



Comportamiento estacional de bacterias en sedimentos de mangle negro *Avicennia germinans*

Seasonal behavior of bacteria in black mangrove *Avicennia germinans* sediments

Christian Anibal Silva-Ontiveros¹, Sergio de los Santos Villalobos², Jony R. Torres³,
Marcel Martínez-Porchas⁴, Alejandra Piñón-Gimate⁵ y José Alfredo Arreola-Lizárraga^{1*}

¹ Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. Guaymas, Sonora, México.

³ Tecnológico Nacional de México/Instituto Tecnológico del Valle del Yaqui. Bâcum, Sonora. México.

⁵ Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, Baja California Sur, México.

² Instituto Tecnológico de Sonora. Cd. Obregón, Sonora, México.

⁴ Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo. Hermosillo, Sonora, México.

* Autor de correspondencia: aarreola04@cibnor.mx

RESUMEN

Las bacterias son esenciales para el funcionamiento del ecosistema de manglar. El objetivo de este estudio fue examinar el comportamiento estacional de las densidades y la actividad celulolítica de bacterias heterótrofas en sedimentos de mangle negro *Avicennia germinans* y su relación con la producción de hojarasca, variables de agua y sedimento en una laguna costera semiárida subtropical. El estudio se realizó en la laguna costera El Soldado, ubicada en la región central de la costa este del Golfo de California. Se realizaron muestreos de agua, de sedimentos y de producción de hojarasca de *Avicennia germinans* durante un ciclo anual. En el agua se determinaron parámetros fisicoquímicos y nutrientes inorgánicos disueltos; en los sedimentos se evaluó la textura, materia orgánica, nutrientes inorgánicos disueltos, así como las densidades y actividad celulolítica de bacterias heterótrofas. Los resultados mostraron valores más altos de densidades y actividad celulolítica de bacterias heterótrofas en primavera (4.9 log UFC g⁻¹; 7%) y verano (4.9 log UFC g⁻¹; 94%), y valores más bajos en otoño (3.9 log UFC g⁻¹; 27%) e invierno (3.9 log UFC g⁻¹; 11%). En primavera y verano, con mayor densidad bacteriana, se observaron los valores más altos de temperatura del agua, amonio en agua, materia orgánica en sedimentos y hojarasca del manglar. Se concluye que las densidades y actividad celulolítica de bacterias en sedimentos de mangle negro de región árida exhiben un patrón estacional acoplado a los ingresos de materia orgánica y los cambios de la temperatura del agua. Esta evidencia es importante porque contribuye a entender el papel de las bacterias en el funcionamiento del ecosistema.

PALABRAS CLAVE: actividad celulolítica, comunidades bacterianas, ecosistemas costeros, Golfo de California, procesos biogeoquímicos, producción de hojarasca.

ABSTRACT

Bacteria are essential for the functioning of the mangrove ecosystem. The objective of this study was to examine the seasonal behavior of densities and cellulolytic activity of heterotrophic bacteria in black mangrove *Avicennia germinans* sediments and their relationship with litterfall, water, and sediment variables in a semi-arid subtropical coastal lagoon. The study was conducted in the coastal lagoon El Soldado, located in the central region of the Gulf of California's eastern coast. Water, sediment, and litterfall of *Avicennia germinans* were sampled during an annual cycle. In the water, physicochemical parameters and dissolved inorganic nutrients were determined; in the sediments, texture, organic matter, dissolved inorganic nutrients, as well as densities and cellulolytic activity of heterotrophic bacteria, were evaluated. The results showed higher values of densities and cellulolytic activity of heterotrophic bacteria in spring (4.9 log CFU g⁻¹; 75%) and summer (4.9 log CFU g⁻¹; 94%), and lower values in autumn (3.9 log CFU g⁻¹; 27%) and winter (3.9 log CFU g⁻¹; 11%). The highest water temperature values, ammonium in water, organic matter in sediments and mangrove litterfall were observed in spring and summer, showing the highest bacterial density. It is concluded that the bacterial densities and cellulolytic activity in black mangrove sediments from an arid region exhibit a seasonal pattern coupled with organic matter inputs and water temperature changes. This evidence is important because it contributes to understanding the role of bacteria in ecosystem functioning.

KEYWORDS: cellulolytic activity, bacterial communities, coastal ecosystems, Gulf of California, biogeochemical processes, litter production.

INTRODUCCIÓN

El ecosistema manglar es reconocido como uno de los más productivos a escala mundial y su productividad ha sido cuantificada principalmente por la cantidad de hojarasca producida por unidad de área y tiempo (Ribeiro et al., 2019). El ecosistema de manglar funciona sobre una base de materia (nutrientes, sedimentos, materia orgánica, agua dulce y salobre), y energía (luz, temperatura, oleaje, mareas y huracanes), de tal forma que estos elementos permiten que el aparato fotosintético produzca una cierta cantidad de biomasa que se expresa en productividad primaria; la cual es variable dependiendo de factores que inciden en el desarrollo del manglar, como la latitud, clima, estacionalidad, precipitación, tipo de suelo, geomorfología y microtopografía (Twilley et al., 2019).

El aporte de hojarasca del manglar a estuarios y lagunas costeras es una fuente importante de materia orgánica al ecosistema, porque sostiene una trama trófica por la vía del detritus y, además, contribuye al reciclaje de nutrientes mediado por microorganismos (Alongi, 2018; Bouillon et al., 2008). La tasa de descomposición de la hojarasca es influenciada por la temperatura del agua, la amplitud de marea y las densidades microbianas (Gladstone-Gallagher et al., 2014; Yang et al., 2018).

Las comunidades bacterianas ayudan al sostenimiento del manglar mediante la mineralización de la materia orgánica, la fijación biológica de nitrógeno, aporte de nutrientes y otras sustancias reguladoras de crecimiento (Holguin y Bashan, 2007); además, se ha observado que en sedimentos de manglares, las bacterias y hongos constituyen hasta 9% de la biomasa microbiana total, las microalgas 7% y los protozoarios 2% (Alongi, 1988; Ruble, 1982; García-Martínez et al., 2021).

Las densidades de bacterias en los sedimentos de manglar varían de acuerdo con la influencia de factores tales como temperatura del agua, textura y tamaño de grano de sedimentos, contenido de materia orgánica de los sedimentos, abundancia y distribución de raíces del mangle (Alongi, 2005); también el pH, la salinidad, el oxígeno disuelto y los metales influyen en la dinámica de las

bacterias (Behera et al., 2017; Ceccon et al., 2019). Se ha documentado que las concentraciones de grupos microbianos en sedimentos se incrementan en los periodos con mayor producción de hojarasca (Chen et al., 2016). El comportamiento estacional de las densidades microbianas en los sedimentos de manglar es de interés por cómo incide en la eficiencia de los ciclos biogeoquímicos (Liénart et al., 2020; Reis et al., 2017). Por ejemplo, en el ciclo del nitrógeno, los procesos de nitrificación, fijación de N y desnitrificación son mediados por bacterias (Alongi, 2018; Lai et al., 2022), y el nitrógeno tiende a ser el nutriente limitante para la producción acuática en ecosistemas marinos (Howarth, 1988).

Algunos estudios realizados en manglares asociados a estuarios y a lagunas costeras se han enfocado en conocer cambios en las densidades bacterianas ante disturbios antropogénicos mediante técnicas moleculares no dependientes de cultivo. Por ejemplo, ante la influencia de descargas de aguas residuales urbanas, la densidad bacteriana se incrementa e induce un incremento en las tasas de desnitrificación (Capdeville et al., 2019); también se ha observado que las descargas de aguas residuales acuícolas modifican la proporción N:P en sedimentos de manglar, y cuando esta proporción aumenta, la densidad de bacterias disminuye (Erazo y Bowman, 2021).

Los estudios dirigidos a conocer las respuestas de poblaciones de bacterias ante disturbios de aguas residuales son de gran importancia, pero también es importante conocer la dinámica estacional y los factores ambientales que influyen en las densidades de bacterias en sedimentos de manglares prístinos. Lo anterior es relevante dada la evidencia de la estrecha relación microorganismo-nutriente-planta que funciona como un mecanismo para reciclar y conservar los nutrientes en el ecosistema del manglar (Holguin et al., 2001).

Los manglares asociados a lagunas costeras semiáridas en el Golfo de California están sujetos a un intervalo estacional amplio de la temperatura del agua con valores mayores a 30 °C en verano y menores a 18 °C en invierno, y exhiben un patrón de producción de hojarasca con



máximos en verano y mínimos en invierno (Arreola-Lizárraga et al., 2004; Torres et al., 2022). Por lo tanto, se planteó la hipótesis de que, en una laguna costera árida prístina, las densidades de bacterias y su actividad celulolítica en sedimentos de manglar serían mayores en verano dada la asociación con la mayor temperatura del agua y la mayor producción de hojarasca; mientras que en invierno, se observarían las menores densidades de bacterias debido a una menor temperatura del agua y menor aporte de hojarasca. Para probar esta hipótesis se estimaron las densidades de bacterias heterótrofas cultivables asociadas a sedimentos de mangle negro *Avicennia germinans*, se determinó la producción de hojarasca y se determinaron variables del agua y sedimentos en cada una de las estaciones del año.

OBJETIVOS

El objetivo del estudio fue examinar el comportamiento estacional de las densidades de bacterias heterótrofas y la actividad celulolítica en sedimentos de mangle negro *Avicennia germinans* y su relación con la producción de hojarasca y variables de agua y sedimento en una laguna costera semiárida subtropical sujeta a conservación ecológica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La laguna El Soldado se localiza en la costa este del Golfo de California, es un área natural protegida con la categoría de zona sujeta a conservación ecológica (Gobierno del Estado de Sonora, 2006). Tiene una superficie de 1.85 km², una profundidad promedio de 0.60 m y se comunica permanentemente con el Golfo de California por medio de una boca de ~ 50 m de ancho y ~ 2 m de profundidad (Fig. 1). Está ubicada en una costa con marea mixta-semidiurna (Valle-Levinson et al., 2001) y una amplitud de marea de 1 m (Filloux, 1973). En el agua han sido registrados promedios anuales de oxígeno disuelto de 6.7 mg L⁻¹, temperatura de 26.8 °C y 36.2 unidades prácticas de

salinidad (UPS) (Ávila-García et al., 2023). De acuerdo con la clasificación de García (2004) el clima de la región es del tipo muy seco, muy cálido y cálido (BW (h')), donde la tasa de evaporación (2700 mm año⁻¹) excede la tasa de precipitación (230 mm año⁻¹).

Descripción del manglar

En esta región semiárida subtropical del Golfo de California, la vegetación de manglar está compuesta por mangle negro *Avicennia germinans*, mangle rojo *Rhizophora mangle*, mangle blanco *Laguncularia racemosa* y botoncillo *Conocarpus erectus*, donde el mangle negro tiene mayor cobertura y es la especie dominante (Torres et al., 2022). En esta región, los manglares están influenciados por la alta salinidad del agua intersticial en los sedimentos, debido a los escasos aportes de agua dulce que provienen de las lluvias los manglares se encuentran en un ambiente subóptimo para su desarrollo, lo que resulta en un bajo desarrollo estructural (altura < 2.5 m) y una baja productividad de hojarasca (~ 4 Mg ha⁻¹ año⁻¹) (Torres et al., 2022). En el estero El Soldado, el manglar tiene una superficie de 32.7 ha, *A. germinans* cubre 66%, *R. mangle* 30% y *L. racemosa* 4%. Este estudio fue dirigido a examinar las densidades bacterianas en sedimentos de la especie de mangle con mayor cobertura en el sistema: *A. germinans*.

Sitios de muestreo

Los muestreos se realizaron en un mes representativo de cada estación del año, febrero (invierno), mayo (primavera), agosto (verano) y noviembre (otoño), en un solo día, entre las 9 h 00 y las 12 h 00. Se ubicaron sitios de muestreo para agua y sedimentos. Las muestras de agua se tomaron en tres sitios ubicados en el canal principal de la laguna debido a que tiene agua todo el tiempo, aun en los periodos de bajamar en mareas vivas. Las muestras de sedimento se obtuvieron en tres sitios equidistantes ≈ 20 m, las muestras de sedimentos se procesaron para determinar textura, nutrientes y densidad de bacterias.

Variables del agua

Se registraron temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y pH *in situ* en la columna de agua en tres sitios adyacentes al mangle (Fig. 1) utilizando un sensor multiparamétrico YSI modelo 5502. Se recolectaron tres muestras de la columna de agua de 500 mL a una profundidad de 10 cm por encima del sedimento (Fig. 1), se determinaron las concentraciones de nitrito y nitrato (NO_2^- , NO_3^-), amonio (NH_4^+), nitrógeno inorgánico disuelto (NID), ortofosfatos (PO_4^{3-}) mediante la técnica de microplaca (Ali, 2021; Strickland y Parson, 1972).

Variables del sedimento

En el área de muestreo marcada en la figura 1, se seleccionaron tres sitios con una separación de aproximadamente 20 m entre cada uno. En cada sitio se colectaron dos muestras de sedimento con un nucleador de muestreo de 20 cm de alto y 10 cm de ancho. Las muestras se guardaron en bolsas de plástico y se mantuvieron en hielo para su transporte al laboratorio donde se congelaron a -20°C hasta su análisis (Howard et al., 2014).

Las muestras de sedimentos se analizaron para determinar: concentración de materia orgánica (Walkley y Black, 1934), textura de sedimento (Lewis y McConchie, 1984), nitrógeno N-NO_2 , N-NO_3^- (Strickland y Parson, 1972), nitrógeno N-NH_4^+ (Solórzano, 1969) y el fósforo soluble P-PO_4^{3-} siguiendo el método de Jackson (1976). Los datos se calcularon basados en peso seco.

Producción de hojarasca

La hojarasca de *A. germinans* fue colectada mensualmente durante un ciclo anual: junio 2018 a mayo 2019, siguiendo los criterios de Moreno-Casasola y Warner (2009). Se utilizaron tres trampas circulares con un diámetro de 52 cm cada una, estas fueron colocadas debajo del dosel a una altura de 1 m-1.5 m (Fig. 1). Las hojas, flores y frutos fueron separadas, secadas hasta peso constante y pesadas con una precisión de $\pm 0.001\ 001\ \text{g}$. La producción de hojarasca fue obtenida por mes, el aporte se estimó para cada estación del año y se expresaron en gramos por metro cuadrado por estación.

Densidad de bacterias heterótrofas aeróbicas

Para el conteo de bacterias se tomaron muestras en tres sitios (Fig. 1), con una separación de aproximadamente 20 m entre cada uno, en cada sitio se recogieron tres núcleos para integrarse en una muestra compuesta (Moriarty y Pollard, 1982). El muestreo se realizó entre las 9 h 00 y las 12 h 00. Las muestras se colectaron con nucleadores de polipropileno de 10 cm de largo, con tapa de rosca. Una vez colectadas las muestras se colocaron en frascos estériles y se mantuvieron en hielo a una temperatura de aproximadamente 4°C para su transporte al laboratorio. Ahí se mantuvieron refrigeradas y se procesaron antes de 24 h (Gonzalez-Acosta et al., 2006).

Se tomaron 10 g de sedimento para su dilución en 90 mL de solución salina búfer de fosfato (PBS por sus siglas en inglés) estéril [$10\ \text{mM K}_2\text{PO}_4\text{-KH}_2\text{PO}_4$, $0.14\ \text{M NaCl}$, pH 7.4] (Bashan et al., 1993), y se mantuvieron en agitación a $180\ \text{min}^{-1}$ (rpm) durante dos h para asegurar su mezcla. Posteriormente se realizaron diluciones seriadas del sobrenadante y se sembraron por la técnica de dispersión en placa en medio de cultivo suplementado con carboximetilcelulosa (CMC) como fuente de carbono [1 litro de PBS, 1.0 g de polipeptona, 0.5 g de Soytone (Bacto®), 0.5 g Proteosa peptona No. 3 (Difco), 0.5 g de extracto de levadura, 0.05 g de citrato férrico, 5 g de CMC y 15 g de agar; pH a 7.6 (Shieh y Simidu, 1986)], se incubaron a $28^\circ\text{C} \pm 2^\circ\text{C}$ por 7 días, se consideraron las placas con 50-500 colonias y se registró el crecimiento en unidades formadoras de colonias por gramo de suelo húmedo (UFC g^{-1}) (Pepper et al., 2015). También se estimó la humedad de cada muestra, para ello se tomó 1 g de sedimento y se secó durante 24 h a 60°C . La humedad se consideró en los cálculos de UFC g de sedimento seco, siguiendo la ecuación de Pepper et al. (2015):

$$\text{UFC g}^{-1} \text{ suelo seco} = \text{UFC g}^{-1} \text{ suelo húmedo} * (1 / \text{peso seco}) \quad (1)$$

El medio de cultivo utilizado no se suplementó con agua de mar como proponen Shieh y Simidu, (1986), debido a que puede contener trazas de celulosa y, por lo tanto, podría interferir con la actividad que se mide en este estu-



dio. En cambio se suplementó con solución PBS [NaCl 8.06 g; KCl 0.22 g; Na₂HPO₄ 1.15 g; KH₂PO₄ 0.20 g; 1 L agua destilada] y aunque esta podría afectar en la velocidad de crecimiento (Holm y Sherman, 1921; Sherman et al., 1922; Sherman y Holm, 1922), su efecto se manifestaría uniformemente en los resultados.

Posterior a la incubación, los cultivos se inundaron con una solución de rojo Congo (1 g L⁻¹) por 15 min, posteriormente se retiró el colorante y se inundó con una solución de NaCl (1 mol L⁻¹) por 15 min. Enseguida se retiró la solución y las zonas donde se degradó la CMC se revelaron en el cultivo (Suyama et al., 1993). El porcentaje de actividad se realizó tomando en cuenta el tamaño de la placa y el área de actividad revelada dentro de la caja de Petri, considerando el área de la caja como 100%.

$$\% \text{ actividad} = (\text{área de actividad} / \text{área de caja Petri}) * 100 \quad (2)$$

Análisis estadístico

La densidad de bacterias se expresó en unidades formadoras de colonias por gramo de suelo seco (UFC g⁻¹) y se normalizó aplicando logaritmo base 10 (log UFC g⁻¹). Para determinar la existencia de diferencias estadísticas de las densidades de bacterias entre estaciones del año, se realizó un análisis de varianza y prueba de Tukey con una significancia $p < 0.05$, después de haber cumplido con los supuestos de homogeneidad de varianza (prueba de Shapiro-Wilk) y homocedasticidad (prueba de Bartlett) (McKight y Najab, 2010). Se utilizó un análisis multivariado de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) sobre datos transformados ($\log x + 1$) y estandarizados para determinar si las variables en sedimentos (ortofosfato, amonio, materia orgánica), en agua (nitrito, nitrato, amonio, ortofosfato, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto), producción de hojarasca y las densidades bacterianas eran similares durante las cuatro estaciones del ciclo anual. Los análisis se realizaron con el software estadístico PRIMER 6 (Primer-E, Ivybridge, UK).

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) sobre bases de datos de las variables de sedimentos (ortofosfato, amonio, materia orgánica), agua (nitrito, nitrato, amonio, ortofosfato, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto), y producción de hojarasca para determinar las variables con mayor influencia en el comportamiento estacional. Los análisis de PCA se realizaron con el software R Studio.

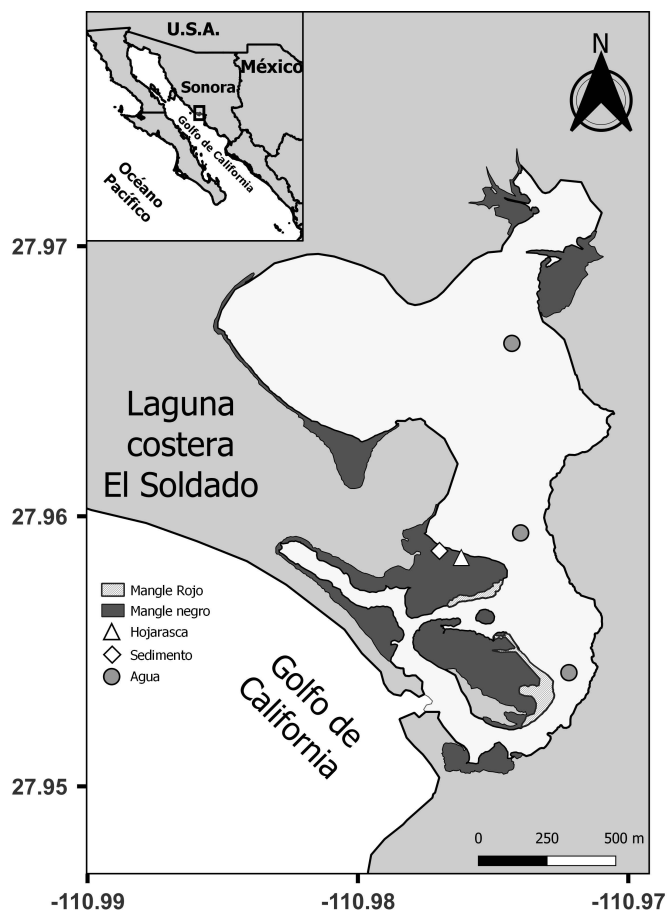


FIGURA 1. Área de estudio mostrando la cobertura de mangle negro *Avicennia germinans* y los sitios de muestreo de hojarasca, agua y sedimentos.

En agua se registraron parámetros fisicoquímicos y se determinaron nutrientes inorgánicos disueltos. En sedimentos se determinaron textura, materia orgánica, nutrientes y densidad bacteriana heterótrofa.

RESULTADOS

Variables del agua

La temperatura del agua tuvo valores más altos en verano ($30.9\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.1\text{ }^{\circ}\text{C}$) y más bajos en invierno ($17.5\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.3\text{ }^{\circ}\text{C}$). Las estaciones de primavera y verano tuvieron diferencias significativas con otoño e invierno ($p < 0.05$). La salinidad fue significativamente más alta ($p < 0.05$) en primavera ($37.5\text{ UPS} \pm 0.1\text{ UPS}$) y más baja en verano ($35.5\text{ UPS} \pm 0.2\text{ UPS}$). El oxígeno disuelto fue significativamente más alto ($p < 0.05$) en otoño con $8.8\text{ mg L}^{-1} \pm 0.6\text{ mg L}^{-1}$ que el resto de las estaciones del año cuyos valores tuvieron escasa variación ($6\text{ mg L}^{-1} - 6.6\text{ mg L}^{-1}$). El pH del agua tuvo valores significativamente ($p < 0.05$) más altos en invierno (8.3 ± 0.0) y más bajos en otoño (7.9 ± 0.0) (Tabla 1).

La concentración promedio de nitritos y nitratos no presentaron variaciones significativas en las estaciones de invierno, primavera y verano, estas fueron de $0.01\text{ }\mu\text{M}$ a $0.02\text{ }\mu\text{M}$ para N-NO_2^- y $0\text{ }\mu\text{M}$ a $0.64\text{ }\mu\text{M}$ para N-NO_3^- . Ambas especies presentaron un incremento significativo en otoño $0.26\text{ }\mu\text{M} \pm 0.02\text{ }\mu\text{M}$ N-NO_2^- y $4.58\text{ }\mu\text{M} \pm 0.87\text{ }\mu\text{M}$ N-NO_3^- . Las concentraciones de amonio fueron más altas en verano ($1.70\text{ }\mu\text{M} \pm 0.02\text{ }\mu\text{M}$ N-NH_4^+) en comparación con las concentraciones observadas en invierno ($0.10\text{ }\mu\text{M} \pm 0.08\text{ }\mu\text{M}$ N-NH_4^+) y otoño ($0.86\text{ }\mu\text{M} \pm 0.15\text{ }\mu\text{M}$ N-NH_4^+). El fósforo soluble tuvo concentraciones más altas en otoño ($1.51\text{ }\mu\text{M} \pm 0.06\text{ }\mu\text{M}$) y más bajas en invierno ($0.2\text{ }\mu\text{M} \pm 0.12\text{ }\mu\text{M}$) (Tabla 1).

Tabla 1. Variables ambientales en agua y sedimentos durante un ciclo anual en la laguna costera El Soldado.

		<i>Invierno</i>		<i>Primavera</i>		<i>Verano</i>		<i>Otoño</i>	
Parámetros físicoquímicos en columna de agua	Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	17.53 ± 0.30	^b	30.53 ± 0.06	^a	30.93 ± 0.18	^a	18.26 ± 0.78	^b
	Salinidad (UPS)	37.35 ± 0.01	^a	37.49 ± 0.06	^a	35.51 ± 0.16	^c	35.76 ± 0.04	^b
	Oxígeno Disuelto (mg L^{-1})	6.65 ± 0.04	^b	6.29 ± 0.05	^b	6.03 ± 0.48	^b	8.77 ± 0.59	^a
	pH	8.33 ± 0.00	^a	8.26 ± 0.03	^b	7.86 ± 0.02	^c	7.91 ± 0.03	^c
Nutrientes inorgánicos en columna de agua	NO_2^- (μmol)	0.05 ± 0.01	^b	0.09 ± 0.03	^b	0.08 ± 0.05	^b	0.26 ± 0.02	^a
	NO_3^- (μmol)	0.64 ± 0.20	^b	0.00 ± 0.00	^b	0.16 ± 0.20	^b	4.58 ± 0.87	^a
	NH_4^+ (μmol)	0.10 ± 0.08	^b	1.44 ± 0.88	^a	1.70 ± 0.02	^a	0.86 ± 0.15	^{ab}
		0.79 ± 0.18	^b	1.53 ± 0.90	^b	1.95 ± 0.18	^b	5.71 ± 0.87	^a
	NID								
Nutrientes y materia orgánica en sedimentos	PO_4^{3-} (μmol)	0.20 ± 0.12	^b	1.27 ± 0.30	^a	0.62 ± 0.11	^b	1.51 ± 0.06	^a
	PO_4^{3-} (g Kg^{-1})	0.70 ± 0.46	^a	1.50 ± 0.25	^a	1.00 ± 0.10	^a	1.40 ± 0.69	^a
	NH_4^+ (g Kg^{-1})	2.20 ± 0.69	^b	1.30 ± 0.36	^b	9.67 ± 1.01	^a	9.50 ± 1.15	^a
	MO (%)	1.50 ± 0.20	^b	4.90 ± 1.37	^a	3.03 ± 0.71	^{ab}	2.70 ± 0.52	^b

Nota: NID=nitrógeno inorgánico disuelto ($\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$); MO=Materia orgánica. Los superíndices representan diferencias significativas ($P < 0.05$).



Variables en sedimentos

No fueron detectables concentraciones de nitritos y nitratos. Las concentraciones de amonio N- NH_4^+ fueron más bajas en primavera ($1.30 \text{ g kg}^{-1} \pm 0.36 \text{ g kg}^{-1}$) y más altas en verano ($9.67 \text{ g kg}^{-1} \pm 1.01 \text{ g kg}^{-1}$) (Tabla 1). Las concentraciones de PO_4^{3-} fueron más altas en verano ($1 \text{ g kg}^{-1} \pm 0.25 \text{ g kg}^{-1}$) y más bajas en invierno ($0.70 \text{ g kg}^{-1} \pm 0.46 \text{ g kg}^{-1}$) (Tabla 1). La concentración de materia orgánica fue mayor en primavera ($4.9 \text{ g kg}^{-1} \pm 1.4\%$) y más baja en otoño ($4.0\% \pm 0.1\%$) (Fig. 2a). El tamaño de partícula resultó en un alto porcentaje de grava entre 38.8% a 43.8% en las tres réplicas, seguido de arena con un intervalo de 34.3% a 37.9% y, por último, el porcentaje de limo varió entre 12.7% y 16.8%, no se detectaron arcillas (Tabla 2).

Tabla 2. Grupos texturales de sedimentos en tres sitios de mangle negro (*Avicennia germinans*).

Sitio	Arena gruesa (%)	Arena (%)	Limo (%)
1	38.8	34.3	16.8
2	43.8	35.8	13.5
3	43.0	37.9	12.7

Producción de hojarasca

La hojarasca se presenta como el total de hojas, flores y fruto colectadas y pesadas. La aportación de hojarasca fue significativamente ($P < 0.05$) mayor en verano (8.5 g m^{-2}), y menor en invierno (1.6 g m^{-2}) (Fig. 2b).

Variación estacional de la densidad de bacterias heterótrofas

Las mayores densidades de bacterias heterótrofas se observaron en primavera $9.7 \times 10^4 \text{ UFC g}^{-1}$ ($4.99 \log \text{ UFC g}^{-1} \pm 0.09 \log \text{ UFC g}^{-1}$) y verano $9.7 \times 10^4 \text{ UFC g}^{-1}$ ($4.99 \log \text{ UFC g}^{-1} \pm 0.09 \log \text{ UFC g}^{-1}$), sin diferencias significativas entre ambas estaciones. Las menores densidades se observaron en otoño $9.5 \times 10^3 \text{ UFC g}^{-1}$ ($3.98 \log \text{ UFC} \pm 0.13 \log \text{ UFC}$) e invierno $1.02 \times 10^4 \text{ UFC g}^{-1}$ ($4.01 \log \text{ UFC g}^{-1} \pm 0.27 \log \text{ UFC g}^{-1}$) (Fig. 3a). La actividad celulolítica fue mayor en

verano ($94\% \pm 0.5\%$) y menor en invierno ($11\% \pm 0.1\%$) (Fig. 3b).

El análisis multivariado (nMDS), integrando agua, sedimento, producción de hojarasca y densidades bacterianas mostró condiciones que caracterizaron cada estación del año (Fig 4). El análisis de componentes principales (ACP) mostró que el componente 1 explicó 46% y el componente 2 explicó 26% de la varianza de los datos. Con la mayor contribución de NH_4^+ en agua y sedimento, temperatura del agua, materia orgánica en sedimentos y producción de hojarasca (Fig. 5).

DISCUSIÓN

La densidad y actividad celulolítica de bacterias heterótrofas en sedimentos de *Avicennia germinans* en la laguna costera de región árida y de condiciones prístinas, tuvieron cambios estacionales con valores más altos en primavera y verano, y más bajos en otoño e invierno. La densidad de bacterias heterótrofas observadas $1 \times 10^4 \text{ UFC g}^{-1}$ a 10^5 UFC g^{-1} ($4 \log \text{ UFC g}^{-1}$ – $5 \log \text{ UFC g}^{-1}$) en los sedimentos de mangle negro en la laguna El Soldado, fueron menores a las registradas $1 \times 10^6 \text{ UFC g}^{-1}$ a $1 \times 10^8 \text{ UFC g}^{-1}$ ($6 \log \text{ UFC g}^{-1}$ – $8 \log \text{ UFC g}^{-1}$) por Gonzalez-Acosta et al. (2006) en otro sistema de mangle negro de región semiárida en el suroeste del Golfo de California. Estas diferencias son menores y están asociadas a las características particulares de cada sistema de manglar, principalmente la presencia de arcillas (Alongi, 2005), los resultados obtenidos en esta investigación mostraron ausencia de arcilla, a diferencia de las observaciones de Gonzalez-Acosta et al. (2006), donde esta fue un factor clave para explicar la densidad de bacterias. Otra consideración importante fue el medio utilizado en el presente estudio, debido a que la salinidad se compensó con PBS y se tiene conocimiento de que la variación en la concentración de sales puede afectar la velocidad de crecimiento de las bacterias (Holm y Sherman, 1921; Sherman et al., 1922; Sherman y Holm, 1922). Otros factores importantes corresponden al intervalo anual de la temperatura del agua y al aporte de hojarasca (Alongi, 2005). Por otro lado, en sedimentos de un manglar en estuario influenciado por el monzón del

noreste en India, la textura se caracterizó por mayor porcentaje de arena y menor porcentaje de arcilla, la densidad de bacterias obtenidas fue de 4 log UFC g⁻¹ (Saravanaku-

mar et al., 2016) y esto coincide con lo observado en el presente trabajo.

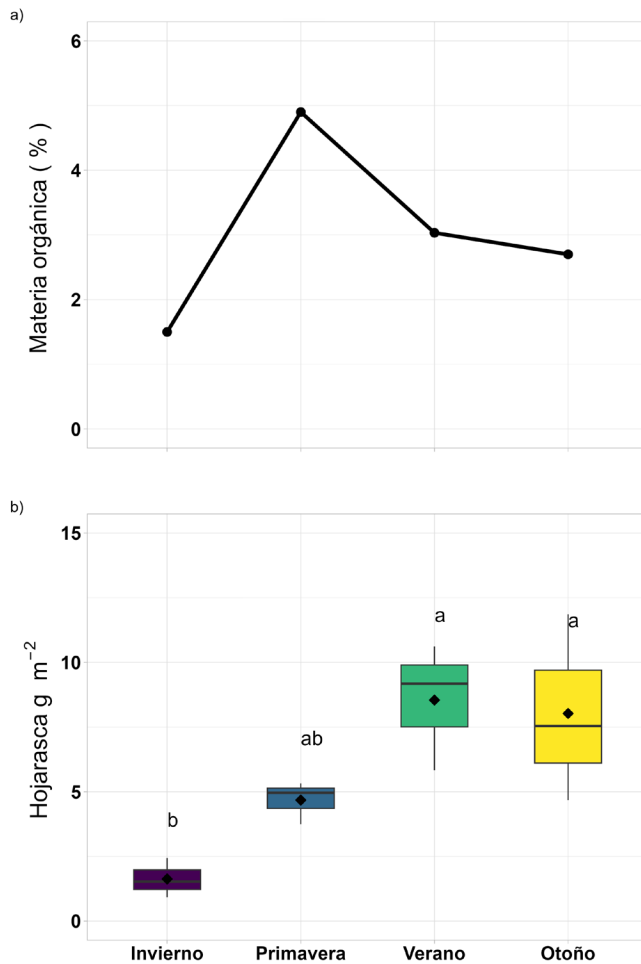


FIGURA 2. Comportamiento estacional del contenido de materia orgánica en sedimentos (a) y producción estacional de hojarasca de *Avicennia germinans* (b).

En 2b se muestran la mediana, los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año. Las letras representan diferencias estadísticas prueba de Tukey ($P < 0.05$).

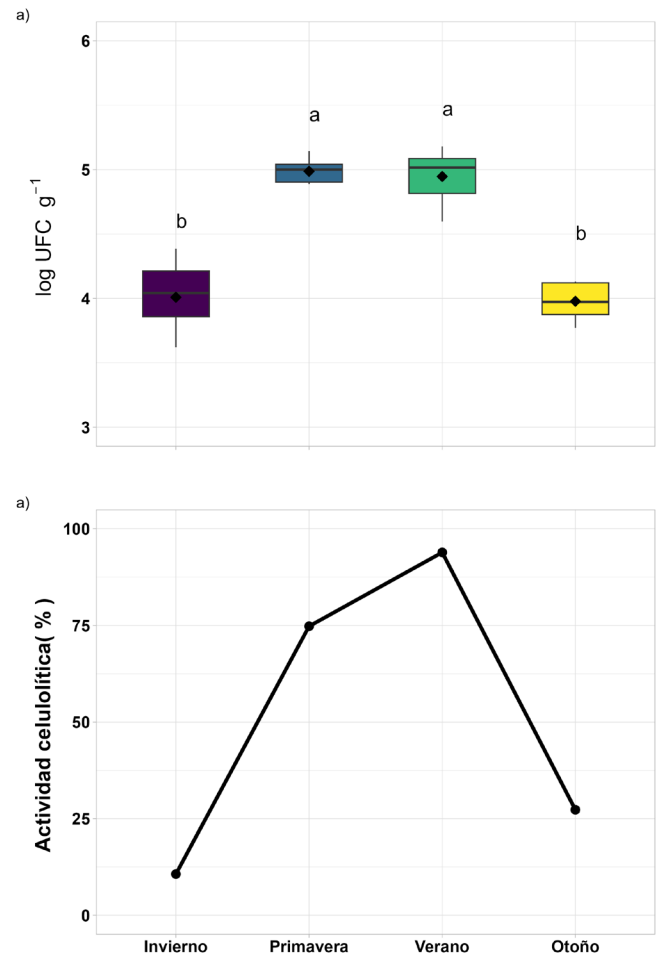


FIGURA 3. Comportamiento estacional de la densidad de bacterias heterótrofas (a) y de la actividad celulolítica en sedimentos de *Avicennia germinans* (b).

En 3a se muestran la mediana, los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año; $n = 9$ réplicas en cada estación. Las letras representan diferencias significativas prueba de Tukey ($P < 0.05$).

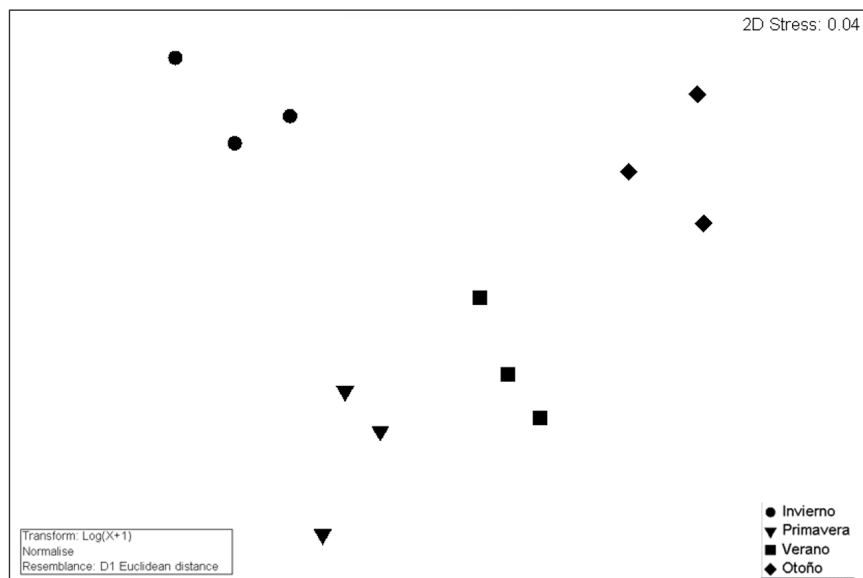


Figura 4. Análisis multivariado de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) del comportamiento estacional del conjunto de variables de sedimentos (ortofosfato, amonio, materia orgánica), agua (nitrito, nitrato, amonio, ortofosfato, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto), producción de hojarasca y densidad de bacterias heterótrofas durante un ciclo anual en un ecosistema de *Avicennia germinans*.

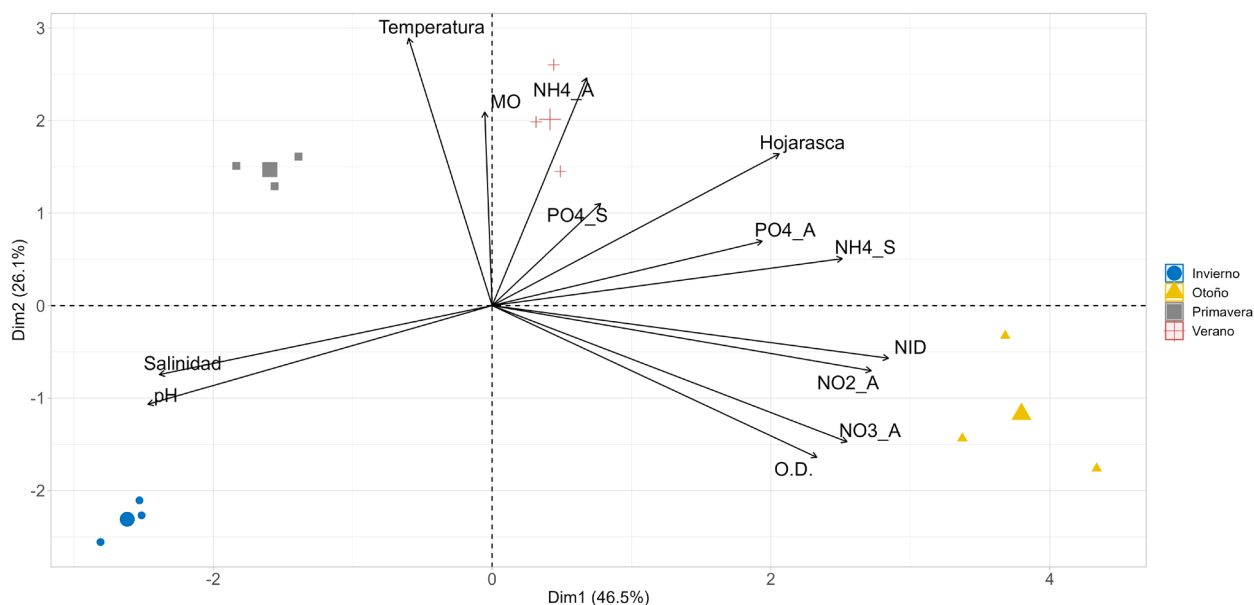


Figura 5. Análisis de componentes principales (ACP) de las variables de sedimentos (ortofosfato, amonio, materia orgánica), agua (nitrito, nitrato, amonio, nitrógeno inorgánico disuelto, ortofosfato, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto) y producción de hojarasca durante un ciclo anual en un ecosistema de *Avicennia germinans*.

Los resultados de los análisis multivariados mostraron los cambios estacionales de las densidades de bacterias y su relación con las variables del agua y sedimentos. El análisis nMDS mostró que cada estación del año tiene condiciones ambientales particulares en agua y sedimento con densidades de bacterias heterótrofas y su actividad celulolítica asociadas. Estos resultados coinciden con lo observado en un sistema de manglar en Sundarban, India, en donde se observaron cambios estacionales con la mayor densidad de bacterias heterótrofas y degradadoras de celulosa asociados, en este caso, a la influencia del monzón (Das y Mandal, 2022). Asimismo, el ACP mostró que la temperatura del agua, la materia orgánica en sedimentos y la producción de hojarasca, así como la presencia de NH_4^+ en agua y sedimento, son factores clave que sugieren explicar las densidades bacterianas, considerando que Das y Mandal (2022) observaron una relación positiva entre la densidad de bacterias heterótrofas, la temperatura y la materia orgánica del sedimento.

La temperatura del agua influye en la dinámica y en la composición de las comunidades bacterianas (Hicks et al., 2018) y, en la laguna El Soldado, el intervalo de la temperatura del agua fue de 14 °C entre verano (31 °C) e invierno (17 °C) y sugiere ser un factor clave en la dinámica estacional de bacterias en sedimentos de manglar con mayor densidad en verano y menor en invierno.

La materia orgánica en el sedimento es otro factor que explica el comportamiento estacional de las densidades bacterianas. La mayor cantidad de materia orgánica se observó en primavera, cuando ocurre un incremento de temperatura del agua y de aporte de hojarasca del manglar con respecto al invierno, y con ello ocurre un incremento de la densidad de bacterias y de la actividad celulítica. Gonnee et al. (2004) encontraron en tres sistemas de lagunas tropicales que el manglar aportó 60% de la materia orgánica en el sedimento. En la laguna El Soldado, la cobertura de manglar (~33 ha) sugiere ser la principal fuente de materia orgánica, y se ha estimado que 47% de la hojarasca de *A. germinans* se degrada en 35 días (Guereca-Hernández, 1994); esto explica el incremento de densidad de bacterias y de la actividad degrada-

dora de celulosa en primavera, y que, en verano, con mayor temperatura del agua y mayor aporte de hojarasca, la densidad de bacterias, junto con actividad celulolítica, tuvieron los valores más altos en el ciclo anual. Las hojas de los mangles están compuestas principalmente de componentes lignocelulósicos que pueden ser degradados únicamente por microorganismos (Alongi et al., 1989). En el caso de la laguna El Soldado, la actividad celulolítica se magnifica en primavera y verano con temperatura del agua ~ 30 °C, aunque en otoño el aporte de hojarasca es mayor que en primavera, la temperatura del agua es < 25 °C y esto parece influir en el descenso de la densidad y actividad celulolítica de las bacterias, hasta mostrar los valores más bajos en invierno.

En los sedimentos, la dinámica estacional de nutrientes mostró que el nitrógeno se observó en forma de amonio y sus concentraciones fueron mayores en verano y otoño en cinco órdenes de magnitud con respecto a invierno y primavera. Esto es explicado por la mayor aportación de hojarasca en verano y otoño, considerando que la concentración de nitrógeno en hojarasca de mangle en proceso de descomposición se incrementa con el tiempo. Ramos e Silva et al. (2007) observaron mayores tasas de transferencia de N y P de hojarasca de mangle al sedimento en los meses con mayor producción de hojarasca. También, nuestros resultados se explican con las observaciones de Van Der Valk y Attiwill (1984), donde la concentración de nitrógeno en hojas de *Avicennia marina* en proceso de descomposición se incrementó 70% después de 21 días. Si bien la producción de amonio es llevada a cabo por procesos microbianos, también participan hongos mediante mineralización de los complejos taninos-proteína (Kanerva et al., 2006; Maie et al., 2008), de tal forma que, las altas concentraciones de amonio en sedimentos observadas en otoño se pueden atribuir a la participación tanto de hongos como de bacterias. El hecho de no haber detectado nitritos y nitratos en sedimento, se atribuye a observaciones que indican competencia entre las bacterias y las plantas por el nitrógeno disponible en el ecosistema y probablemente el NO_3^- , es convertido a NH_4^+ para, posteriormente, ser asimilado por bacterias y plan-



tas, conservando así al nitrógeno dentro del ecosistema (Rivera-Monroy y Twilley, 1996)

En el presente estudio, la mayor densidad de bacterias en los sedimentos de manglar fue observada en verano y, de acuerdo con Medina-Galván et al. (2021), es cuando en esta laguna predomina el proceso de desnitrificación ($-0.45 \text{ mmol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), propiciado por las condiciones que prevalecen de alta temperatura del agua ($\sim 30^\circ\text{C}$) y menor concentración de oxígeno disuelto ($\sim 4 \text{ mg L}^{-1}$). Sobre esto, se ha aportado evidencia acerca de que la pérdida de nitrógeno por desnitrificación en sedimento de manglar fue de 55% debido a la gran disponibilidad de glucosa encontrada que propicia el crecimiento de microorganismos desnitrificantes (Chiu et al., 2004). En ese sentido, Gilmartin y Revelante (1978) observaron que, durante el verano, en estas lagunas de la costa este del Golfo de California, el reciclaje interno puede ser una fuente importante de nutrientes en el ecosistema de manglar, y esto sugiere que la actividad microbiana debe estar relacionada con procesos de mineralización de la materia orgánica.

La mayor fijación de nitrógeno por bacterias heterótrofas en la zona costera se ha observado en ambientes donde existe acumulación de materia orgánica biodegradable como marismas y manglares (Alongi, 2005). En la laguna El Soldado, la fijación de N_2 predominó sobre la desnitrificación en primavera, otoño e invierno y fue dos veces mayor en invierno ($1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) que en primavera y otoño ($\sim 0.5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) (Medina-Galván et al., 2021). La fijación de nitrógeno de lagunas costeras se realiza por una variedad de bacterias autótrofas y heterótrofas (Howarth et al., 1988), cianobacterias y organismos planctónicos (Capone y Carpenter, 1982; Zehr, 2011). Los resultados obtenidos sugieren que el aporte de hojarasca de manglar a través del año representa la principal fuente de energía que es utilizada por las bacterias en sedimentos de manglar para fijar nitrógeno.

También debe considerarse que las bacterias celulolíticas son uno de los tipos de bacterias esenciales que suelen encontrarse en el suelo de los manglares y que aportan fuentes de carbono para mejorar la fertilidad del suelo (Dewiyanti et al., 2024). Esto implica que la actividad

celulolítica por microorganismos en sedimentos de manglar es relevante (Danovaro, 1996; Haldar y Nazareth, 2018; Loría-Naranjo et al., 2019); sin embargo, existen vacíos en el conocimiento sobre esta actividad en sistemas costeros en el Golfo de California. Los manglares en el Área Natural Protegida Estero El Soldado mantienen condiciones saludables (Torres et al., 2022), y de acuerdo con Dewiyanti et al., (2024), las características de un medio edáfico adecuado en estas áreas favorecen fuertemente la vida y la diversidad de las bacterias celulolíticas.

Estudios futuros de aislamiento de grupos bacterianos, además de abordar procesos biológicos como la fijación de nitrógeno atmosférico, desnitrificación y solubilización de fosfato inorgánico, deben también dirigirse a generar conocimiento acerca de la degradación de celulosa y otros compuestos recalcitrantes de importancia en el ciclo del carbono.

CONCLUSIONES

Los cambios estacionales de bacterias heterótrofas en sedimentos de mangle negro *Avicennia germinans* en la laguna costera de región árida y de condiciones prístinas exhibieron un patrón estacional con valores más altos de densidades y actividad celulolítica en primavera ($4.9 \text{ log UFC g}^{-1}$; 75%) y verano ($4.9 \text{ log UFC g}^{-1}$; 94%), y valores más bajos en otoño ($3.9 \text{ log UFC g}^{-1}$; 27%) e invierno ($3.9 \text{ log UFC g}^{-1}$; 11%), sugiriendo que la temperatura del agua, la materia orgánica en sedimentos y la producción de hojarasca, así como el NH_4^+ en agua y sedimento son factores clave.

El aporte de hojarasca del manglar sugiere que es la fuente principal de materia y energía para las bacterias, quienes, al iniciar con la actividad celulolítica, resultan fundamentales en el reciclaje de nutrientes del ecosistema y aportan fuentes de carbono para mejorar la fertilidad del suelo.

Estas observaciones de las densidades y actividad celulolítica de bacterias en sedimentos de mangle negro de región árida, resultan de interés porque aportan evidencia que caracteriza el comportamiento estacional a la actividad bacteriana y su papel en el funcionamiento del ecosistema a través del año, particularmente en el reciclaje de nutrientes en el ecosistema.

RECONOCIMIENTOS

Christian Silva agradece al Conahcyt la beca otorgada No. 319146 para realizar estudios de doctorado. María del Refugio López-Tapia realizó los análisis del agua en el laboratorio de calidad del agua del CIBNOR, S.C.; Manuel Trasviña y Myriam Hernández realizaron los análisis de sedimentos en el laboratorio de Edafología del CIBNOR, S.C. El Laboratorio de Biotecnología del Recurso Microbiano del ITSON otorgó el apoyo para el procesamiento de los análisis microbianos; el laboratorio de Ecometeorología del ITSON brindó apoyo logístico para los muestreos y procesamiento de muestras. Heira Luz Luque Apodaca apoyó en el trabajo campo. Este estudio recibió financiamiento del proyecto Ecología y Manejo de Ecosistemas Costeros PPAC-UG-01 del CIBNOR.

REFERENCIAS

- Ali, H. (2021). Euglenoids in Haqlan Springs and Euphrates River at Hadithah City, Western Iraq. *Biological and Applied Environmental Research*, 5(1), 114–129. <https://doi.org/10.51304/baer.2021.5.1.114>
- Alongi, D. M. (1988). Bacterial productivity and microbial biomass in tropical mangrove sediments. *Microbial Ecology*, 15(1), 59–79. <https://doi.org/10.1007/BF02012952>
- Alongi, D. M. (2005). Mangrove-Microbe-Soil Relations. En E. Kristensen, R. R. Haese, & J. E. Kostka (Eds.), *Interactions Between Macro- and Microorganisms in Marine Sediments* (pp. 85–103). American Geophysical Union. <https://doi.org/10.1029/CE060p0085>
- Alongi, D. M. (2018). Impact of global change on nutrient dynamics in Mangrove Forests. *Forests*, 9(10), 1–13. <https://doi.org/10.3390/f9100596>
- Alongi, D. M., Boto, K., & Tirendi, F. (1989). Effect of exported mangrove litter on bacterial productivity and dissolved organic carbon fluxes in adjacent tropical nearshore sediments. *Marine Ecology Progress Series*, 56, 133–144. <https://doi.org/10.3354/meps056133>
- Arreola-Lizárraga, J. A., Flores-Verdugo, F. J., & Ortega-Rubio, A. (2004). Structure and litterfall of an arid mangrove stand on the Gulf of California, Mexico. *Aquatic Botany*, 79(2), 137–143. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2004.01.012>
- Ávila-García, A., Arreola Lizárraga, J. A., Barraza-Guardado, R. H., Brito-Castillo, L., & Alcántara-Razo, E. (2023). Dinámica del oxígeno disuelto en el agua del estero El Soldado: un sistema prístino semi-árido subtropical. *Áreas Naturales Protegidas Scripta*, 9(3), 49–59. <https://doi.org/10.18242/anpscripta.2023.09.09.03.0004>
- Bashan, Y., Holguin, G., & Lifshitz, R. (1993). Isolation and Characterization of Plant Growth-Promoting Rhizobacteria. En B. Glick (Ed.), *Methods in plant molecular biology and biotechnology* (1a ed., pp. 331–345). CRC press.
- Behera, P., Mahapatra, S., Mohapatra, M., Kim, J. Y., Adhya, T. K., Raina, V., Suar, M., Pattnaik, A. K., & Rastogi, G. (2017). Salinity and macrophyte drive the biogeography of the sedimentary bacterial communities in a brackish water tropical coastal lagoon. *Science of the Total Environment*, 595, 472–485. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.03.271>
- Bouillon, S., Borges, A. V., Castañeda-Moya, E., Diele, K., Dittmar, T., Duke, N. C., Kristensen, E., Lee, S. Y., Marchand, C., Middelburg, J. J., Rivera-Monroy, V. H., Smith, T. J., & Twilley, R. R. (2008). Mangrove production and carbon sinks: A revision of global budget estimates. *Global Biogeochemical Cycles*, 22(2), 1–12. <https://doi.org/10.1029/2007GB003052>
- Capdeville, C., Pommier, T., Gervais, J., Fromard, F., Rols, J. L., & Leflaive, J. (2019). Mangrove facies drives resistance and resilience of sediment microbes exposed to anthropic disturbance. *Frontiers in Microbiology*, 9, 337. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.03337>
- Capone, D. G., & Carpenter, E. J. (1982). Nitrogen Fixation in the Marine Environment. *Science*, 217(4565), 1140–1142. <https://doi.org/10.1126/science.217.4565.1140>
- Ceccon, D. M., Faoro, H., Lana, P. C., Souza, E. M., & Pedrosa, F. O. (2019). Metataxonomic and metagenomic analysis of mangrove microbiomes reveals community patterns driven by salinity and pH gradients in Paranaguá Bay, Brazil. *Science of the Total Environment*, 694, 133609. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.133609>



- Chen, Q., Zhao, Q., Li, J., Jian, S., & Ren, H. (2016). Mangrove succession enriches the sediment microbial community in South China. *Scientific Reports*, 6(1), 27468. <https://doi.org/10.1038/srep27468>
- Chiu, C. Y., Lee, S. C., Chen, T. H., & Tian, G. (2004). Denitrification associated N loss in mangrove soil. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 69(3), 185–189. <https://doi.org/10.1023/B:FRES.0000035170.46218.92>
- Danovaro, R. (1996). Detritus-bacteria-meiofauna interactions in a seagrass bed (*Posidonia oceanica*) of the NW mediterranean. *Marine Biology*, 127(1), 1–13. <https://doi.org/10.1007/BF00993638>
- Das, N., & Mandal, S. (2022). Microbial populations regulate greenhouse gas emissions in Sundarban mangrove ecosystem, India. *Acta Ecologica Sinica*, 42(6), 641–652. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2021.07.011>
- Dewiyanti, I., Darmawi, D., Muchlisin, Z. A., & Helmi, T. Z. (2024). Analyzing cellulolytic bacteria diversity in mangrove ecosystem soil using 16 svedberg ribosomal ribonucleic acid gene. *Global Journal of Environmental Science and Management*, 10(1), 51–68. <https://doi.org/10.22034/gjesm.2024.01.05>
- Erazo, N. G., & Bowman, J. S. (2021). Sensitivity of the mangrove-estuarine microbial community to aquaculture effluent. *iScience*, 24(3), 102204. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2021.102204>
- Filloux, J. H. (1973). Tidal Patterns and Energy Balance in the Gulf of California. *Nature*, 243(5404), 217–221. <https://doi.org/10.1038/243217a0>
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Universidad Nacional Autónoma de México. <http://www.librosoa.unam.mx/handle/123456789/1372>
- García-Martínez, Y., Heredia Abarca, G., Guzmán-Guillermo, J., Valenzuela, R., & Raymundo, T. (2021). Hongos asociados al mangle rojo *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) en la Reserva de la Biosfera Isla Cozumel, Quintana Roo, México. *Acta Botanica Mexicana*, (128), e1792. <https://dx.doi.org/10.21829/abm128.2021.1792>
- Gilmartin, M., & Revelante, N. (1978). The phytoplankton characteristics of the barrier island lagoons of the Gulf of California. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 7(1), 29–47. [https://doi.org/10.1016/0302-3524\(78\)90055-5](https://doi.org/10.1016/0302-3524(78)90055-5)
- Gladstone-Gallagher, R. V., Lundquist, C. J., & Pilditch, C. A. (2014). Mangrove (*Avicennia marina* subsp. *australasica*) litter production and decomposition in a temperate estuary. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 48(1), 24–37. <https://doi.org/10.1080/00288330.2013.827124>
- Gobierno del Estado de Sonora (2006). *Declaratoria que se establezca como área natural protegida bajo categoría zona sujeta a conservación ecológica donde se encuentra el Estero el Soldado y áreas aledañas*. Boletín Oficial del Gobierno del Estado de Sonora.
- Gonneea, M. E., Paytan, A., & Herrera-Silveira, J. A. (2004). Tracing organic matter sources and carbon burial in mangrove sediments over the past 160 years. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61(2), 211–227. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.04.015>
- Gonzalez-Acosta, B., Bashan, Y., Hernandez-Saavedra, N. Y., Ascencio, F., & De La Cruz-Agüero, G. (2006). Seasonal seawater temperature as the major determinant for populations of culturable bacteria in the sediments of an intact mangrove in an arid region. *FEMS Microbiology Ecology*, 55(2), 311–321. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2005.00019.x>
- Guereca-Hernández, L. P. (1994). *Contribuciones para la caracterización ecológica del estero del soldado, Guaymas, Sonora, México* [Tesis de maestría, Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey].
- Haldar, S., & Nazareth, S. W. (2018). Taxonomic diversity of bacteria from mangrove sediments of Goa: metagenomic and functional analysis. 3 *Biotech*, 8(10), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s13205-018-1441-6>
- Hicks, N., Liu, X., Gregory, R., Kenny, J., Lucaci, A., Lenzi, L., Paterson, D. M., & Duncan, K. R. (2018). Temperature driven changes in benthic bacterial diversity influences biogeochemical cycling in coastal sediments. *Frontiers in Microbiology*, 9, 1730 <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01730>
- Holguin, G., & Bashan, Y. (2007). La importancia de los manglares y su microbiología para el sostenimiento de las pesquerías costeras. En R. Ferrera-Cerrato, & A. Alarcon (Eds.), *Microbiología agrícola: Hongos, bacterias, micro*

- y macrofauna, control biológico y planta-microorganismo (pp. 239-253). Editorial Trillas.
- Holguin, G., Vazquez, P., & Bashan, Y. (2001). The role of sediment microorganisms in the productivity, conservation, and rehabilitation of mangrove ecosystems: An overview. *Biology and Fertility of Soils*, 33(4), 265–278. <https://doi.org/10.1007/s003740000319>
- Holm, G. E., & Sherman, J. M. (1921). Salt effects in bacterial growth I. Preliminary paper. *Journal of bacteriology*, 6(6), 511–519. <https://doi.org/10.1128/jb.6.6.511-519.1921>
- Howard, J., Hoyt, S., Isensee, K., Pidgeon, E., & Telszewski, M. (2014). *Coastal Blue Carbon. Methods for assessing carbon stocks and emissions factors in mangroves, tidal salt marshes, and seagrass meadows*. Conservation International - Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO - International Union for Conservation of Nature. <http://thebluecarboninitiative.org/manual/>
- Howarth, R. W. (1988). Nutrient Limitation of Net Primary Production in Marine Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19(1), 89–110. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.000513>
- Howarth, R. W., Marino, R., Lane, J., & Cole, J. J. (1988). Nitrogen fixation in freshwater, estuarine, and marine ecosystems. 1. Rates and importance. *Limnology and Oceanography*, 33(4), 669–687. <https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.4part2.0669>
- Jackson, M. L. (1976). *Análisis químico de suelos*. Editorial Omega.
- Kanerva, S., Kitunen, V., Kiikkilä, O., Loponen, J., & Smolander, A. (2006). Response of soil C and N transformations to tannin fractions originating from Scots pine and Norway spruce needles. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(6), 1364–1374. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.10.013>
- Lai, J., Cheah, W., Palaniveloo, K., Suwa, R., & Sharma, S. (2022). A systematic review of the physicochemical and microbial diversity of well-preserved, restored, and disturbed mangrove forests: What is known and what is the way forward? *Forests*, 13(12), 1–23. <https://doi.org/10.3390/f13122160>
- Lewis, D. W., & McConchie, D. (1984). *Practical sedimentology*. Springer Nueva York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-2634-6>
- Liénart, C., Savoye, N., Conan, P., David, V., Barbier, P., Bichon, S., Charlier, K., Costes, L., Derriennic, H., Ferreira, S., Gueux, A., Hubas, C., Maria, E., & Meziane, T. (2020). Relationship between bacterial compartment and particulate organic matter (POM) in coastal systems: An assessment using fatty acids and stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 239, 106720. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106720>
- Loría-Naranjo, M., Sibaja-Cordero, J. A., & Cortés, J. (2019). Mangrove Leaf Litter Decomposition in a Seasonal Tropical Environment. *Journal of Coastal Research*, 35(1), 122–129. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-17-00095.1>
- Maie, N., Pisani, O., & Jaffe, R. (2008). Mangrove tannins in aquatic ecosystems: Their fate and possible influence on dissolved organic carbon and nitrogen cycling. *Limnology and Oceanography*, 53(1), 160–171. <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.1.0160>
- McKnight, P. E. & Najab, J. (2010). Kruskal-Wallis test. En: I. B. Weiner, & W. E. Craighead (Eds.) *The Corsini Encyclopedia of Psychology* (pp. 1-1). John Wiley & Sons, Inc. <https://doi.org/10.1002/9780470479216.corpsy0491>
- Medina-Galván, J., Osuna-Martínez, C. C., Padilla-Arredondo, G., Frías-Espericueta, M. G., Barraza-Guardado, R. H., & Arreola-Lizárraga, J. A. (2021). Comparing the biogeochemical functioning of two arid subtropical coastal lagoons: the effect of wastewater discharges. *Ecosystem Health and Sustainability*, 7(1), 1892532. <https://doi.org/10.1080/20964129.2021.1892532>
- Moreno-Casasola, P., & Warner, B. G. (2009). *Breviario para describir, observar y manejar humedales. Serie Costa Sustentable no 1*. RAMSAR - Instituto de Ecología A.C. - Conanp - US Fish and Wildlife services - US State Department.
- Moriarty, D. J. W., & Pollard, P. C. (1982). Diel variation of bacterial productivity in seagrass (*Zostera capricorni*) beds measured by rate of thymidine incorporation into DNA. *Marine Biology*, 72(2), 165–173. <https://doi.org/10.1007/BF00396917>



- Pepper, I. L., Gerba, C. P., & Gentry, T. J. (2015). Introduction to Environmental Microbiology. En I. L. Pepper, C. P. Gerba, & T. J. Gentry (Eds.), *Environmental Microbiology* (3a ed., pp. 3-8). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394626-3.00001-6>
- Ramos e Silva, C. A., Oliveira, S. R., Rêgo, R. D. P., & Mozeto, A. A. (2007). Dynamics of phosphorus and nitrogen through litter fall and decomposition in a tropical mangrove forest. *Marine Environmental Research*, 64(4), 524–534. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2007.04.007>
- Reis, C. R. G., Nardoto, G. B., & Oliveira, R. S. (2017). Global overview on nitrogen dynamics in mangroves and consequences of increasing nitrogen availability for these systems. *Plant and Soil*, 410(1–2), 1–19. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3123-7>
- Ribeiro, R. A., Rovai, A. S., Twilley, R. R., & Castañeda-Moya, E. (2019). Spatial variability of mangrove primary productivity in the neotropics. *Ecosphere*, 10(8), e02841. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2841>
- Rivera-Monroy, V. H., & Twilley, R. R. (1996). The relative role of denitrification and immobilization in the fate of inorganic nitrogen in mangrove sediments (Terminos Lagoon, Mexico). *Limnology and Oceanography*, 41(2), 284–296. <https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.2.0284>
- Ruble, P. A. (1982). Bacteria and microbial distribution in estuarine sediments. En V. S. Kennedy (Ed.), *Estuarine Comparisons* (pp. 159–182). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-404070-0.50016-8>
- Saravanakumar, K., Anburaj, R., Gomathi, V., & Kathiresan, K. (2016). Ecology of soil microbes in a tropical mangrove forest of south east coast of India. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 8, 73–85. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2016.08.010>
- Sherman, J. M., Holm, G. E., & Albus, W. R. (1922). Salt effects in bacterial growth III. Salt effects in relation to the lag period and velocity of growth. *Journal of bacteriology*, 7(6), 583–588. <https://doi.org/10.1128/jb.7.6.583-588.1922>
- Sherman, J. M., & Holm, G. E. (1922). Salt Effects in bacterial growth II. The growth of bact. coli in relation to H-ion concentration. *Journal of bacteriology*, 7(5), 465–470. <https://doi.org/10.1128/jb.7.5.465-470.1922>
- Shieh, W. Y., & Simidu, U. (1986). Heterotrophic bacteria associated with eelgrass *zostera marina* rhizosphere and their antibacterial activity. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 52(12), 2143–2147. <https://doi.org/10.2331/suisan.52.2143>
- Solórzano, L. (1969). Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnology and Oceanography*, 14(5), 799–801. <https://doi.org/10.4319/lo.1969.14.5.0799>
- Strickland, J. D., & Parson, T. R. (1972). *A practical handbook of seawater analysis* (2a ed., Vol. 167). Fisheries Research Board of Canada.
- Suyama, K., Yamamoto, H., Naganawa, T., Iwata, T., & Komada, H. (1993). A plate count method for aerobic cellulose decomposers in soil by Congo red staining. *Soil Science and Plant Nutrition*, 39(2), 361–365. <https://doi.org/10.1080/00380768.1993.10417008>
- Torres, J. R., Sánchez-Mejía, Z. M., Arreola-Lizárraga, J. A., Galindo-Félix, J. I., Mascareño-Grijalva, J. J., & Rodríguez-Pérez, G. (2022). Environmental factors controlling structure, litter productivity, and phenology of mangroves in arid region of the Gulf of California. *Acta Oecologica*, 117, 103861. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2022.103861>
- Twilley, R. R., Rivera-Monroy, V. H., Rovai, A. S., Castañeda-Moya, E., & Davis, S. (2019). Mangrove biogeochemistry at local to global scales using ecogeomorphic approaches. En G. M. E. Perillo, E. Wolanski, D. R. Cahoon, & C. S. Hopkins (Eds.), *Coastal Wetlands: An Integrated Ecosystem Approach* (2a ed., pp. 717–785). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63893-9.00021-6>
- Valle-Levinson, A., Delgado, J. A., & Atkinson, L. P. (2001). Reversing water exchange patterns at the entrance to a semi-arid coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 53(6), 825–838. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0813>
- Van Der Valk, A. G., & Attiwill, P. M. (1984). Acetylene reduction in an *Avicennia marina* community in Southern Australia. *Australian Journal of Botany*, 32(2), 157–164. <https://doi.org/10.1071/BT9840157>
- Walkley, A., & Black, I. A. (1934). An examination of Degtjareff methods for determining soil organic matter and a

proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*, 37(1), 29–38. <http://dx.doi.org/10.1097/00010694-193401000-00003>

Yang, Z., Song, W., Zhao, Y., Zhou, J., Wang, Z., Luo, Y., Li, Y., & Lin, G. (2018). Differential responses of litter decomposition to regional excessive nitrogen input and global warming between two mangrove species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 214, 141–148. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.09.018>

Zehr, J. P. (2011). Nitrogen fixation by marine cyanobacteria. *Trends in Microbiology*, 19(4), 162–173. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2010.12.004>

Manuscrito recibido el 31 de julio de 2023

Aceptado el 07 de diciembre de 2023

Publicado el 11 de julio de 2024

Este documento se debe citar como:

Silva-Ontiveros, C. A., Villalobos, S. S., Torres, J. R., Martínez-Porchas, M., Piñón-Gimate, A., & Arreola-Lizárraga, J. A. (2024). Comportamiento estacional de bacterias en sedimentos de mangle negro *Avicennia germinans*. *Madera y Bosques*, 30(4), e3042609. <https://doi.org/10.21829/myb.2024.3042609>



Madera y Bosques, por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial-Compartir Igual 4.0 Internacional.