

DIVERSIDAD, COMPOSICIÓN Y FUNCIONALIDAD FÚNGICA DE DOS MANGLARES QUE DIFIEREN EN LOS USOS DEL SUELO

María Camila Rodríguez Vásquez

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia

Correo electrónico: maria.rodriguez.v@correounivalle.edu.co

Neyla Benítez Campo

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia

Correo electrónico: neyla.benitez@correounivalle.edu.co

Andrés Orlando Castillo Giraldo

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia

Correo electrónico: andres.castillo.g@correounivalle.edu.co

Nelson Rivera Franco

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia

Correo electrónico: rivera.nelson@correounivalle.edu.co

RESUMEN

El manglar es un ecosistema intermareal ubicado en las costas tropicales y subtropicales, y tiene una gran importancia a nivel mundial debido a los servicios ecosistémicos que ofrece. El papel que desempeña en el ciclo del carbono es considerado la función más importante, proceso en el que los hongos cumplen un papel fundamental al realizar procesos de degradación de compuestos lignocelulósicos. A pesar de su importancia, en los últimos años se han presentado niveles alarmantes de destrucción de este ecosistema, siendo las perturbaciones antropogénicas las principales causantes de esta pérdida. Con el propósito de conocer la diversidad, composición y función de las comunidades fúngicas de dos manglares del pacífico colombiano que difieren en el uso del suelo, se realizó un análisis bioinformático de datos resultantes de la secuenciación de la región ITS2 del ADN ribosómico, provenientes de seis muestras de sedimento superficial de los manglares de Islalba y Punta Soldado. Los resultados mostraron que en ambos manglares el phylum más abundante fue Ascomycota seguido de Basidiomycota. El análisis funcional mostró que los hongos están llevando a cabo la degradación de compuestos lignocelulósicos en ambos manglares, corroborando su importante rol ecológico en la degradación de estos. En las categorías tróficas los saprótrofos fueron el gremio con mayor abundancia, lo que sugiere un papel relevante de los hongos en el ciclo de la materia orgánica, adicionalmente, se encontró la presencia de patótrofos únicamente en Islalba, lo que podría indicar la influencia de actividades antrópicas.

Palabras clave: carbono, categorías tróficas, intervención antropogénica, lignocelulosa, rutas metabólicas, metagenómica.

ABSTRACT

Mangroves are intertidal ecosystems located in tropical and subtropical coasts. Due to their ecosystem services they have world importance. Mangroves play a key role in the carbon cycle, in which, fungi have a mayor function in the degradation processes of lignocellulosic compounds. Despite its importance, in the last few years, high levels of destruction of this ecosystem have been observe; Being anthropogenic perturbations the main cause. The purpose of this study was to determine the diversity, composition and function, of fungi communities in two mangroves of the Colombian pacific coast, that have different use of soil. A bioinformatic analysis was made, using metagenomic data of six results of ribosomal DNA sequencing region ITS2, from samples of superficial sediments of the mangrove of Islalba and Punta Soldado. Results showed that in both mangroves, the most abundant phylum was Ascomycota follow by Basidiomycota. The functional analysis prove that the fungi are making the degradation of lignocellulosic compounds in both mangroves, confirming their important ecological role in the degradation process. In the trophic categories the saprotrophs guild was the most abundant, suggesting a significant role of fungi in the cycle of organic matter. Additionally, presence of pathotrophs were only found in Islalba, possibly indicating the influence of anthropic activities.

Key words: anthropogenic intervention, carbon, lignocellulose, metabolic routes, metagenomics, trophic categories.

INTRODUCCIÓN

El manglar es un ecosistema intermareal que cubre el 0,5% del área costera global y entre el 60-70% de las costas tropicales y subtropicales (Donato *et al.*, 2011; Andreote *et al.*, 2012; Alongi, 2014); está conformado por plantas que viven entre ecosistemas terrestres y marinos, bacterias, hongos y otros organismos con la capacidad de vivir en este entorno con alta salinidad, vientos y mareas fuertes (Kathiresan, 2001). Colombia ocupa el décimo lugar del mundo por la extensión de sus manglares, con un 30% del área total en el atlántico y un 70% en el pacífico (Cantera, 1997).

Este ecosistema ofrece diversos servicios ecosistémicos y cumple con funciones importantes a nivel mundial, por ejemplo, protege la costa durante eventos climáticos extremos y mejora la calidad del agua (Kathiresan, 2012; Hochard *et al.*, 2019; Liao *et al.*, 2019). Otra función considerada de las más importantes, es el papel que desempeñan en el ciclo del carbono. Los manglares almacenan grandes cantidades de carbono, alrededor del 75-90% lo almacenan como grandes reservas subterráneas en raíces muertas y suelo (Jerath *et al.*, 2016; Alongi, 2018); conteniendo en promedio 1,023 mg de carbono por hectárea, lo que lo ubica entre los bosques más

ricos en carbono de los trópicos (Donato *et al.*, 2011). Siendo los manglares de la Bahía de Buenaventura los reservorios de carbono por hectárea más importantes a nivel mundial (Ortega, 2019).

Aunque este ecosistema es de mucha importancia, en los últimos años se ha reportado una pérdida acelerada, que según algunas estimaciones es de un millón de hectáreas/año (Kathiresan *et al.*, 2001); en el último medio siglo se ha calculado una disminución del 30%-50% del bosque de manglar, por lo que se estima que puedan desaparecer funcionalmente en los próximos cien años generando consecuencias ambientales y económicas catastróficas para el planeta (Polidoro *et al.*, 2010; Donato *et al.*, 2011).

Las principales causas de esta pérdida a nivel mundial son las perturbaciones antropogénicas, entre ellas: la expansión de las comunidades, el vertimiento de aguas residuales y los derrames de petróleo (Halpern *et al.*, 2019; Hochard *et al.*, 2019; Liao *et al.*, 2019). En el pacífico colombiano las principales causas de esta pérdida son el cambio en el uso del suelo para ganadería, minería y agricultura; la extracción de recursos madereros de los manglares (Cabrera *et al.*, 2011) y la presencia de residuos sólidos (Riascos *et al.*, 2019). Adicionalmente, el municipio de Buenaventura no posee Planta de tratamiento de aguas residuales, por lo cual las aguas servidas son vertidas directamente al mar (Superservicios, 2016).

Esta intervención antropogénica podría impactar las funciones y servicios ecosistémicos que ofrece el manglar, al influir sobre los organismos que viven en él, incluida la comunidad de microorganismos que constituye el 91% de la biomasa total de este ecosistema. Los microorganismos del suelo desempeñan funciones cruciales en el mantenimiento del equilibrio en los ciclos biogeoquímicos, como en el ciclo del carbono, debido a que mediante procesos de

biodegradación influyen en la cantidad de carbono que se integra efectivamente en la red alimentaria de los manglares (Kathiresan *et al.*, 2001; Alongi, 2009).

Los procesos de biodegradación son realizados principalmente por bacterias y hongos, pero, para el propósito de este trabajo se hace especial énfasis en los hongos, grupo biológico que en el manglar cumple diversas funciones, como solubilización de fosfatos (Thatoi *et al.*, 2013) y conversión de sustratos lignocelulósicos en nutrientes de baja complejidad iniciando el proceso de descomposición y permitiendo la colonización secundaria de bacterias (Krauss *et al.*, 2011; Thompson *et al.*, 2013). La actividad fúngica del manglar es de gran importancia en el ciclaje de nutrientes y en la regulación del ecosistema (Sosa *et al.*, 2009). Por ejemplo, los suelos dominados por plantas asociadas a hongos ectomicorrícicos contienen 70% más de carbono por unidad de nitrógeno respecto a suelos dominados por plantas asociadas a hongos arbusculares micorrícicos, lo que vincula el tipo de micorriza con el contenido de carbono almacenado en suelo (Averill *et al.*, 2014).

Si bien el manglar ofrece una variedad de servicios ecosistémicos importantes, como lo es el almacenamiento del carbono (Alongi, 2014; Jerath *et al.*, 2016), el rol de los hongos sigue siendo un aspecto poco estudiado, por lo que es necesario conocer la biodiversidad fúngica en los sedimentos de este ecosistema, mejorando así la percepción del rol ecológico de los hongos en el manglar.

Los estudios de la comunidad fúngica anteriormente se enfocaban en la identificación de hongos cultivables y en la caracterización de enzimas extracelulares con importancia biotecnológica (Holguin *et al.*, 2001; Bugni *et al.*, 2004), sin embargo, solo una pequeña fracción de los microorganismos en la naturaleza pueden ser cultivados mediante el uso de técnicas microbiológicas convencionales (Amann *et al.*, 1995). Actualmente hay pocos reportes de análisis

de diversidad fúngica de los manglares usando enfoques metagenómicos, estos permiten estudiar las comunidades microbianas directamente de sus entornos naturales, brindando información tanto de los hongos cultivables como de los no cultivables (Huson *et al.*, 2007).

En el caso de los hongos, se emplea una región de RNA ribosomal (rRNA) conocida como ITS (*Internal transcribed spacer*), la cual corresponde al cistron de rRNA y consta de los espacios intergénicos ITS1 e ITS2 y el gen 5.8S rRNA, tiene una longitud de aproximadamente 500 pb, posee regiones conservadas y regiones variables, lo que lo convierte en un marcador genético adecuado para discriminar determinados taxones (Schoch *et al.*, 2012; Garzon, 2013); generalmente se utiliza la región ITS2, la cual es más variable y permite una mayor discriminación a niveles taxonómicos más bajos (Vanegas *et al.*, 2019).

De tal manera que, esta investigación tiene como objetivo describir la diversidad, composición y función de las comunidades fúngicas del sedimento superficial de dos manglares del pacífico colombiano que difieren en el uso del suelo.

MÉTODOS

Origen de la base de datos para los análisis de ITS2.

En este estudio se realizó el análisis bioinformático de datos metagenómicos de seis resultados de la secuenciación de la región ITS2 del DNA ribosómico, provenientes de muestras de sedimento superficial de dos bosques de manglar, usando los *primers* ITS3 (5'-GCATCGATGAAGAACGCAGC-3') e ITS4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3'). Dichas muestras fueron previamente obtenidas por investigadores del proyecto “*Assessing the role of benthic and microbial links on carbon dynamics of mangrove forests submitted to distinct levels of*

anthropogenic stress”, financiado por la convocatoria interna 2017-2019, de la Universidad del Valle.

Los dos manglares muestreados se encuentran en la costa del Pacífico Colombiano, en la bahía de Buenaventura. El más cercano a la urbe de Buenaventura corresponde a Islaba (IA) ubicado a 1,77 km (3°53'15.4"N, 77°05'37.9"W), con actividad portuaria, residencial y comercial y el más lejano corresponde a Punta Soldado (PS), ubicado a 17,5 km (3°48'39.9"N, 77°10'29.9"W), hace parte de la Reserva Forestal Protectora Nacional Río Anchicayá (Fig. 1). Según Ortega (2019) el Índice de Perturbación Antrópica (IPA) fue menor para Punta Soldado (2) y mayor para Islalba (7). Este índice valora el grado de perturbación de acuerdo a cuatro variables categóricas, 1) presencia de huellas humanas y de animales con uso agrícola, 2) evidencia de tala selectiva, 3) presencia de desechos sólidos en el suelo, y 4) evidencia de modificaciones humanas en la hidrología y topografía de los manglares.

Análisis bioinformático.

Las secuencias crudas se procesaron utilizando el software *Qiime2 (Quantitative Insights Into Microbial 2)*. Se realizó el ensamblaje de las lecturas pareadas, obteniendo *contigs* por cada par de secuencias. Con DADA2 se realizó un filtro de las secuencias ruidosas, teniendo en cuenta la calidad de las bases de nucleótidos y sus longitudes se decidió truncar las secuencias *reverse* en 200 nucleótidos (nt) y dejar las secuencias *forward* con su tamaño original (301 nt). Se obtuvieron dos artefactos: la *Feature-Table* y la *Feature-Data*; los cuales ofrecen información de la cantidad de secuencias asociadas con cada muestra y con cada característica OTU (*operational taxonomic unit*), y proporcionan enlaces de BLAST (*Basic Local Alignment Search Tool*) para cada secuencia.

En Qiime2 se realizó el alineamiento de las secuencias con la base de datos *UNITE* (*UNITE Community*, 2019). Las secuencias se agruparon en OTUs (*Operational taxonomic unit*) con 97% de similitud, y se realizó la clasificación taxonómica. Se obtuvieron dos tablas: una de conteo de OTUs para cada punto de muestreo y otra tabla de clasificación taxonómica para cada OTU, dichas tablas se utilizaron para realizar los posteriores análisis.

Análisis de diversidad

Utilizando el programa R versión 3.6.3 se realizó la curva de rarefacción, los gráficos de composición taxonómica, los índices de diversidad alfa (Chao1, Shannon y Simpson) que permiten observar la riqueza de las especies y estimar la diversidad fúngica dentro de cada muestra, y el índice de diversidad beta (análisis de coordenadas principales basado en Bray Curtis) que permite evaluar las diferencias en las comunidades fúngicas en las muestras y encuentra los grupos homogéneos (Washington, 1984; Kim *et al.*, 2017).

Inferencia funcional

Los análisis de inferencia funcional de la comunidad fúngica se realizaron a través de las secuencias de la región ITS2 por medio del software *PICRUSt2* (*Phylogenetic Investigation of Communities by Reconstruction of Unobserved States*) (Douglas *et al.*, 2019). *PICRUSt2* requirió los artefactos de Qiime de los tipos *Feature-Table* y *Feature-Data*.

Con el objetivo de obtener el árbol de referencia de *PICRUSt2*, se introdujeron las secuencias del estudio en la filogenia de referencia de *UNITE*, especificando que se estaba trabajando con la región ITS de hongos. Se ejecutó la predicción de estado oculto (*hps*, por sus siglas en inglés) para obtener los números EC (*Enzyme Commission*), los cuales se usaron para calcular las abundancias y coberturas de la ruta *MetaCyc*. Posteriormente se determinaron las familias de genes y las tablas

de abundancia de las vías metabólicas predichas por muestra, y se agregaron las descripciones funcionales a los datos obtenidos.

La visualización de estos datos se realizó con el software *STAMP (Statistical Analysis of Taxonomic and Functional Profiles)* versión 2.1.3. Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para evaluar la similitud o dispersión de los genes generados por *PICRUSt2*; y se generaron dos mapas de calor, uno con las rutas metabólicas más abundantes y significativas, y otro con las rutas metabólicas relacionadas con la degradación de celulosa, hemicelulosa y pectina, principales fuentes de carbono derivadas de la biomasa vegetal. Las diferencias significativas fueron establecidas con un alfa de 0,05.

Relación con categorías tróficas

Con la versión *online* de la herramienta *FUNGuild* (Nguyen *et al.*, 2015) se relacionaron los OTUs con tres categorías tróficas: patótrofo (recibe los nutrientes a expensas de las células huésped y causa enfermedad), saprótrofo (recibe nutrientes al descomponer las células huésped muertas) y simbiótrofo (recibe nutrientes mediante el intercambio de recursos con la célula huésped) (Tedersoo *et al.*, 2014). *FUNGuild* requirió una tabla que relaciona los OTUs presentes en las muestras con su clasificación taxonómica, la cual se obtuvo a partir de los datos generados en *Qiime*.

RESULTADOS

Diversidad fúngica

La diversidad de las muestras se estudió utilizando los OTUs clasificados en el *reino Fungi*. La curva de rarefacción (Fig. 2) indicó que la profundidad de secuenciación fue suficiente para tener un estimativo confiable de la riqueza de OTUs en ambos sitios de muestreo.

Según el índice de diversidad Chao1, la muestra PS02 presentó la mayor riqueza y la muestra PS01 la menor riqueza (Fig. 3). Los índices de diversidad de Shannon y Simpson indicaron una alta biodiversidad en las muestras y una mayor biodiversidad específica en la muestra IA01; mientras que la muestra PS03 presentó la menor biodiversidad (Fig. 3).

La estimación de la diversidad beta (Fig. 4) reflejó una agrupación en las muestras PS02 y PS03; mientras que la muestra PS01 se agrupó con las muestras de Islalba IA01 e IA03; y la muestra IA02 quedó aislada de las demás.

Composición fúngica

Un total de 1.327.720 lecturas pareadas de la región ITS2 fueron obtenidas, a partir de las cuales resultaron 561.285 *reads* que correspondieron a 702 OTUs. El 98,72% de los *reads* se logró identificar hasta el nivel de reino, de las cuales el 85,58% correspondieron al reino *Fungi*, mientras que el 12,89%, 0,18% y 0,06% a *Viridiplantae*, *Alveolata* y *Metazoa*, respectivamente.

Dentro del reino *Fungi*, se logró identificar hasta el nivel de *phylum* el 18,77% de los *reads*. Respecto a los *phyla* pertenecientes al reino *Fungi*, tanto en Islalba como en Punta Soldado se observó una mayor abundancia (68,30%-88,87%) en un *phylum* no identificado (Fig. 5a), al realizar un BLAST en el NCBI se observó que la secuencia de dicho *phylum* corresponde a *Uncultured fungus*. El segundo *phylum* más abundante fue *Ascomycota* (28,66%-9,84%), seguido de *Basidiomycota* (2,28%-1,29%), *Mucoromycota* (0,42%-0%) y *Glomeromycota* (0,33%-0%).

Hasta el nivel de clase se logró identificar el 18,74% de los *reads*. Dentro del *phylum Ascomycota*, en ambos sitios de muestreo, la clase con mayor abundancia fue *Eurotiomycetes* (24%-4,21%), seguido de *Sordariomycetes* (3,58%-2,90%), *Saccharomycetes* (0,65%-2,72%) y *Dothideomycetes* (0,44%-0%); el *phylum Basidiomycota* estuvo representado por *Agaricomycetes* (1,60%-1,29%) y *Tremellomycetes* (0,62%-0%); el *phylum Mucoromycota* por *Mucoromycetes* (0,42%-0%); y *Glomeromycota* por la clase *Glomeromycetes* (0,33%-0%) (Fig. 5b).

Se logró identificar el 18,74%, 17,91%, 10,27% y 4,89% de los *reads* hasta el nivel de orden, familia, género y especie, respectivamente. En la tabla 1 se encuentran los grupos más abundantes y su porcentaje de abundancia en cada sitio de muestreo.

Inferencia funcional fúngica

Un total de 79 rutas metabólicas fueron inferidas utilizando el software *PICRUSt2*. Al realizar el análisis PCA de los genes inferidos se pudo apreciar que los grupos formados de acuerdo a la abundancia de genes en cada muestra no mostraron una clara relación con los dos bosques de manglar muestreados (Fig. 6); las muestras pertenecientes a Islalba y la muestra PS02 (perteneciente a Punta Soldado) presentaron mayor cercanía en su distribución, mientras que las otras dos muestras pertenecientes a Punta Soldado (PS01 y PS03) se encontraron dispersas, indicando una mayor variabilidad.

En el mapa de calor comparativo entre rutas metabólicas (Fig. 7) hay patrones de agrupamiento de las muestras pertenecientes a Punta Soldado y a Islalba, a excepción de la muestra PS01 que se agrupó con un cluster diferente (parte superior de la Fig. 7). Además, se apreciaron tres patrones de agrupamiento de las rutas metabólicas: A (alto), B (medio) y C (bajo), de acuerdo a la abundancia a lo largo de los niveles de intervención (parte izquierda de la Fig. 7). Las rutas

metabólicas con mayor abundancia están asociadas a la biosíntesis de aminoácidos proteinogénicos y a la degradación de ácidos grasos. La ruta PWY-7111, que ha sido descrita en organismos genéticamente modificados para producir isobutanol, se encontró más abundante en el manglar con mayor IPA. Las rutas metabólicas con abundancia media, presentaron relación con la biosíntesis de nucleótidos de guanosina y con rutas alternativas para la oxidación de la glucosa. Las rutas metabólicas con menor abundancia están relacionadas con la biosíntesis de cofactores y moléculas reguladoras, y una de las rutas (PWY-7385) ha sido descrito en organismos genéticamente modificados para la biosíntesis de 1,3-propanodiol. Las rutas metabólicas presentaron diferencias significativas con un $p < 0,05$ y un intervalo de confianza del 95%.

El mapa de calor de la abundancia de las rutas metabólicas relacionadas con la degradación de la celulosa, la hemicelulosa y la pectina (Fig. 8) no hay una agrupación de las muestras pertenecientes a cada bosque de manglar, indicando que en ambos sitios los hongos están llevando a cabo las mismas rutas para la degradación de la lignocelulosa. Ninguna de estas rutas presentó diferencias significativas entre los grupos.

Categorías tróficas fúngicas

Se logró relacionar con una categoría trófica al 18,54% de las secuencias pertenecientes al reino *Fungi*. Se observaron claras diferencias entre ambos sitios de muestreo (Fig. 9). Tanto en Islalba como en Punta Soldado los saprótrofos (86,9%-94,55%) fueron el gremio más abundante, representado principalmente por los órdenes *Eurotiales* y *Saccharomycetales*. La segunda categoría trófica más abundante fue patótrofos-saprótrofos-simbiótrofos (5,66%-5,45%), la cual incluye los organismos que han sido reportados por desempeñar estos tres roles en la naturaleza, allí se encontraron individuos de los géneros *Fusarium* y *Cytospora*, de la familia *Entolomataceae* y del orden *Tremellales*. Únicamente en Islalba, manglar con un IPA mayor, se observó la presencia

de patótrofos (5,41%) y simbiótrofos (2,04%). Entre los patótrofos se encontraron los géneros *Clonostachys*, *Curvularia*, *Purpureocillium* y *Metarhizium*; entre los simbiótrofos individuos pertenecientes al género *Tomentella* y a la familia *Glomeraceae*.

DISCUSIÓN

Diversidad y composición fúngica

En este estudio se logró identificar un 98,72% de los *reads* hasta el nivel *Reino* y a nivel *phylum* el 18,77% de los *reads* pertenecientes al reino *Fungi*. Resultados interesantes si se comparan con los obtenidos por *Li et al.* (2016) en un estudio en los manglares de China, donde el 61,65% de las secuencias no se asignaron a ningún reino conocido, el 37,76% de las secuencias pertenecían al reino *Fungi* y de estas identificaron el 22,06% hasta el nivel *phylum*; dichos valores los atribuyeron a la cantidad de secuencias de referencia disponibles en las bases de datos utilizadas, y sugirieron que hay una población de hongos pertenecientes al manglar que no se han descrito. Igualmente, *Vanegas et al.* (2019) reportaron que al realizar los análisis metagenómicos con las regiones ITS1 e ITS2 en los manglares de la costa atlántica colombiana la mayoría de *reads* fueron asignados a “*non-cultivable fungi*”.

Los resultados de diversidad y composición fúngica de este estudio (Fig. 5) se correlacionan bien con hallazgos previos sobre sedimentos de manglar en lugares como Port St Johns Sudáfrica (*Marie et al.*, 2019), Colombia (*Vanegas et al.*, 2019), India (*Sanka et al.*, 2017), Nueva Caledonia (*Arfi et al.*, 2012; *Luis et al.*, 2019), Arabia Saudita (*Simões et al.*, 2015), Taiwán (*Purahong et al.*, 2019) y China (*Li et al.*, 2016), donde el *phylum* más representativo fue *Ascomycota* seguido de

Basidiomycota. Contrario a esto, en un estudio realizado en los manglares de India, Haldar *et al.* (2019) reportaron una mayor frecuencia de *Basidiomycota*, seguido de *Ascomycota*.

Los cambios presentados en la abundancia de *Ascomycota* y *Basidiomycota* en los diferentes tipos de suelo se han atribuido a variaciones en la relación Carbono/Nitrógeno (C/N) y los niveles de fósforo (P). De este modo, los suelos ricos en P contienen más *Ascomycota* que *Basidiomycota*, mientras que los suelos con una relación C/N más alta presentan una mayor prevalencia de *Basidiomycota* (Lauber *et al.*, 2008). La dominancia de *Ascomycota*, además de ser explicada por la composición del sedimento y la disponibilidad de diferentes fuentes de carbono, también puede ser consecuencia del drenaje fúngico del agua marina a las aguas costeras y a los sedimentos, puesto que *Ascomycota* representa el 72% de las especies fúngicas marinas (Jones *et al.*, 2015).

Los hongos, en especial algunos *Ascomycota* y *Basidiomycota*, pueden mantener un crecimiento anaeróbico al utilizar la reducción desasimilatoria de nitrato (Takaya, 2002); siendo muy importantes en la desnitrificación anaeróbica en sedimentos intermareales con baja disponibilidad de oxígeno (Arfi *et al.*, 2012).

Los *phyla* *Glomeromycota* y *Mucoromycota* fueron encontrados únicamente en Islalba (Fig. 5), con una abundancia baja. En estudios de composición fúngica en sedimentos de manglar los *Glomeromycota* también han sido reportados con abundancias similares por Simões *et al.* (2015) en Arabia Saudita, Li *et al.* (2016) en China, Luis *et al.* (2019) en Nueva Caledonia y Vanegas *et al.* (2019) en Colombia. Los *Glomeromycota* tienen relaciones simbióticas con más del 80% de las plantas vasculares, incluidos los manglares (French, 2017), formando micorrizas arbusculares (AM); se calcula que hasta el 20% de los productos de fotosíntesis de las plantas terrestres son consumidos por hongos AM, por lo que esta simbiosis contribuye significativamente al ciclo global

del fosfato y carbono (Bago *et al.*, 2000). Además, han sido reportados como micorrizas relacionadas con la tolerancia al estrés hídrico (Zarik *et al.*, 2016).

En las clases más abundantes del *phylum Ascomycota* se encontraron *Eurotiomycetes*, *Sordariomycetes* y *Saccharomycetes* (Tabla 1), las cuales difirieron en su abundancia entre las diferentes muestras. Luis *et al.* (2019) reportaron que *Eurotiomycetes* y *Sordariomycetes* se detectan en los sedimentos del manglar únicamente en la temporada húmeda, cuando la salinidad es la más baja; mientras que *Saccharomycetes* presenta una mayor abundancia durante la estación seca, cuando la salinidad es mayor.

Dentro del *phylum Basidiomycota*, *Agaricomycetes* fue la clase identificada con mayor abundancia, y dentro de esta, *Agaricales* fue el orden más abundante (Tabla 1), los miembros de este orden son descomponedores de madera típicamente terrestres (Hiscox *et al.*, 2015), su presencia en sedimentos de manglar (Gareth *et al.*, 2006; Simões *et al.*, 2015; Haldar *et al.*, 2019) sugiere una función potencial como descomponedores de la madera muerta y la hojarasca en este ecosistema.

En ambos sitios de muestreo se encontraron individuos pertenecientes a los géneros *Penicillium* y *Fusarium* (Tabla 1), estos han sido reportados por ser solubilizadores de fosfatos en el manglar (Thatoi *et al.*, 2013) y productores de celulasas (Alsheikh *et al.*, 2014); además, *Fusarium* también ha sido reportado como un microorganismo potencialmente productor de xilanasa (Torres *et al.*, 2013), enzima importante en la descomposición de la hemicelulosa (Collins *et al.*, 2005). Adicionalmente, se encontró *Trichoderma*, que al igual que *Penicillium*, han sido asociados con la producción de sustancias antimicrobiales, lo cual les permite ser competitivos para colonizar el sedimento del manglar y suprimir los hongos fitopatógenos (Haryani *et al.*, 2019).

Inferencia funcional fúngica

Se observaron rutas metabólicas con diferencias significativas que variaban en su abundancia a través de las muestras de suelo analizadas (Fig. 7). Entre estas rutas metabólicas se encontró la VALSYN-PWY, ruta para la biosíntesis de la valina, que comparte sus pasos con una ruta paralela de la biosíntesis de la isoleucina, formando parte de la súper ruta de la biosíntesis de aminoácidos de cadena ramificada, generando isoleucina, valina y leucina (Orasch *et al.*, 2019). La PWY-6837, vía para la degradación alternativa de ácidos grasos con enlaces dobles cis en carbonos de números impares (Schulz, 2002). La PWY-7228, ruta para la biosíntesis *de novo* de nucleótidos de guanosina (*National Center for Biotechnology Information*, 2020). La NONOXIPENT-PWY, vía de la pentosa fosfato, implicada en la generación de NADPH y una variedad de moléculas requeridas para la biosíntesis de ácidos nucleicos y aminoácidos (Miosga *et al.*, 1996). La PWY-5189 implicada en la biosíntesis de tetrapirrol, los cuales funcionan como cofactores en una variedad de procesos biológicos esenciales (Schubert *et al.*, 2002).

La PWY-5920, vía para la biosíntesis de hemo b, un grupo prostético que contiene hierro y se encuentra en muchas proteínas esenciales, participa en el metabolismo oxidativo y, además, es una molécula reguladora en la transcripción, traducción, focalización y estabilidad de proteínas, y diferenciación celular (Franken *et al.*, 2011). También se encontraron rutas llevadas a cabo por organismos genéticamente modificados, por ejemplo, la PWY-7111, relacionada con la fermentación del piruvato al isobutanol, donde se induce la sobreexpresión de determinadas enzimas para generar un aumento en la producción de isobutanol (Lee *et al.*, 2012), y la PWY-7385 implicada en la biosíntesis de 1,3-propanodiol, producto químico altamente utilizado en la producción de polímeros, a partir de cepas recombinantes (Rao *et al.*, 2008). Estas rutas no ocurren naturalmente en ningún organismo conocido y no se encontraron reportes de su presencia en hongos del manglar. Generalmente, los microorganismos modificados genéticamente se

encuentran en la naturaleza debido a su liberación intencionada o a un escape de estos organismos (Jansson, 1995).

En el mapa de calor de las rutas relacionadas con la degradación de la celulosa, hemicelulosa y pectina (Fig. 8), los principales componentes de la lignocelulosa, no se encontraron diferencias relacionadas con la abundancia en los diferentes sitios de muestreo, indicando que sin importar las diferencias en el IPA los hongos están llevando a cabo las mismas rutas, lo que corrobora el importante rol de estos microorganismos en el proceso de degradación de la lignocelulosa en los sedimentos del manglar (Krauss *et al.*, 2011; Thompson *et al.*, 2013). Se observaron 4 rutas relacionadas con la degradación de los componentes de la lignocelulosa, rutas que además son esenciales para el crecimiento celular de los organismos quimioheterótrofos, como es el caso de los hongos. La GLUCOSE1PMETAB-PWY implicada en la degradación de la glucosa-1-fosfato hasta D-gluconato (Csutora *et al.*, 2005). La ruta Leloir, cataliza la conversión de la D-galactosa a la D-glucopiranososa 6-fosfato más versátil metabólicamente, esta vía es necesaria ya que la galactosa en sí no puede usarse directamente para la glucólisis (Boles *et al.*, 1994). La ANAGLYCOLYSIS-PWY, vía de la glucólisis III, a partir de la glucosa (Bloxxham *et al.*, 1973).

Categorías tróficas fúngicas

Se logró realizar una asignación trófica al 18.54% de los *reads*, lo que corresponde al 98.93% de los *reads* clasificados taxonómicamente hasta el nivel de clase; resultado interesante si se compara con el estudio realizado por Vanegas *et al.* (2019) en los manglares del atlántico colombiano, donde reportaron que la mayoría de *reads* clasificados taxonómicamente no tuvieron un claro rol funcional, estos valores los atribuyeron al poco conocimiento que se tiene hasta el momento sobre el rol de los hongos en los manglares.

Tanto en Islalba como en Punta Soldado, se encontró una abundancia mayor de saprótrofos (Fig. 9), gremio fundamental en los sedimentos del manglar al encargarse de la descomposición de la materia orgánica lignocelulósica (Saravanakumar *et al.*, 2016), cumpliendo un importante papel ecológico al dar continuidad a la red trófica detritívora (Sousa *et al.*, 2012). Estos resultados se correlacionan bien con hallazgos previos sobre sedimentos de manglar realizados en Nueva Caledonia (Luis *et al.*, 2019), Taiwán (Purahong *et al.*, 2019) y Colombia (Vanegas *et al.*, 2019), quienes encontraron mayor abundancia en este modo trófico.

Igualmente, en ambos manglares se encontró la presencia del gremio patótrofo-saprótrofo-simbiótrofo, representado por *Fusarium* y *Cytospora*, que no solamente se destacan por ser descomponedores de materia orgánica, sino que han sido reportados por ser patógenos en plantas y hongos (Srinivas *et al.*, 2019; Zhu *et al.*, 2020), adicionalmente, *Fusarium* es un reconocido patógeno en humanos (Dignani *et al.*, 2004).

A diferencia de Punta Soldado, en Islalba se encontraron patótrofos y simbiótrofos, entre los patótrofos se hallaron individuos de los géneros *Clonostachys*, *Curvularia*, *Purpureocillium* y *Metarhizium*, cuyos organismos se han descrito como entomopatógenos, patógenos de plantas y de hongos (Aw *et al.*, 2017; Nygren *et al.*, 2018), con especial importancia los relacionados con *Curvulria* y *Purpureocillium* que además han sido reportados como patógenos en humanos (Luangsa-Ard *et al.*, 2011; Krizsán *et al.*, 2015).

Las diferencias en la diversidad de las categorías tróficas encontradas en el manglar de Islalba y en el de Punta Soldado pueden ser atribuidas a varios factores. El primero es la diversidad de especies de mangle presente en los bosques evaluados, Urbanová *et al.* (2015) reportaron que el efecto de las especies arbóreas explica hasta el 47% de la variación observada en la composición de las comunidades fúngicas del suelo, debido a que los exudados de las raíces del mangle pueden servir

como fuente de carbono para los microorganismos, y adicionalmente, tienen perfiles de exudación diferentes que podrían contribuir a una selección diferencial de las comunidades microbianas (G-Holguin *et al.*, 2001).

En relación a esto, se ha reportado que Islalba tiene un bosque más diverso y con mayor riqueza específica a comparación de Punta Soldado, la estructura del bosque del manglar de Islalba está conformada por *Mora oleífera*, *Rhizophora mangle* y *Pelliciera rhizophorae*, siendo esta última la especie con mayor importancia biológica en dicho manglar. Mientras que la estructura del bosque de manglar de Punta Soldado está conformada por *P. rhizophorae* y *R. mangle*, presentando una clara dominancia de *R. mangle* (Ortega, 2019).

Otro factor es la salinidad, se ha reportado que Islalba tiene una salinidad de aproximadamente 12 PSU, mientras que la de Punta Soldado es mayor con 20 PSU (Ortega, 2019). Diferentes estudios han evidenciado un aumento en la biodiversidad cuando la salinidad es menor, lo que se asocia con sitios más húmedos que favorecen la colonización fúngica (Jones, 2000; Molnar *et al.*, 2014; Saravanakumar *et al.*, 2016; Luis *et al.*, 2019; Vanegas *et al.*, 2019).

Otro factor que puede estar influyendo en la diversidad trófica, es la cercanía a un centro poblado. Islalba al encontrarse más cerca de Buenaventura (1.77 km) posee una mayor perturbación antrópica en comparación con Punta Soldado (17.5 km). Ortega (2019) evaluó el IPA en ambos manglares, de acuerdo a este, Islalba con un IPA=7 tiene más signos de intervención antrópica que Punta Soldado, que mostró un IPA=2. Siendo evidente, en Islalba, la afectación por las basuras y por la tala selectiva de árboles, mientras que en Punta Soldado se encontró poca afectación por dichas variables (Riascos *et al.*, 2019). Además, al presentarse una mayor tala de árboles en Islalba, se evidencia una mayor cantidad de madera en el suelo (Ortega, 2019), todo esto hace que el manglar de Islalba ofrezca una mayor variedad de microhábitats respecto a los que ofrece Punta

Soldado, lo que se ha relacionado con un aumento en la diversidad fúngica (Hyde, 1989; Hyde *et al*, 1995; Thatoi *et al*, 2013).

Este estudio permite concluir que, teniendo en cuenta la totalidad de los *reads* pertenecientes al reino *Fungi*, no hay una clara diferencia entre los dos bosques de manglar en cuanto a los niveles taxonómicos evaluados, siendo los *phyla Ascomycota* y *Basidiomycota* los más abundantes. En las rutas metabólicas implicadas en la degradación de los compuestos lignocelulósicos no se encontraron diferencias entre los bosques de manglar, lo que indica que los hongos están llevando a cabo las mismas rutas, corroborando su importante rol en la degradación de la lignocelulosa. En las categorías tróficas se encontró una clara diferenciación entre ambos manglares, siendo los saprótrofos el gremio con mayor abundancia, lo que sugiere un papel relevante de los hongos en el ciclo de la materia orgánica, adicionalmente, la presencia de patótrofos únicamente en Islalba podría indicar la influencia de actividades antrópicas. Sin embargo, se requieren más estudios para comprender mejor la biodiversidad y el papel de los hongos en el manglar, ya que la mayoría de los OTUs se asignaron a hongos no cultivados y algunos con clasificación taxonómica no tienen un papel funcional claro.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad del Valle, por la financiación mediante la convocatoria interna 2017-2019. Al personal del Centro de Investigación e Innovación en Bioinformática y Fotónica (CIBioFi) de la Universidad del Valle, por permitirme el uso de los equipos de cómputo para los análisis bioinformáticos. Al personal de los grupos de investigación TAO Lab y Biología de Plantas y Microorganismos, por su asesoramiento durante los análisis de datos y el desarrollo del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Alongi, D. M. (2009) *The energetics of mangrove forests, The Energetics of Mangrove Forests*. Springer Netherlands. doi: 10.1007/978-1-4020-4271-3.
- Alongi, D. M. (2014) 'Carbon Cycling and Storage in Mangrove Forests', *Annual Review of Marine Science*. Annual Reviews, 6(1), pp. 195–219. doi: 10.1146/annurev-marine-010213-135020.
- Alongi, D. M. (2018) 'Mangrove Forests', in *Blue Carbon*, pp. 23–36. doi: 10.1007/978-3-319-91698-9_3.
- Alsheikh-Hussain, A., Altenaiji, E. and Yousef, L. (2014) 'Fungal cellulases from mangrove forests-A short review', *J Biochem Tech*, 5(3), pp. 765–774. Available at: <https://www.researchgate.net/publication/267513912> (Accessed: 5 June 2020).
- Amann, R. I., Ludwig, W. and Schleifer, K. H. (1995) 'Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial cells without cultivation', *Microbiological Reviews*. American Society for Microbiology (ASM), 59(1), pp. 143–169. doi: 10.1128/mmbr.59.1.143-169.1995.
- Andreote, F. D. *et al.* (2012) 'The microbiome of Brazilian mangrove sediments as revealed by metagenomics', *PLoS ONE*, 7(6). doi: 10.1371/journal.pone.0038600.
- Arfi, Y. *et al.* (2012) 'Fungal diversity in anoxic-sulfidic sediments in a mangrove soil', *Fungal Ecology*. Elsevier, 5(2), pp. 282–285. doi: 10.1016/j.funeco.2011.09.004.
- Averill, C., Turner, B. L. and Finzi, A. C. (2014) 'Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage', *Nature*. Nature Publishing Group, 505(7484), pp. 543–545. doi: 10.1038/nature12901.
- Aw, K. M. S. and Hue, S. M. (2017) 'Mode of infection of *metarhizium spp.* Fungus and their potential as biological control agents', *Journal of Fungi*. MDPI AG, 3(2). doi: 10.3390/jof3020030.
- Bago, B., Pfeffer, P. E. and Shachar-Hill, Y. (2000) 'Carbon metabolism and transport in arbuscular mycorrhizas', *Plant Physiology*, pp. 949–957. doi: 10.1104/pp.124.3.949.
- Bloxham, D. P. *et al.* (1973) 'A model study of the fructose diphosphatase phosphofructokinase substrate cycle', *Biochemical Journal*. Biochem J, 134(2), pp. 581–587. doi: 10.1042/bj1340581.
- Boles, E. *et al.* (1994) 'A family of hexosephosphate mutases in *Saccharomyces cerevisiae*', *European Journal of Biochemistry*. Eur J Biochem, 220(1), pp. 83–96. doi: 10.1111/j.1432-1033.1994.tb18601.x.
- Bugni, T. S. and Ireland, C. M. (2004) 'Marine-derived fungi: A chemically and biologically diverse group of microorganisms', *Natural Product Reports*. Nat Prod Rep, 21(1), pp. 143–163. doi: 10.1039/b301926h.
- Cabrera, E. *et al.* (2011) *Memoria Técnica de la Cuantificación de la Deforestación Histórica Nacional. Escala Gruesa y Fina*. Bogotá D.C., Colombia: Instituto de Hidrología,

- Cantera, J. R. (1997) *Los manglares del pacífico colombiano*. Available at: [http://repositorio.colciencias.gov.co/bitstream/handle/11146/2095/1997-V15-N1-Articulos-Art 1.4.pdf?sequence=1&isAllowed=y](http://repositorio.colciencias.gov.co/bitstream/handle/11146/2095/1997-V15-N1-Articulos-Art%201.4.pdf?sequence=1&isAllowed=y).
- Collins, T., Gerday, C. and Feller, G. (2005) 'Xylanases, xylanase families and extremophilic xylanases', *FEMS Microbiology Reviews*. FEMS Microbiol Rev, pp. 3–23. doi: 10.1016/j.femsre.2004.06.005.
- Csutora, P. *et al.* (2005) 'Inhibition of phosphoglucomutase activity by lithium alters cellular calcium homeostasis and signaling in *Saccharomyces cerevisiae*', *American Journal of Physiology - Cell Physiology*. Am J Physiol Cell Physiol, 289(1 58-1), pp. 58–67. doi: 10.1152/ajpcell.00464.2004.
- Dignani, M. C. and Anaissie, E. (2004) 'Human fusariosis', *Clinical Microbiology and Infection*. Blackwell Publishing Ltd, 10(SUPPL. 1), pp. 67–75. doi: 10.1111/j.1470-9465.2004.00845.x.
- Donato, D. C. *et al.* (2011) 'Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics', *Nature Geoscience*, 4, pp. 293–297. doi: 10.1038/NGEO1123.
- Douglas, G. M. *et al.* (2019) 'PICRUSt2: An improved and extensible approach for metagenome inference', *bioRxiv*. Cold Spring Harbor Laboratory, pp. 1–42. doi: 10.1101/672295.
- Franken, A. C. W. *et al.* (2011) 'Heme biosynthesis and its regulation: Towards understanding and improvement of heme biosynthesis in filamentous fungi', *Applied Microbiology and Biotechnology*. Springer, 91(3), pp. 447–460. doi: 10.1007/s00253-011-3391-3.
- French, K. (2017) 'Engineering mycorrhizal symbioses to alter plant metabolism and improve crop health', *Frontiers in Microbiology*. Frontiers Media S.A., 8(JUL), p. 1403. doi: 10.3389/fmicb.2017.01403.
- Gareth Jones, E. B. *et al.* (2006) *Thai marine fungal diversity*, *National Center for Genetic Engineering and Biotechnology*. Khlong Luang, 2(4), pp. 687–708.
- Garzon, N. (2013) *Caracterización e identificación molecular de hongos de suelo aislados de los páramos de guasca y cruz verde, cundinamarca-colombia*. Bogotá D.C., Colombia. Available at: <https://repository.javeriana.edu.co/handle/10554/14584> (Accessed: 27 November 2019).
- Ghaemi, F., Abdullah, L. C. and Ariffin, H. (2019) 'Lignocellulose structure and the effect on nanocellulose production', in *Lignocellulose for Future Bioeconomy*. Elsevier, pp. 17–30. doi: 10.1016/B978-0-12-816354-2.00002-5.
- Halдар, S. and Nazareth, S. W. (2019) 'Diversity of fungi from mangrove sediments of Goa, India, obtained by metagenomic analysis using Illumina sequencing', *3 Biotech*. Springer Verlag, 9(5). doi: 10.1007/s13205-019-1698-4.
- Halpern, B. S. *et al.* (2019) 'Recent pace of change in human impact on the world's ocean', *Scientific Reports*. Nature Publishing Group, 9(1). doi: 10.1038/s41598-019-47201-9.
- Haryani, Y. *et al.* (2019) 'Potential Antibacterial Activity of Endophytic Fungi *Penicillium sp.* and

Trichoderma sp. Derived From Mangrove *Ceriops* Tagal (Perr.) C.B.Robb and Bruguiera sp', *Journal of Physics Conference Series* 1351:012100. doi: 10.1088/1742-6596/1351/1/012100.

- Hiscox, J. *et al.* (2015) 'Antagonistic fungal interactions influence carbon dioxide evolution from decomposing wood', *Fungal Ecology*, 14, pp. 24–32. doi: 10.1016/j.funeco.2014.11.001.
- Hochard, J. P., Hamilton, S. and Barbier, E. B. (2019) 'Mangroves shelter coastal economic activity from cyclones', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. National Academy of Sciences, 116(25), pp. 12232–12237. doi: 10.1073/pnas.1820067116.
- Holguin, Gina, Vazquez, P. and 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), pp. 265–278. doi: 10.1007/s003740000319.
- Holguin, G, Vazquez, P. and Bashan, Y. (2001) 'The role of sediment microorganisms in the productivity, conservation, and rehabilitation of mangrove ecosystems: An overview', *Biology and Fertility of Soils*. Springer, pp. 265–278. doi: 10.1007/s003740000319.
- Huson, D. H. *et al.* (2007) 'MEGAN analysis of metagenomic data', *Genome Research*, 17(3), pp. 377–386. doi: 10.1101/gr.5969107.
- Hyde, K. D. (1989) 'Ecology of tropical marine fungi', *Hydrobiologia*. Kluwer Academic Publishers, 178(3), pp. 199–208. doi: 10.1007/BF00006027.
- Hyde, K. D. and Lee, S. Y. (1995) 'Ecology of mangrove fungi and their role in nutrient cycling: what gaps occur in our knowledge?', *Hydrobiologia*. Kluwer Academic Publishers, 295(1–3), pp. 107–118. doi: 10.1007/BF00029117.
- Jansson, J. K. (1995) 'Tracking genetically engineered microorganisms in nature', *Current Opinion in Biotechnology*, 6(3), pp. 275–283. doi: 10.1016/0958-1669(95)80048-4.
- Jerath, M. *et al.* (2016) 'The role of economic, policy, and ecological factors in estimating the value of carbon stocks in Everglades mangrove forests, South Florida, USA', *Environmental Science and Policy*. Elsevier Ltd, 66, pp. 160–169. doi: 10.1016/j.envsci.2016.09.005.
- Jones, E. (2000) 'Marine fungi: Some factors influencing biodiversity', *Fungal diversity*, 4, pp. 53–73. Available at: https://www.researchgate.net/publication/283768604_Marine_fungi_Some_factors_influencing_biodiversity (Accessed: 27 May 2020).
- Jones, E. B. G. *et al.* (2015) 'Classification of marine *Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Blastocladiomycota* and *Chytridiomycota*', *Fungal Diversity*. Kluwer Academic Publishers, 73(1), pp. 1–72. doi: 10.1007/s13225-015-0339-4.
- Kathiresan, k and Bingham, B. (2001) 'Biology of Mangroves and Magrove Ecosystems', *Advances in marine biology*, 40, pp. 81–251. Available at: [http://portal.nceas.ucsb.edu/working_group/valuation-of-coastal-habitats/relevant-papers/various-mangroves-related-papers/Kathiresan and Bingham, 2001.pdf/](http://portal.nceas.ucsb.edu/working_group/valuation-of-coastal-habitats/relevant-papers/various-mangroves-related-papers/Kathiresan%20and%20Bingham,%202001.pdf) (Accessed: 27 November 2019).

- Kathiresan, K. (2012) 'Importance of Mangrove Ecosystem', *International Journal of Marine Science*. Sophia Publishing Group, Inc. doi: 10.5376/ijms.2012.02.0010.
- Kim, B.-R. *et al.* (2017) 'Deciphering Diversity Indices for a Better Understanding of Microbial Communities', *J. Microbiol. Biotechnol*, 27(12), pp. 2089–2093. doi: 10.4014/jmb.1709.09027.
- Krauss, G. J. *et al.* (2011) 'Fungi in freshwaters: Ecology, physiology and biochemical potential', *FEMS Microbiology Reviews*. FEMS Microbiol Rev, 35(4), pp. 620–651. doi: 10.1111/j.1574-6976.2011.00266. x.
- Krizsán, K. *et al.* (2015) 'Clinical Importance of the Genus *Curvularia*', in *Medical Mycology*. CRC Press, pp. 147–204. doi: 10.1201/b18707-10.
- Lauber, C. L. *et al.* (2008) 'The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types', *Soil Biology and Biochemistry*. Pergamon, 40(9), pp. 2407–2415. doi: 10.1016/j.soilbio.2008.05.021.
- Lee, W. H. *et al.* (2012) 'Isobutanol production in engineered *Saccharomyces cerevisiae* by overexpression of 2-ketoisovalerate decarboxylase and valine biosynthetic enzymes', *Bioprocess and Biosystems Engineering*. Bioprocess Biosyst Eng, 35(9), pp. 1467–1475. doi: 10.1007/s00449-012-0736-y.
- Li, W. *et al.* (2016) 'A high-level fungal diversity in the intertidal sediment of Chinese seas presents the spatial variation of community composition', *Frontiers in Microbiology*. Frontiers Media S.A., 7(DEC). doi: 10.3389/fmicb.2016.02098.
- Liao, J. *et al.* (2019) 'Understanding Dynamics of Mangrove Forest on Protected Areas of Hainan Island, China: 30 Years of Evidence from Remote Sensing', *Sustainability*. MDPI, Open Access Journal, 11(19), pp. 1–16.
- Luangsa-Ard, J. *et al.* (2011) '*Purpureocillium*, a new genus for the medically important *Paecilomyces lilacinus*', *FEMS Microbiology Letters*. FEMS Microbiol Lett, 321(2), pp. 141–149. doi: 10.1111/j.1574-6968.2011.02322.x.
- Luis, P. *et al.* (2019) 'Contrasted ecological niches shape fungal and prokaryotic community structure in mangroves sediments', *Environmental Microbiology*. Blackwell Publishing Ltd, 21(4), pp. 1407–1424. doi: 10.1111/1462-2920.14571.
- Marie Booth, J. *et al.* (2019) 'The role of fungi in heterogeneous sediment microbial networks', *Scientific Reports*. Nature Publishing Group, 9(1), pp. 1–14. doi: 10.1038/s41598-019-43980-3.
- Miosga, T. and Zimmermann, F. K. (1996) 'Cloning and characterization of the first two genes of the non-oxidative part of the *Saccharomyces cerevisiae* pentose-phosphate pathway', *Current Genetics*. Curr Genet, 30(5), pp. 404–409. doi: 10.1007/s002940050149.
- Molnar, N. *et al.* (2014) 'Seasonal Pattern of the Biogeochemical Properties of Mangrove Sediments receiving Shrimp Farm Effluents (New Caledonia)', *Aquac Res Development*, 5(5). doi: 10.4172/2155-9546.1000262.
- National Center for Biotechnology Information (2020) *superpathway of guanosine nucleotides de*

novo biosynthesis I | Pathway - PubChem, PubChem Database. Source=BioCyc. Available at: https://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov/pathway/BioCyc:META_PWY-7228 (Accessed: 16 June 2020).

- Nguyen, N. H. *et al.* (2015) 'FUNGuild: An open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild', *Fungal Ecology*, 20, pp. 241–248. doi: 10.1016/j.funeco.2015.06.006.
- Nygren, K. *et al.* (2018) 'The mycoparasitic fungus *Clonostachys rosea* responds with both common and specific gene expression during interspecific interactions with fungal prey', *Evolutionary Applications*. Wiley-Blackwell, 11(6), pp. 931–949. doi: 10.1111/eva.12609.
- Orasch, T. *et al.* (2019) 'The leucine biosynthetic pathway is crucial for adaptation to iron starvation and virulence in *Aspergillus fumigatus*', *Virulence*. Taylor and Francis Inc., 10(1), pp. 925–934. doi: 10.1080/21505594.2019.1682760.
- Ortega Giraldo, J. F. (2019) *Evaluación del almacenamiento de carbono y la estructura vegetal de manglares ubicados en diferentes biomas antrópicos de la Bahía de Buenaventura, Pacífico Colombiano*. Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Peña, E. *et al.* (2018) *Assessing the role of benthic and microbial links on carbon dynamics of mangrove forests submitted to distinct levels of anthropogenic stress*. Available at: <https://ipt.biodiversidad.co/cr-sib/resource.do?r=carbono>.
- Polidoro, B. A. *et al.* (2010) 'The Loss of Species: Mangrove Extinction Risk and Geographic Areas of Global Concern', *PLoS ONE*. Edited by D. M. Hansen, 5(4), p. e10095. doi: 10.1371/journal.pone.0010095.
- Purahong, W. *et al.* (2019) 'First Insights into the Microbiome of a Mangrove Tree Reveal Significant Differences in Taxonomic and Functional Composition among Plant and Soil Compartments', *Microorganisms*. Multidisciplinary Digital Publishing Institute, 7(12), p. 585. doi: 10.3390/microorganisms7120585.
- Rao, Z. *et al.* (2008) 'Engineered *Saccharomyces cerevisiae* that produces 1,3-propanediol from D-glucose', *Journal of Applied Microbiology*. J Appl Microbiol, 105(6), pp. 1768–1776. doi: 10.1111/j.1365-2672.2008.03868.x.
- Riascos, J. M. *et al.* (2019) 'Inhabiting the technosphere: The encroachment of anthropogenic marine litter in Neotropical mangrove forests and its use as habitat by macrobenthic biota', *Marine Pollution Bulletin*. Elsevier Ltd, 142, pp. 559–568. doi: 10.1016/j.marpolbul.2019.04.010.
- Sanka Loganathachetti, D., Poosakkannu, A. and Muthuraman, S. (2017) 'Fungal community assemblage of different soil compartments in mangrove ecosystem', *Scientific Reports*. Nature Publishing Group, 7(1), pp. 1–9. doi: 10.1038/s41598-017-09281-3.
- Saravanakumar, K. *et al.* (2016) 'Ecology of soil microbes in a tropical mangrove forest of south east coast of India', *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. Elsevier Ltd, 8, pp. 73–85. doi: 10.1016/j.bcab.2016.08.010.
- Schoch, C. L. *et al.* (2012) 'Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a

- universal DNA barcode marker for Fungi', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(16), pp. 6241–6246. doi: 10.1073/pnas.1117018109.
- Schubert, H. *et al.* (2002) 'The structure of *Saccharomyces cerevisiae* Met8p, a bifunctional dehydrogenase and ferrochelatase', *The EMBO journal*, 21(9), pp. 2068–2075. doi: 10.1093/emboj/21.9.2068.
- Schulz, H. (2002) 'Chapter 5 Oxidation of fatty acids in eukaryotes', *New Comprehensive Biochemistry*. Elsevier, 36, pp. 127–150. doi: 10.1016/s0167-7306(02)36007-1.
- Simões, M. F. *et al.* (2015) 'Soil and Rhizosphere Associated *Fungi* in Gray Mangroves (*Avicennia marina*) from the Red Sea - A Metagenomic Approach', *Genomics, Proteomics and Bioinformatics*. Beijing Genomics Institute, 13(5), pp. 310–320. doi: 10.1016/j.gpb.2015.07.002.
- Sosa-Rodríguez, T., Sánchez-Nieves, J. and Melgarejo, L. M. (2009) 'Papel funcional de los hongos en ecosistemas de manglar', *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 38(1), pp. 39–57.
- Sousa, W. P. and Dangremond, E. M. (2012) 'Trophic Interactions in Coastal and Estuarine Mangrove Forest Ecosystems', in *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. Elsevier Inc., pp. 43–93. doi: 10.1016/B978-0-12-374711-2.00606-9.
- Srinivas, C. *et al.* (2019) 'Fusarium oxysporum f. sp. lycopersici causal agent of vascular wilt disease of tomato: Biology to diversity– A review', *Saudi Journal of Biological Sciences*. Elsevier B.V., 26(7), pp. 1315–1324. doi: 10.1016/j.sjbs.2019.06.002.
- Superservicios (2016) *Disposición Final de Residuos Sólidos*. Bogotá D.C., Colombia.
- Takaya, N. (2002) 'Dissimilatory nitrate reduction metabolisms and their control in *fungi*.', *Journal of bioscience and bioengineering*, 94(6), pp. 506–10. doi: 10.1016/s1389-1723(02)80187-6.
- Tedersoo, L. *et al.* (2014) 'Global diversity and geography of soil *fungi*', *Science*. American Association for the Advancement of Science, 346(6213), pp. 1256688-1-1256688–10. doi: 10.1126/science.1256688.
- Thatoi, H., Behera, B. C. and Mishra, R. R. (2013) 'Ecological role and biotechnological potential of mangrove *fungi*: A review', *Mycology*, pp. 54–71. doi: 10.1080/21501203.2013.785448.
- Thompson, C. E. *et al.* (2013) 'A potential source for cellulolytic enzyme discovery and environmental aspects revealed through metagenomics of Brazilian mangroves', *AMB Express*. Springer Verlag, 3(1), pp. 1–35. doi: 10.1186/2191-0855-3-65.
- Torres, J. and Dela Cruz, T. (2013) 'Production of xylanases by mangrove fungi from the Philippines and their application in enzymatic pretreatment of recycled paper pulps', *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. World J Microbiol Biotechnol, 29(4), pp. 645–655. doi: 10.1007/s11274-012-1220-1.
- UNITE Community (2019) *Unite community*. doi: 10.15156/BIO/786385.

- Urbanová, M., Šnajdr, J. and Baldrian, P. (2015) 'Composition of fungal and bacterial communities in forest litter and soil is largely determined by dominant trees', *Soil Biology and Biochemistry*. Elsevier Ltd, 84, pp. 53–64. doi: 10.1016/j.soilbio.2015.02.011.
- Vanegas, J. *et al.* (2019) 'Effect of salinity on fungal diversity in the rhizosphere of the halophyte *Avicennia germinans* from a semi-arid mangrove', *Fungal Ecology*. Elsevier Ltd, 42, p. 100855. doi: 10.1016/j.funeco.2019.07.009.
- Washington, H. (1984) 'Diversity, biotic and similarity indices: A review with special relevance to aquatic ecosystems', *Water Research*, 18(6), pp. 653–694.
- Zarik, L. *et al.* (2016) 'Use of Arbuscular Mycorrhizal *Fungi* to Improve the Drought Tolerance of *Cupressus Atlantica G*', *Comptes Rendus - Biologies*. Elsevier Masson SAS, 339(5–6), pp. 185–196. doi: 10.1016/j.crv.2016.04.009.
- Zhu, H. *et al.* (2020) 'Discovery of *Cytospora* species associated with canker disease of tree hosts from Mount Dongling of China', *MycoKeys*. Pensoft Publishers, 62, pp. 97–121. doi: 10.3897/mycokeys.62.47854.

FIGURAS Y TABLAS.

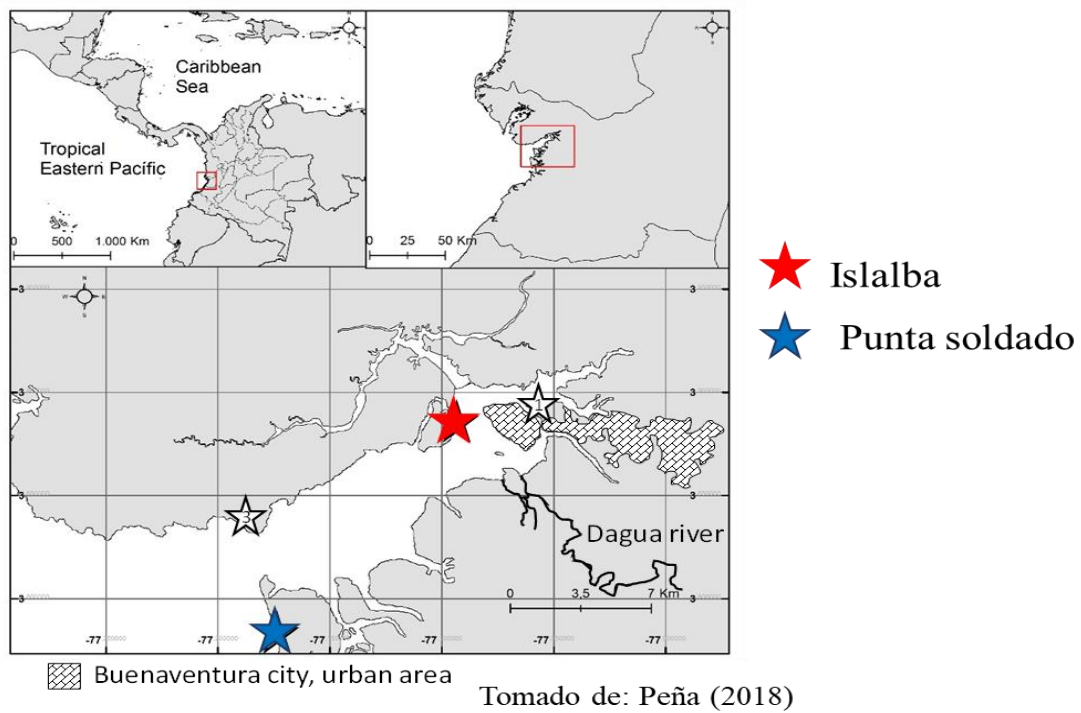


Fig. 1. Ubicación de los sitios de donde provienen las muestras de manglar a las que se les realizó el análisis bioinformático.

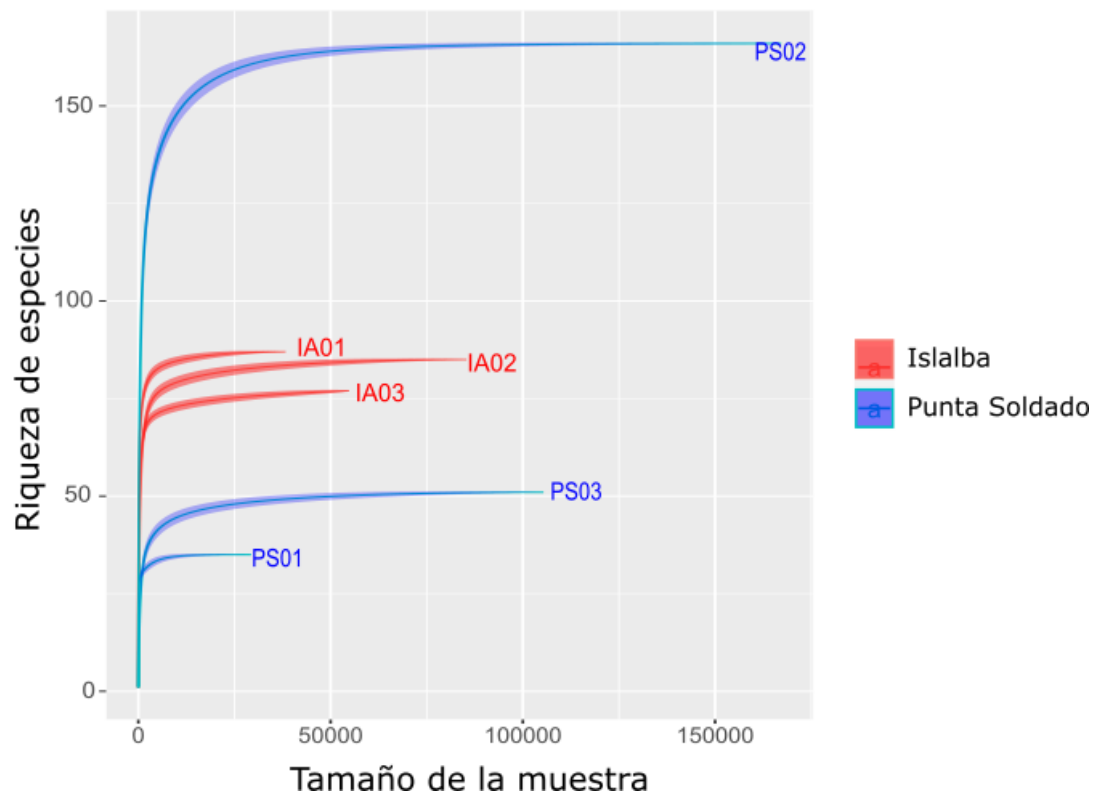


Fig. 2. Curva de rarefacción. IA01, IA02 e IA03, muestras correspondientes a Islalba. PS01, PS02 y PS03, muestras correspondientes a Punta Soldado.

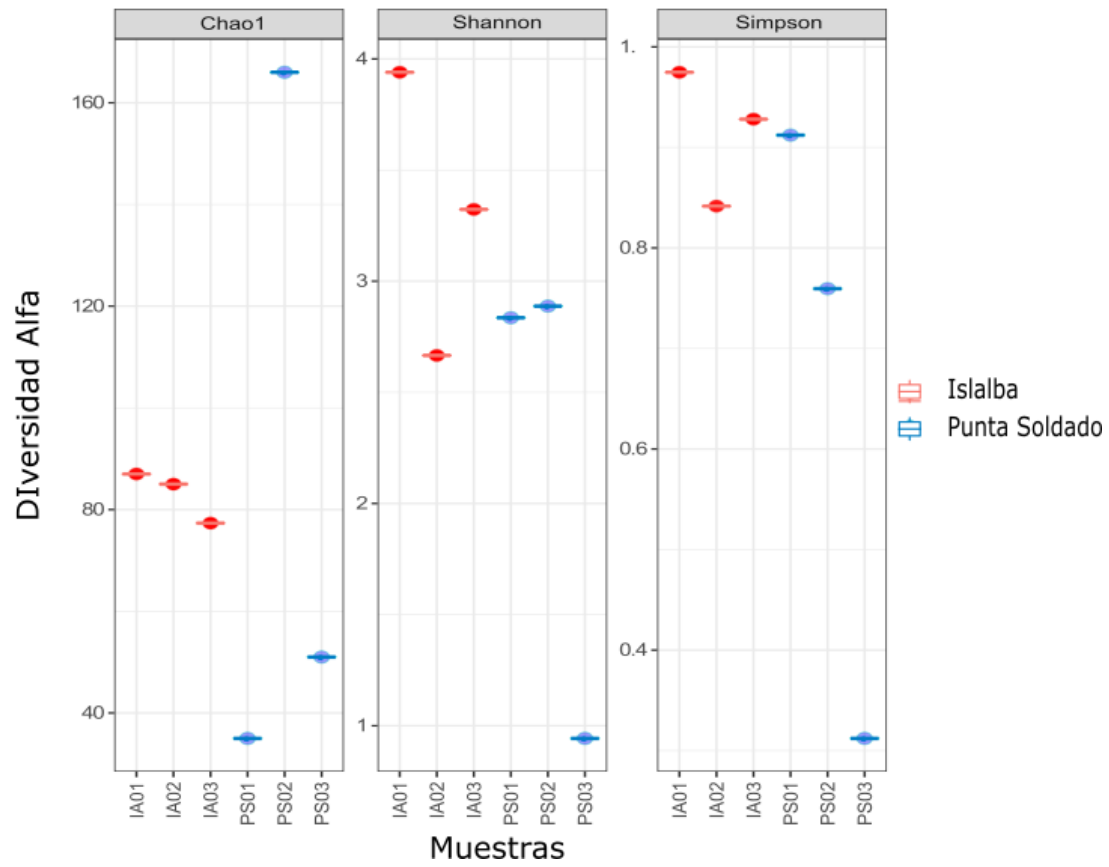


Fig. 3. Índices de diversidad alfa; Chao1, Shannon y Simpson. IA01, IA02 e IA03, corresponden a las muestras de Islalba. PS0, PS02 y PS03, a las de Punta Soldado.

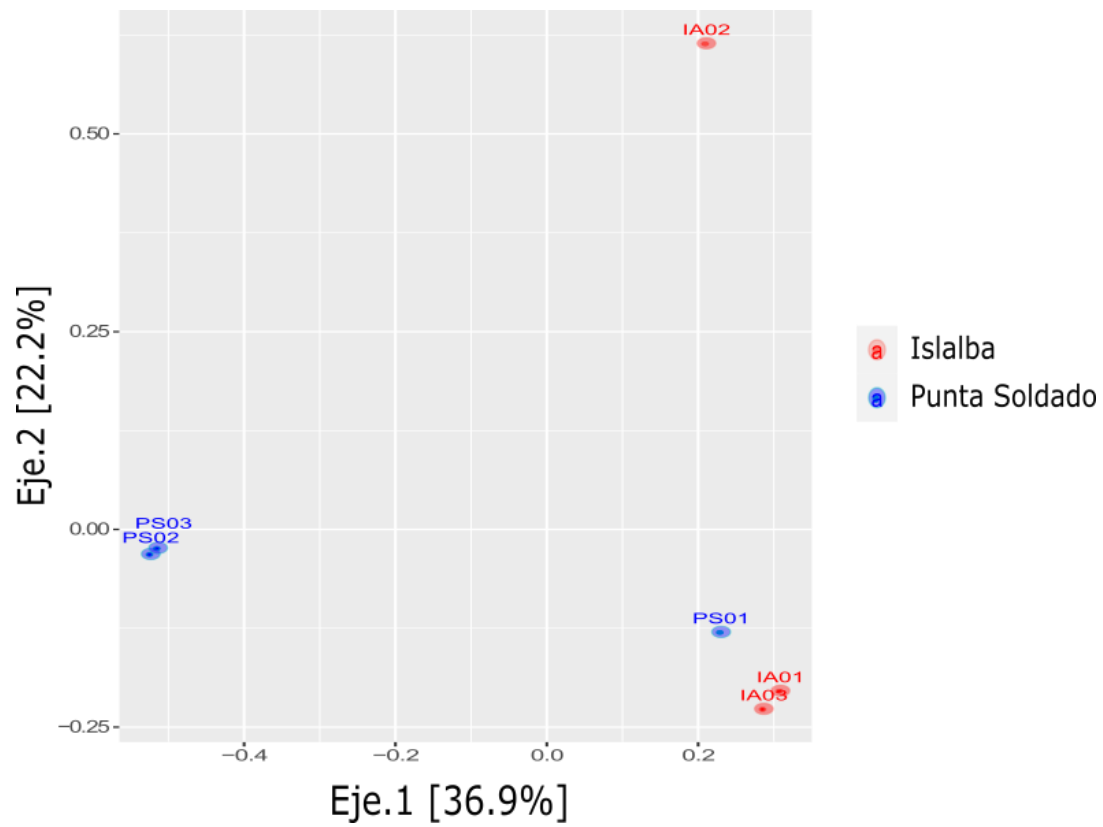


Fig. 4. Análisis de diversidad beta. Mediante el análisis de coordenadas principales (PCoA) basado en Bray-Curtis.

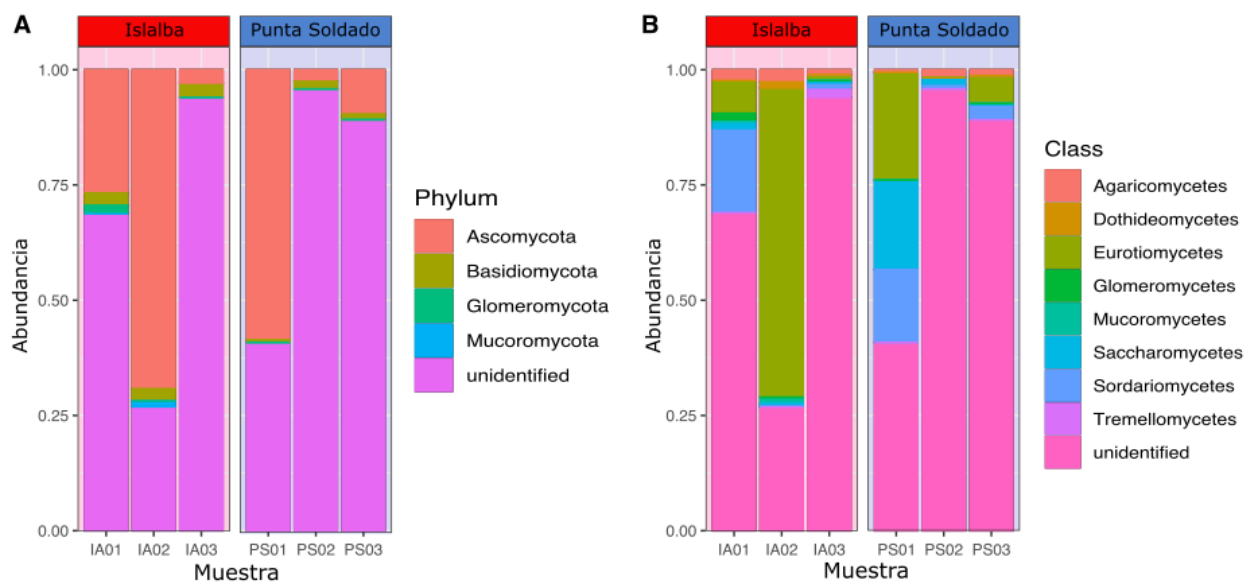


Fig. 5. Frecuencias relativas: A. Clasificación a nivel de *phylum*. B. Clasificación a nivel clase. IA01, IA02 e IA03, corresponden a las muestras de Islalba. PS0, PS02 y PS03, a las de Punta Soldado.

Tabla 1. Grupos taxonómicos más abundantes en cada bosque de manglar.

Nivel taxonómico	Más abundantes	Abundancia*	
		Islalba	Punta Soldado
Phylum	<i>Ascomycota</i>	90.44%	88.45%
	<i>Basidiomycota</i>	7.21%	11.55%
	<i>Mucoromycota</i>	1.33%	0%
	<i>Glomeromycota</i>	1.03%	0%
Clase	<i>Eurotiomycetes</i>	78.86%	37.87%
	<i>Sordariomycetes</i>	11.33%	26.1%
	<i>Saccharomycetes</i>	2.04%	24.47%
	<i>Agaricomycetes</i>	5.07%	11.55%
	<i>Tremellomycetes</i>	1.96%	0%
Orden	<i>Eurotiales</i>	75.86%	37.87%
	<i>Hypocreales</i>	9.61%	23.04%
	<i>Saccharomycetales</i>	2.04%	24.47%
	<i>Agaricales</i>	2.64%	9.58%
	<i>Atheliales</i>	1.46%	1.52%
Familia	<i>Aspergilliaceae</i>	58.72%	13.02%
	<i>Thermoascaceae</i>	17.91%	27.95%
	<i>Hypocreaceae</i>	3.44%	22.35%
	<i>Debaryomycetaceae</i>	0.79%	12.60%
	<i>Psathyrellaceae</i>	1.36%	10.37%
Género	<i>Trichoderma</i>	5.1%	23.41%
	<i>Meyerozyma</i>	1.99%	14.17%
	<i>Coprinellus</i>	3.43%	11.67%
	<i>Penicillium</i>	5.39%	3.86%
	<i>Fusarium</i>	5.93%	2.91%
Especie	<i>T. harzianum</i>	0%	44.18%
	<i>M. caribbica</i>	4.88%	26.75%
	<i>F. oxysporum</i>	14.55%	5.5%
	<i>Candida tropicalis</i>	2.87%	11.99%
	<i>Fibulomyces fusoideus</i>	9.31%	3.49%

*Porcentajes de abundancia excluidas las secuencias no identificadas

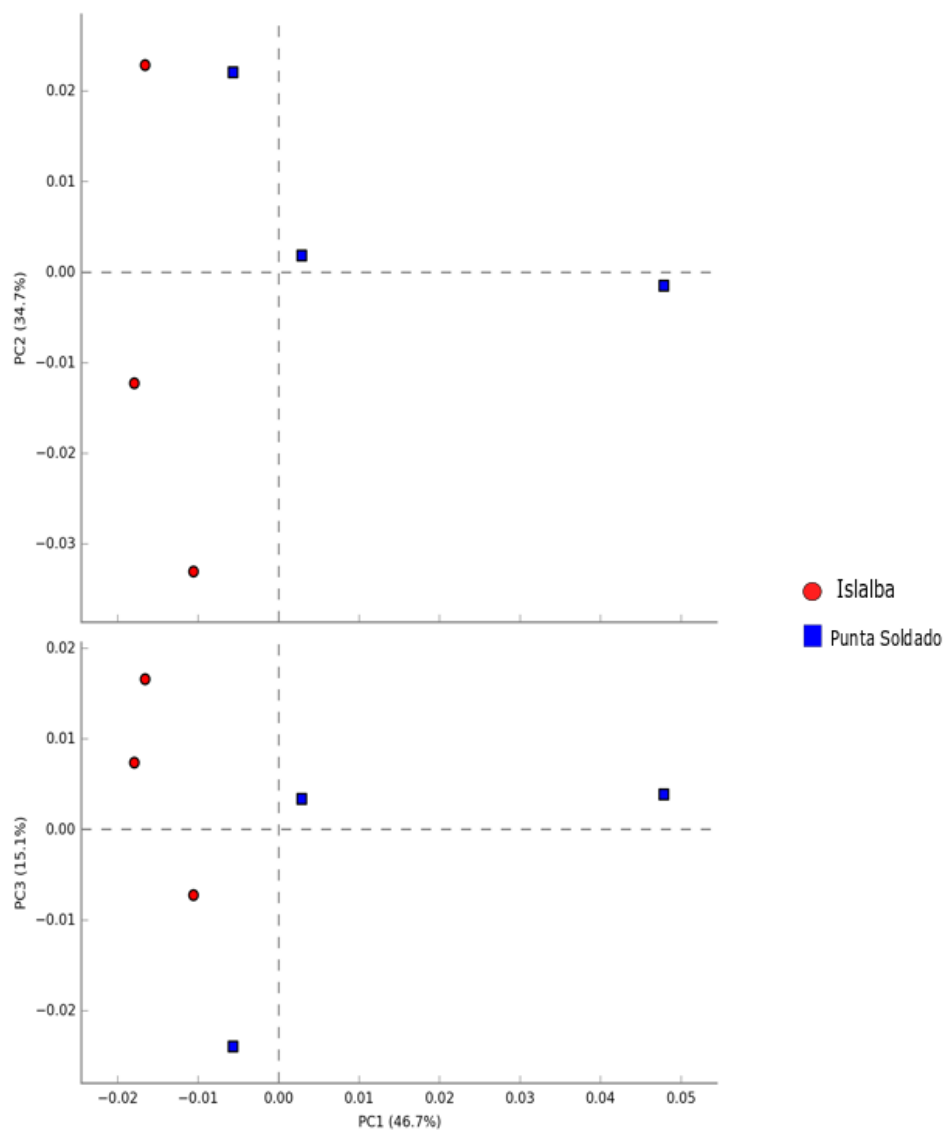


Fig. 6. Análisis de Componentes Principales (PCA) de los genes predichos a partir de la información de la región ITS2.

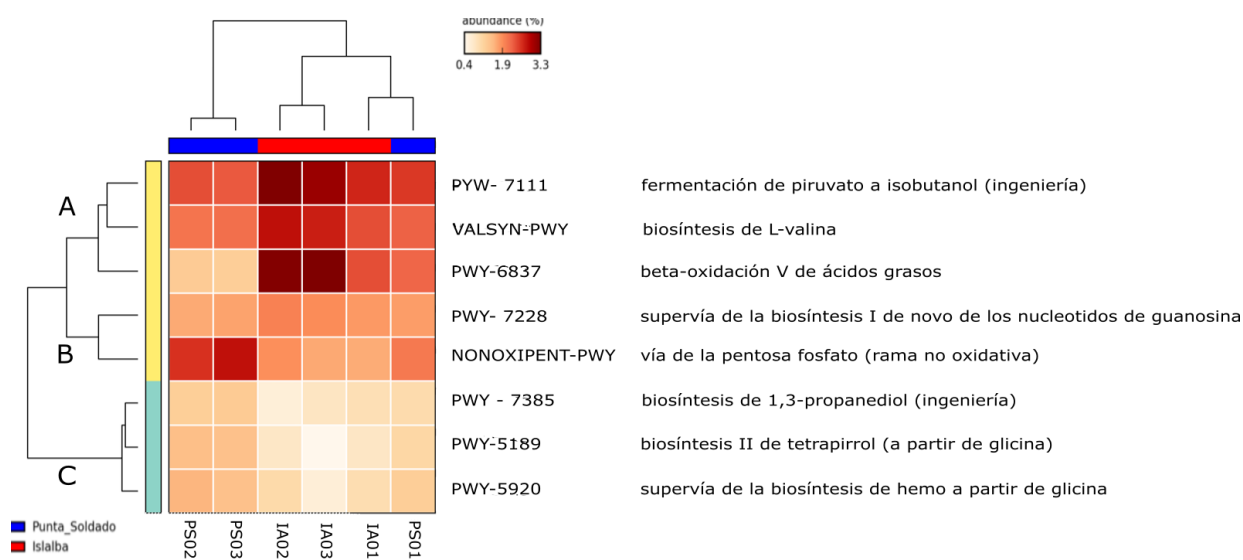


Fig. 7. Mapa de calor y agrupamiento jerárquico de las rutas metabólicas con mayor abundancia y significancia de cada muestreo. A (abundancia alta), B (abundancia media), C (abundancia baja). IA01, IA02 e IA03, corresponden a las muestras de Islalba. PS0, PS02 y PS03, a las de Punta Soldado.

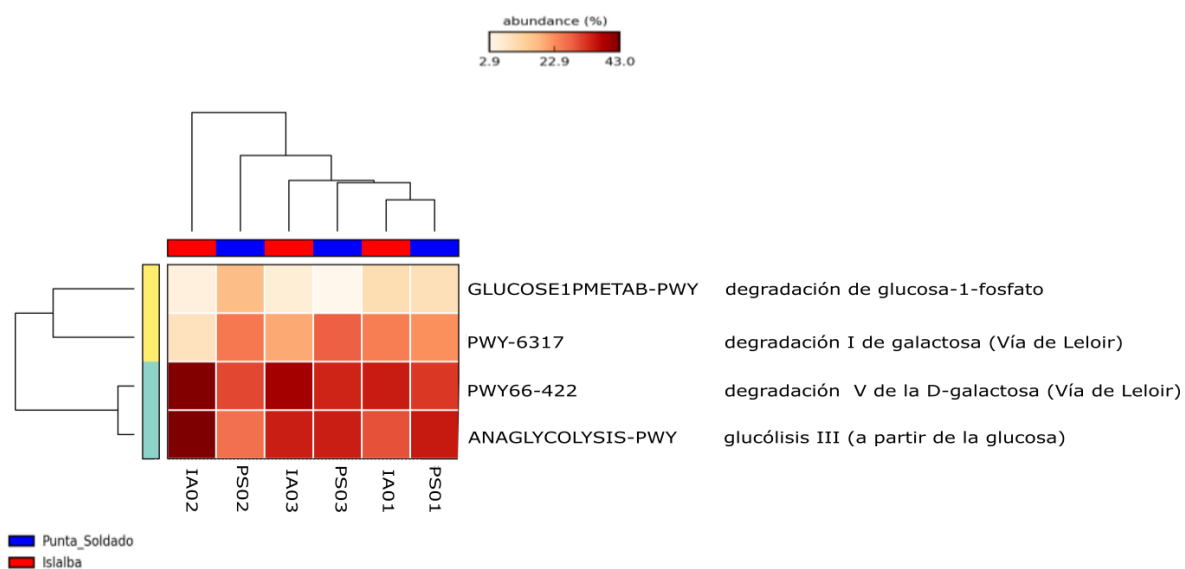


Fig. 8. Mapa de calor de las rutas metabólicas implicadas en la degradación de la celulosa, la hemicelulosa y la pectina. IA01, IA02 e IA03, corresponden a las muestras de Islalba. PS0, PS02 y PS03, a las de Punta Soldado.

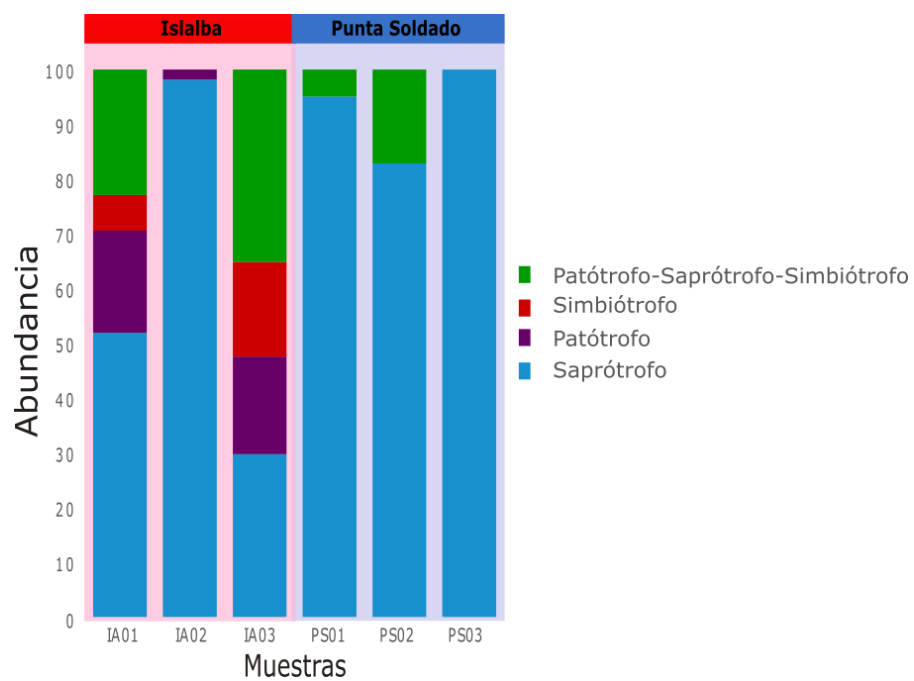


Fig. 9. Clasificación trófica de las comunidades fúngicas. IA01, IA02 e IA03, corresponden a las muestras de Islalba. PS0, PS02 y PS03, a las de Punta Soldado.