao*, 45 (1): 91-6.

FECHA DE RECEPCIÓN: 26/10/07

FECHA DE ACEPTACIÓN: 10/02/09

