
LOS ELEMENTOS POTENCIALMENTE TÓXICOS EN LAS PLANTAS DE MANGLAR: UNA REVISIÓN DE LOS MECANISMOS DE TOLERANCIA INVOLUCRADOS

DANIEL GONZÁLEZ-MENDOZA, ONÉCIMO GRIMALDO JUÁREZ
y LOURDES CERVANTES DÍAZ

RESUMEN

Las plantas de manglar han desarrollado a través de su evolución una serie de mecanismos a nivel celular que le permiten establecerse en ambientes con altas concentraciones de metales. Externamente, involucra la participación de microorganismos rizosféricos, la formación de placas de hierro y modificaciones en sus raíces. A nivel interno, se menciona la participación conjunta de exudados

radicales, metalotioneinas, y fitoquelatinas. La comprensión de los mecanismos de tolerancia a metales por las plantas de manglar representa un factor clave en el conocimiento de la fisiología de estas plantas de gran importancia ecológica y biotecnológica. En este trabajo se describen los mecanismos de tolerancia a elementos potencialmente tóxicos presentes en algunas especies de manglares.

El manglar es un ecosistema que se desarrolla en las planicies y humedales de costas, bahías y estuarios en regiones tropicales y subtropicales del mundo, con árboles que incluyen unas 54 especies, 20 géneros y 16 familias (Das *et al.*, 2002). Las plantas de manglar se caracterizan por ser vivíparas y presentar una serie de adaptaciones que les permiten sobrevivir en suelos inundados y con altas concentraciones de NaCl (500mM), así como por poseer un sistema radical especializado que desempeña las funciones de anclaje al sustrato y suministro de O₂ (Tomlinson, 1986).

Los manglares pueden ser clasificados de acuerdo a los mecanismos para prevenir el ingreso del exceso de sal en sus células en especies secretoras, aquellas que eliminan el exceso de sal a partir de órganos específicos (eg. glándulas secretoras) en las hojas, y especies no secretoras, las que se caracterizan por tener la capacidad de modificar el ingreso de iones específicos mediante el proceso de ultrafiltración en la

raíz para impedir una absorción excesiva de sales (Morgany *et al.*, 1999).

Los bosques de manglar tienen una gran importancia para los ecosistemas costeros ya que ofrecen un hábitat para la protección y desarrollo de diferentes especies acuáticas de importancia ecológica y económica, participan en la productividad y aporte de nutrientes en los sistemas costeros y en el control de la erosión y la intrusión salina, y actúan como barrera para la protección contra tormentas (Lokman y Sulong, 2001; Abduluziz y Al-Khayri, 2003).

Elementos Potencialmente Tóxicos en el Ecosistema de Manglar

El término elementos potencialmente tóxicos (EPT) se refiere a los elementos esenciales y no esenciales que pueden generar síntomas de toxicidad e inhibición del crecimiento en las plantas (Dietz *et al.*, 1999). En el ecosistema costero, la presencia de concentraciones elevadas de EPT tales como Zn, Cu, Cd, Ni, Cr y Hg se debe prin-

cialmente a factores antropogénicos como la urbanización, el desarrollo de zonas turísticas, la industria petrolera, la actividad agropecuaria y el desarrollo de la acuicultura, que aportan cantidades importantes de estos contaminantes, representando un riesgo latente para la estabilidad de las distintas comunidades de las especies de manglar (Cuong *et al.*, 2005).

La anoxia y los cambios del pH, salinidad, materia orgánica y actividad microbiana son factores que modifican las características edáficas del suelo y contribuyen a incrementar la biodisponibilidad, acumulación y movilización de EPT en los ecosistemas de manglar (Lacerda y Abrao, 1984; López-Portillo, 2002; Machado *et al.*, 2002; Gale *et al.*, 2006; Nascimento *et al.*, 2006), donde el incremento de la biodisponibilidad y acumulación de los EPT representa un riesgo a la integridad de plantas así como para otros organismos, debido a que los EPT pueden afectar los niveles superiores de la cadena alimenticia, tanto por ingesta directa como por la bioacumulación a través de la red trófica estuarina (Selvaraj *et al.*, 2004).

PALABRAS CLAVE / Contaminación / Manglares / Metales/ Raíz / Tolerancia /

Recibido: 92/05/2008. Modificado: 20/09/2008. Aceptado: 29/09/2008.

Daniel González-Mendoza. Doctor en Ciencias, Centro de Investigaciones y Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional (Cinvestav-IPN) Mérida, México. Profesor Investigador, Universidad Autónoma de Baja California (UABC). Dirección: Instituto de Ciencias Agrícolas, Carretera a Delta s/n. C.P. 21705, Ejido Nuevo León, Baja California, México. e-mail: daniasaf@gmail.com

Onécimo Grimaldo Juárez. Doctor en Genética Vegetal, Colegio de Postgraduados (COLPOS), Montecillo, México. Profesor Investigador, UABC, México.

Lourdes Cervantes Díaz. Doctor en Ciencias Agropecuarias, COLPOS, Montecillo, México. Profesora-Investigadora, UABC, México.

Efectos de los EPT en los Manglares

Los metales son una fuente potencial de estrés oxidativo porque generan la producción de especies reactivas de O₂ (ERO) y radicales hidroxilo que causan inactivación de enzimas, peroxidación de lípidos y degradación de proteínas. Las plantas han desarrollado mecanismos antioxidantes que contribuyen a la disminución del estrés oxidativo mediante la síntesis de enzimas tales como catalasa, peroxidasa y superóxido dismutasa, que intervienen en la protección y, en consecuencia, en el mantenimiento del balance oxidante/antioxidante (MacFarlane, 2002).

En el caso de las especies de manglares, la exposición a metales puede provocar efectos en su sistema antioxidante, como lo son incrementos en la actividad de las tres enzimas mencionadas (MacFarlane, 2002; Zahng *et al.*, 2007). Generalmente es posible observar que el efecto de la exposición a metales causa un incremento en la actividad de enzimas antioxidantes por un periodo de tiempo determinado, dependiendo de la especie de manglar, concentración del metal, tejido analizado y tiempo de duración del estrés. Posteriormente se observa que la generación de ERO en los distintos tejidos de las plantas de manglar puede ocasionar oxidación de ácidos nucleicos, lipoperoxidación de ácidos grasos asociados a proteínas de membrana y disminución del proceso fotosintético, así como la toma y transporte de nutrientes (Zhang *et al.*, 2007; González-Mendoza *et al.*, 2007a). Los cambios observados en las actividades de las enzimas antioxidantes en las plantas de manglar ha motivado que las respuestas bioquímicas, como la actividad de enzimas antioxidantes, sean consideradas como posibles biomarcadores de efecto para determinar el estrés que provocan de los iones metálicos en el manglar (MacFarlane *et al.*, 2001; Zhang *et al.*, 2007).

Interacción EPT - Manglar

Los cambios evolutivos que han dado origen a la tolerancia en diferentes especies de plantas, están representados por el desarrollo de una serie de mecanismos eficientes y específicos (procesos adaptativos) que permiten mantener dentro de rangos fisiológicos permisibles la toma de elementos esenciales, además de proporcionar la capacidad de inactivar metabólicamente a los elementos esenciales y no esenciales cuando representan un riesgo para la integridad celular (Cai y Ma 2002).

En el caso de las plantas de manglar, diversos estudios indican que éstas son tolerantes a la presencia de EPT debido a la participación de diversos mecanismos de tolerancia que han desarrollado a través de su proceso evolutivo. Trabajos realizados en plántulas de *Rhizophora mangle* L., *R. mucro-*

nata L., *Avicennia alba* L., *Kandelia candel* L., y *Aegiceras comiculatum* L. expuestas a Pb, Hg, Cd, Cu y Zn sugieren que la tolerancia de los manglares a los EPT puede ser dividida en mecanismos externos de tolerancia tales como la: formación de placas de hierro y microorganismos, y mecanismos internos de tolerancia que incluyen precipitación de los iones de EPT por grupos sulfuros extracelulares, síntesis de exudados radicales, compuestos orgánicos y desarrollo de glándulas secretoras, presentes en el tejido foliar de ciertas especies de manglar que eliminan el exceso de iones en el tejido (Walsh *et al.*, 1979; Thomas, 1984; Ronghua y Lin, 1989).

Mecanismos Externos de Tolerancia

En los manglares el proceso de adsorción de metales puede ser influenciado por la presencia de placas de hierro (Hansel *et al.*, 2001), compuestas generalmente de ferrihidrita (63%) y goetita (32%), y en menor proporción de siderita (5%). Estas placas pueden moderar la absorción de iones a través de las raíces e inducir una mayor acumulación de iones en la rizosfera presente en manglares (Kirby *et al.*, 2002). Esto ha sido observado en plantas de *R. mangle* y *K. candel*, en donde la formación de placas de hierro influye en la biodisponibilidad de Zn, Fe y Cd (Machado *et al.*, 2005; Jingchun *et al.*, 2008). Resultados similares han sido obtenidos en otras plantas donde los grupos funcionales de hidróxidos de hierro secuestran diferentes iones (As, Cu, Zn, Mn; Meng *et al.*, 2002; Liu *et al.*, 2004). Sin embargo, aun cuando existen evidencias de la participación de las placas de hierro en la retención de iones en la rizosfera de manglares, es importante continuar estudios básicos que evalúen la participación de estos compuestos en la tolerancia a EPT.

Por otra parte, actualmente se conoce de la presencia en la comunidad rizosférica de microorganismos asociados a los manglares que participan en la absorción y retención de metales. En este sentido, Mendes de Souza *et al.* (2005) encontraron que cepas de *Cunninghamella elegans* aisladas del sedimento de manglar mostraban la retención de Cu mediante la precipitación intracelular por polifosfatos. De manera similar se han identificado microorganismos en la rizosfera de *Laguncularia racemosa* y *Avicennia germinans* que pueden generar ácidos orgánicos que participaban en la absorción de iones por la raíz, contribuyendo posiblemente en la tolerancia a EPT (Vázquez *et al.*, 2000).

Reportes recientes mencionan que el desarrollo del sistema radicular (SR) influye directamente en la absorción de metales, ya que González-Mendoza *et al.* (2007b) encontraron que a menor desarrollo del SR mayor absorción de Cu y Cd en plantas de *A. germinans*, presentando las plantas con mayor SR una menor acumulación de

metales, debido posiblemente a la presencia de exudados radicales (e.g. ácidos orgánicos) que podrían disminuir en forma notable la toma de esos iones por la raíz.

Por otra parte, la capacidad de *A. germinans* de acumular altas concentraciones de Cu y Cd en la raíz (3000ppm) y en menor proporción en las partes aéreas (5ppm), indica una posible estrategia de exclusión por parte de la planta, en donde la raíz actúa como una barrera para evitar la transferencia de estos metales al tejido foliar (Baker, 1981; Vogel-Mikuš *et al.*, 2006; González-Mendoza *et al.*, 2007b). Con base en la información disponible es posible sugerir que las especies de manglar son plantas fitoestabilizadoras, debido a que las altas concentraciones de metales son detectadas principalmente en raíz. Resultados similares han sido reportados por MacFarlane *et al.* (2003), Chen y Chen (2005) y Jingchun *et al.* (2008) en plantas de *A. marina* y *K. candel* expuestas a Cu y Cd, respectivamente.

Mecanismos Internos de Tolerancia

El entendimiento de las bases moleculares y fisiológicas de los mecanismos y estrategias que las plantas han desarrollado como resultado de la interacción con los EPT es complejo, debido a que involucra una serie de etapas en las cuales se produce la activación de diferentes procesos que actúan a distintos niveles de organización. Se ha demostrado que los exudados radicales están formados principalmente por ácidos orgánicos (AO) de bajo peso molecular, generados principalmente a partir del ciclo de ácidos tricarbónicos (Young *et al.*, 1998). La importancia de los AO en la tolerancia a metales en el sistema radical de manglares se debe a que pueden influir en la solubilidad de elementos esenciales y no esenciales de manera directa, mediante la acidificación, quelación, precipitación y procesos de óxido-reducción en la rizosfera, y de forma indirecta a través de efectos en la actividad microbiana, en las propiedades físicas de la rizosfera y en la dinámica de crecimiento de la raíz (McKee y Mendelsohn, 1987; Marschner, 1995).

La participación de los AO en la tolerancia a metales en manglares se observa principalmente en plantas expuestas a Cd, como lo confirma los trabajos realizados por Haoliang *et al.* (2007) quienes demostraron que al exponer plantas de *K. candel* al Cd se presenta una mayor producción de AO asociados con la tolerancia a ese elemento, evitando así la entrada a la célula, lo cual sugiere una posible estrategia de exclusión por parte de las plantas de manglar que podría involucrar la participación de AO en los ápices radicales, favoreciendo la disminución de las concentraciones fitotóxicas de metales. El efecto de estos AO está bien documentado en la planta acuática *Phragmites*

australis y en *Zea mays* (Ederli *et al.*, 2004; Wójcik y Tukiendorf, 2005), donde la producción de AO y la presencia de una mayor lignificación de la raíz favorecen la retención de metales en la rizosfera.

Fitoquelatinas y Metalotioneínas en Manglares

La quelación es la capacidad de una molécula para formar un complejo con un metal y así formar un nuevo compuesto con propiedades químicas diferentes al original. Es un proceso homeostático en el que participan los ligandos de alta afinidad como las fitoquelatinas (FQ) y las metalotioneínas (MT), las cuales contribuyen a mantener estable la concentración de iones de metales en el citosol (Clemens, 2001). Los ligandos de alta afinidad mejor caracterizados en las células de plantas (Zenk, 1996) son las fitoquelatinas (FQ) y las metalotioneínas (MT).

En las plantas, las FQ son péptidos con la fórmula general $(\gamma\text{-Glu-Cys})_n\text{-Gly}$ ($n=2-11$), donde las estructuras $(\gamma\text{-Glu-Cys})_2\text{-Gly}$ (FQ₂) y $(\gamma\text{-Glu-Cys})_3\text{-Gly}$ (FQ₃) son las más comunes (Cobbett y Goldsbrough, 2002). El mecanismo de acción de las FQ en las plantas consiste en la formación de complejos no tóxicos con iones de metales mediante la interacción con los grupos tiol de cisteína (Cys), formando un complejo FQ-metal de bajo peso molecular (CBPM) que se une a iones sulfuro (S²⁻) en el citosol estabilizando al CBPM y formando moléculas complejas de alto peso molecular (CAPM; Hirata *et al.*, 2005). Posteriormente, estas moléculas atraviesan el tonoplasto, posiblemente usando proteínas transportadoras tipo ABC; una vez dentro de la vacuola, los AO presentes (malato, citrato, oxalato) retienen a los iones de los metales y disocian el complejo FQ-metal (Salt y Rauser, 1995).

A su vez, las MT son proteínas de bajo peso molecular (4-8kDa) generadas transcripcionalmente y con capacidad de ligar iones metálicos por su alto contenido en residuos de cisteína (30% del total de la proteína) para evitar así una intoxicación por metales. Las MT presentes en las plantas se agrupan en cuatro tipos (Mt1, Mt2, Mt3 y Mt4) de acuerdo con el ordenamiento de los residuos de cisteína en la proteína y fueron identificadas por primera vez en embriones maduros de trigo como una proteína quelante del Zn (Cobbett y Goldsbrough, 2002). El mecanismo de acción de las MT en la regulación homeostática y la tolerancia a metales en las plantas no se conoce con exactitud; sin embargo, se ha reconocido su participación en la tolerancia a metales en diferentes especies de plantas, como es el caso de *Oryza sativa* y *Arabidopsis thaliana* al ser tratadas con Cu, Cd y Zn (Hsieh *et al.*, 1996). La información relevante sobre la acción de EPT a nivel molecular en la inducción de la expresión de los

genes metalotioneína y fitoquelatina sintetasa (enzima clave en la producción de FQ) en manglares es relativamente reciente.

Resultados obtenidos por González-Mendoza *et al.* (2007c) y Usha *et al.* (2007) de manera independiente, sugieren que la exposición de plantas de *Avicennia germinans* y *A. marina* a diferentes dosis subletales de Cd y Cu son capaces de inducir la expresión diferencial de los genes de metalotioneína y fitoquelatina sintetasa. En este contexto, la inducción de transcritos de los genes de las MT en diferentes tejidos de estas plantas de manglar coincide con las observaciones de Roosens *et al.* (2003) en las plantas acuáticas *Typha latifolia* y *Thlaspi caerulescens* cuando eran sometidas a bajas concentraciones de Cu y Cd. Lo mismo reportan Zhang *et al.* (2005) con respecto a la expresión del gen de la fitoquelatina sintetasa en plantas de *Triticum* spp. y *Allium sativum*, expuestas a metales. Esto indica que ambos genes en las plantas de manglar podrían tener una función en la desintoxicación de metales esenciales y no esenciales.

Conclusiones

Las plantas de manglar han desarrollado a través de su proceso evolutivo una serie de mecanismos bioquímicos para poder crecer en ambientes con elevadas concentraciones de elementos esenciales y no esenciales. No obstante, la mayoría de los estudios de elementos potencialmente tóxicos en manglares se han realizado a nivel de laboratorio o en microcosmos. En consecuencia, se tiene poco conocimiento sobre la respuesta de los mecanismos de tolerancia presentes en estas plantas a nivel de ecosistema. Futuros estudios en estas especies deben involucrar la aplicación de herramientas moleculares y bioquímicas a nivel de ecosistema, así como utilizar a *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle* como plantas modelos para conocer mejor el modo de acción de los mecanismos de tolerancia en el mantenimiento homeostático de las células vegetales presentes en las especies de manglar del continente americano.

REFERENCIAS

Abdulaziz M, Al-Khayri JM (2003) Micropropagation of grey mangrove *Avicennia marina*. *Plant Cell Tissue Org. Cult.* 72: 87-93.

Baker AM (1981) Accumulators and excluders: Strategies in the response of plants to heavy metals. *J. Plant. Nutr.* 3: 643-654.

Beefing WG, Nieuwenhuize J, Stoeppler M, Mohl C (1982) Heavy-metal accumulation in salt marshes from the western and eastern Scheldt. *Sci. Total Env.* 25: 199-223.

Brooks R, Lee J, Reeves R, Jaffre T (1977) Detection of nickeliferous rocks by analysis of herbarium specimens of indicator plants. *J. Geochem. Explor.* 7: 49-57.

Cai Y, Ma LQ (2002) Metal tolerance, accumulation and detoxification in plants with emphasis on

arsenic in terrestrial plants. En Cai Y, Braids O (Eds.) *Biogeochemistry of Environmentally Important Trace Elements*. Oxford University Press. Washington DC, EEUU. pp. 95-114.

Clemens S (2001) Review: molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis. *Planta* 21: 457-486.

Cobbett C, Goldsbrough P (2002) Phytochelatin and metallothioneins: roles in heavy metal detoxification and homeostasis. *Annu. Rev. Plant Biol.* 53: 159-182.

Chen G, Chen G (2005) Distribution, migration and purifying effect of cadmium in artificial *Avicennia marina* wetland system. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao* 16: 550-554.

Cuong D, Bayen S, Wurl O, Karuppih S, Wong KKS, Sivasothi N, Obbard JP (2005) Heavy metal contamination in mangrove habitats of Singapore. *Mar. Poll. Bull.* 50: 1732-1738.

Das AB, Parida A, Basak UC, Das P (2002) Studies on pigments, proteins and photosynthetic rates in some mangroves and mangrove associates from Bhitarkanika Orissa. *Mar. Biol.* 141: 415-422.

Dietz KJ, Baier M, Krämer U (1999) Free radicals and reactive oxygen species as mediators of heavy metal toxicity in plants. En Prasad MNV, Hagemeyer J (Eds.) *Heavy Metal Stress in Plants: From Molecules to Ecosystems*. Springer. Berlín, Alemania. pp. 73-97.

Ederli L, Reale L, Ferranti F, Pasqualini S (2004) Responses induced by high concentration of cadmium in *Phragmites australis* roots. *Physiol. Plant.* 121: 66-74.

Gale SA, King CK, Hyne RV (2006) Chronic sublethal sediment toxicity testing using the estuarine amphipod *Melita plumulosa* (Zeidler): evaluation using metal-spiked and field-contaminated sediments. *Env. Toxicol. Chem.* 25: 1887-1898.

González-Mendoza D, Ceja-Moreno V, Gold-Bouchot G, Escobedo-Gracia Medrano RM, Del-Río M, Valdes-Lozano D, Zapata-Pérez O (2007a) The influence of radical architecture on cadmium bioaccumulation in the black mangrove, *Avicennia germinans* L. *Chemosphere* 67: 330-334.

González-Mendoza D, Espadas y Gil F, M. Santamaría J, Zapata-Pérez O (2007b) Multiple effects of cadmium on the photosynthetic apparatus of *Avicennia germinans* L. as probed by OJIP chlorophyll fluorescence measurements. *Z. Naturforsch. C, J. Biosci.* 62: 265-272.

González-Mendoza D, Quiroz Moreno A, Zapata-Pérez O (2007c) Coordinated expression of phytochelatin synthase gene and metallothionein gene in the black mangrove (*Avicennia germinans*) under heavy metal stress. *Aquat. Toxicol.* 83: 306-314.

Gomez-Ariza JL, Giraldez I, Sanchez-Rhodes D, Morales E (1999) Metal re-adsorption and redistribution during analytical fractionation of trace elements in oxic estuarine sediments. *Anal. Chim. Acta* 399: 295-307.

Hall JL (2002) Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. *J. Exp. Bot.* 53: 1-11.

Hansel CM, Fendorf S, Sutton S, Newville M (2001) Characterization of Fe plaque and associated metals on the roots of mine-waste impacted aquatic plants. *Env. Sci. Technol.* 35: 3863-3868.

Haoliang Lu, Chongling Y, Jingchun L. (2007) Low-molecular-weight organic acids exuded by Mangrove (*Kandelia candel* (L.) Druce) roots and their effect on cadmium species change in the rhizosphere. *Env. Exp. Bot.* 61: 159-166.

Hirata K, Tsuji N, Miyamoto K (2005) Biosynthetic regulation of phytochelatin, heavy metal-binding peptides. *J. Biosci. Bioeng.* 100: 593-599.

Hsieh HM, Liu WK, Chang A, Huang PC (1996) RNA expression patterns of a type 2 metallothionein-like gene from rice. *Plant Mol. Biol.* 32: 525-529.

Jingchun L, Chongling Y, Ruifeng Z, Haoliang L, Guangqiu Q (2008) Speciation Changes of Cad-

- mium in Mangrove (*Kandelia candel* (L.) Rhizosphere Sediments. *Bull. Env. Contam. Toxicol.* 80: 231-236.
- Kirby J, Maher W, Chariton A, Krikowa F (2002) Arsenic concentrations and speciations in a temperate mangrove ecosystem, NSW Australia. *Appl. Organomet Chem.* 16: 192-201.
- Lacerda LD, Abrao JJ (1984) Heavy metal accumulation by mangrove and saltmarsh intertidal sediments. *Rev. Bras. Bot.* 7: 49-52.
- López Portillo J, Escurra E (2002) Los manglares de México: una revisión. *Madera y Bosques.* N° Esp.: 27-52.
- Liu WJ, Zhu YG, Smith FA, Smith SE (2004) Do iron plaque and genotypes affect arsenate uptake and translocation by rice seedlings (*Oryza sativa* L.) grown in solution culture?. *J. Exp. Bot.* 55: 1707-1713
- Lokman H, Sulong I (2001) *Mangroves of Terengganu.* Kolej Universiti Sains and Teknologi Malaysia / Forestry Department of Peninsular Malaysia. Malaysia. 24 pp.
- MacFarlane GR (2002) Leaf biochemical parameters in *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh as potential biomarkers of heavy metal stress in estuarine ecosystems. *Mar. Poll. Bull.* 44: 244-256.
- MacFarlane GR, Burchett MD (2001) Photosynthetic pigments and peroxidase activity as indicators of heavy metal stress in the Grey Mangrove *Avicennia marina* (Forsk.) Veirh. *Mar. Poll. Bull.* 42: 233-240.
- MacFarlane GR, Pulkownik A, Burchett MD (2003) Accumulation and distribution of heavy metals in the grey mangrove, *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. under field conditions: biological indication potential. *Env. Poll.* 123: 139-151.
- McKee KL, Mendelsohn IA (1987) Root metabolism in the black mangrove (*Avicennia Germinans* (L.): response to hypoxia. *Env. Exp. Bot.* 27: 147-156.
- Machado W, Silva-Filho EV, Oliveira RR, Lacerda LD (2002) Trace metal retention in mangrove ecosystems in Guanabara Bay, SE Brazil. *Mar. Poll. Bull.* 44: 1277-1280.
- Machado W, Gueiros BB, Lisboa-Filho SD, Lacerda LD (2005) Trace metals in mangrove seedlings: role of iron plaque formation. *Wetl. Ecol. Manag.* 13:199-206.
- Marschner H (1995) *Mineral Nutrition in Higher Plants.* 2nd ed. Academic Press. Londres, RU. 889 pp.
- Marquès L, Cossegal M, Bodin S, Czernic P, Lebrun, M (2004) Heavy metal specificity of cellular tolerance in two hyperaccumulating plants, *Arabidopsis halleri* and *Thlaspi caerulescens*. *New Phytol.* 164: 289-295.
- Mendez de Souza P, Marinho, PH, Lima, MA (2005) Copper influence on polyphosphate metabolism of *Cunninghamella elegans*. *Braz. J. Microbiol.* 36: 315-320
- Meng XG, Korfiatis, GP, Bang S, Bang, KW (2002) Combined effects of anions on arsenic removal by iron hydroxides. *Toxicol. Lett.* 133: 103-111.
- Morgany T, Sivasothi N, Ng PKL, Soong BC, Tan HTW, Tan KS, Tan TK (1999) A guide to mangroves of Singapore. En Peter K, Ng L, Sivasothi N (Eds.) *The Ecosystem and Plant Diversity.* Singapore Science Centre. Singapore. Vol. 1. pp. 70-88.
- Nascimento SF, Kurzweil H, Wruss W, Fenzl N (2006) Cadmium in the amazonian guajará estuary: Distribution and remobilization. *Env. Poll.* 140: 29-42.
- Ronghua C, Lin P (1989) Adsorption and removal of mercury by mangrove seedlings. *Acta Sci. Circumst.* 9: 218-224.
- Roosens N, Verbruggen N, Meerts P, Ximénez-Embún P, Smith JAC (2003) Natural variation of cadmium tolerance and its relationship to metal hyperaccumulation for seven populations of *Thlaspi caerulescens* from Western Europe. *Plant Cell Env.* 26: 1657-1672.
- Salt DE, Rauser WE (1995) MgATP-dependent transport of phytochelatin across the tonoplast of oat roots. *Plant Physiol.* 107: 1293-1301.
- Selvaraj K, Ram Mohan V, Szefer P (2004) Evaluation of metal contamination in coastal sediments of the Bay of Bengal, India: geochemical and statistical approaches. *Mar. Poll. Bull.* 49: 174-185.
- Thomas Eong OJ (1984) Effects of the heavy metals Zn and Pb on *R. mucronata* and *A. alba* seedlings. En Soepadmo E, Rao AM, MacIntosh MD (Eds.). *Proc. Asian Symp. on Mangroves and Environment; Research and Management.* ISME. Malaysia. pp. 568-574.
- Tomlinson PB (1986) *The Botany of Mangroves.* Cambridge University Press. Cambridge, RU. pp. 3-22.
- Usha B, Prashanth SR, Parida A (2007). Differential expression of two metallothionein encoding genes during heavy metal stress in the mangrove species *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. *Curr. Sci.* 93:1215-1219.
- Vázquez P, Holguin G, Puente ME, Lopez-Cortes A, Bashan Y (2000) Phosphate-solubilizing microorganisms associated with the rhizosphere of mangroves in a semiarid coastal lagoon. *Biol Fert. Soil.* 30: 460-468.
- Vogel-Mikuš K, Pongrac P, Kump P, Nečemer M, Regvar M (2006) Colonisation of a Zn, Cd and Pb hyperaccumulator *Thlaspi praecox* Wulfen with indigenous arbuscular mycorrhizal fungal mixture induces changes in heavy metal and nutrient uptake. *Env. Poll.* 139:362-371.
- Walsh G, Karen E, A insworth A, Rebekah R (1979) Resistance of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) seedlings to lead, cadmium and mercury. *Bi-tropica* 11: 22-27.
- Wójcik M, Tukiendorf A (2005) Cadmium uptake, localization and detoxification in *Zea mays*. *Biol. Plant.* 49: 237-245.
- Young CC, Chang CH, Chen LF, Chao CC (1998) Characterization of the nitrogen fixation and ferric phosphate solubilizing bacteria isolated from a Taiwan soil. *J. Chin. Agr. Chem. Soc.* XX???: 201-210.
- Zhang B, Georgiev, O, Hagmann M, Günes Ç, Cramer, M, Faller P, Vasák M, Schaffner W (2003) Activity of metal-responsive transcription factor 1 by toxic heavy metals and H₂O₂ in vitro is modulated by metallothionein. *Mol. Cell. Biol.* 23: 8471-8485.
- Zhang H, Xu W, Guo JZ, Ma M (2005) Coordinated responses of phytochelatin and metallothioneins to heavy metals in garlic seedlings. *Plant Sci.* 169: 1059-1065.
- Zhang FQ, Wang YS, Lou ZP, Dong JD (2007) Effect of heavy metal stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of two mangrove plant seedlings (*Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza*) *Chemosphere* 67: 44-50.
- Zenk MH (1996) Heavy metal detoxification in higher plants a review. *Gene* 179: 21-30.

THE POTENTIALLY TOXIC ELEMENTS IN MANGROVE PLANTS: A REVIEW OF THE MECHANISMS OF TOLERANCE INVOLVED

Daniel González-Mendoza, Onécimo Grimaldo Juárez and Lourdes Cervantes Díaz

SUMMARY

Mangroves have developed through evolution a number of potential mechanisms at the cellular level that let them settle in environments with high concentrations of metals. Externally, they involve the participation of rhizosphere microorganisms, the formation of iron plaques and changes in their roots. Internally, they involve the participation of radical exudates, metallothioneins, and phytochelatin.

The comprehension of metal tolerance mechanisms by mangroves is a key factor in understanding of the physiology of these plants of great significance to ecology and biotechnology. This paper describes the mechanisms of tolerance to potentially toxic elements present in some species of mangroves.

OS ELEMENTOS POTENCIALMENTE TÓXICOS NO MANGUEZAL PLANTAS: REVISÃO DOS MECANISMOS DE TOLERÂNCIA INVOLUCRADOS

Daniel González-Mendoza, Onécimo Grimaldo Juárez e Lourdes Cervantes Díaz

RESUMO

As plantas de manglar desenvolveram através de sua evolução uma série de mecanismos potenciais a nível celular que lhe permitem se estabelecer em ambientes com altas concentrações de metais: externamente, envolve a participação de microorganismos rizosféricos, a formação de placas de ferro e modificações em suas raízes. Ao nível interno menciona-se a participação conjunta de exudados radicais,

metalotioneinas, e fitoquelatinas. O entendimento dos mecanismos de tolerância a metais, pelas plantas de mangue pode representar um fator chave que no conhecimento da fisiologia destas plantas têm grande importância ecológica e biotecnológica. Nesta revisão realiza-se uma breve descrição dos mecanismos de tolerância a elementos potencialmente tóxicos presentes em algumas espécies de manguezais.