

**Universidad Central de Venezuela
Facultad de Ciencias
Postgrado en Ecología**



**ASPECTOS ECOLÓGICOS DE COMUNIDADES
MICROBIANAS HETEROTRÓFICAS ASOCIADAS A LA
PLANICIE DE INUNDACIÓN DEL RÍO MAPIRE (EDO.
ANZOÁTEGUI)**

Tutor: Dra. Nora Malaver
Instituto de Zoología y Ecología Tropical

Tesis Doctoral presentada por
la Lic. Alejandra Carolina
Zamora Figueroa ante la
Ilustre Universidad Central
de Venezuela como requisito
parcial para optar al título de
Doctor en Ciencias mención
Ecología

Caracas, Septiembre de 2011

ÍNDICE GENERAL

	PÁG.
DEDICATORIA	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
ÍNDICE DE TABLAS	iv
ÍNDICE DE FIGURAS	v
RESUMEN	viii
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. ANTECEDENTES	6
1.2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	10
2. ÁREA DE ESTUDIO	13
2.1. DISEÑO MUESTRAL	15
2.2. DISEÑO EXPERIMENTAL	17
3. CAPÍTULO I. DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DE LA COMUNIDAD MICROBIANA EN EL GRADIENTE DE INUNDACIÓN DEL RÍO MAPIRE	
3.1. RESUMEN	19
3.2. INTRODUCCIÓN	20
3.3. MATERIALES Y MÉTODOS	22
3.4. RESULTADOS	27
3.5. DISCUSIÓN	65
3.6. CONCLUSIONES	75
4. CAPÍTULO II. EFECTO DE LOS CAMBIOS FÍSICOQUÍMICOS DEL SUELO SOBRE LA ACTIVIDAD MICROBIANA EN EL GRADIENTE DE INUNDACIÓN DEL RÍO MAPIRE	
4.1. RESUMEN	77
4.2. INTRODUCCIÓN	78
4.3. MATERIALES Y MÉTODOS	80
4.4. RESULTADOS	84
4.5. DISCUSIÓN	101
4.6. CONCLUSIONES	107
5. CAPÍTULO III. PARTICIPACIÓN DE LA COMUNIDAD MICROBIANA HETEROTRÓFICA DEL SUELO EN LA BIOGEOQUÍMICA DEL BOSQUE INUNDABLE	
5.1. RESUMEN	109
5.2. INTRODUCCIÓN	110
5.3. MATERIALES Y MÉTODOS	112
5.4. RESULTADOS	118
5.5. DISCUSIÓN	139
5.6. CONCLUSIONES	160
6. CONSIDERACIONES FINALES	162
7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	172
8. ANEXOS	
8.1. ANEXO A	192
8.2. ANEXO B	221

DEDICATORIA

Este trabajo lo dedico a mis padres, Francisco y Aída, quienes han sido el pilar de mi vida, mi ejemplo a seguir...

También quiero dedicar este trabajo a mi mentor, el Dr. Jesús “Chucho” Ramos (QEPD), quien fue un profesor y amigo, quien me inició por este camino de la investigación de la ecología microbiana...

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al FONACIT, institución que financió mi permanencia en el Postgrado en Ecología, así como todos los aspectos relacionados con la realización de esta Tesis Doctoral.

Asimismo, al Postgrado en Ecología, especialmente a Herminia, por brindarme apoyo incondicional durante todo mi desempeño.

A mi Tutora, la Dra. Nora Malaver, por su guía y apoyo en mi desempeño como estudiante.

A mi esposo, Nelson Moncada, porque además de apoyarme moralmente, también fue mi asistente en campo y de laboratorio.

Al Sr. José Luis Vallés quien nos brindó su apoyo en el área de estudio, y con su experiencia facilitó la toma de las muestras.

Al personal del Laboratorio de Microbiología Ambiental del IZET, especialmente a los Brs. Maria Gabriela Romero y David Fernández, al Lic. Arturo Barrios y la Dra. Carmen Hernández, por su apoyo durante los análisis de laboratorio.

A la Dra. Nelda Dezzee y al personal del Laboratorio de Ecología de Suelos del IVIC, Saúl Flores, Br. Jenifer Díaz y Lic. Maiella Rangel por su apoyo durante los análisis fisicoquímicos.

A los Drs. Ismael Hernández y Marcia Toro, por su disponibilidad para enseñar y colaborar siempre.

A mis amigos, y todas aquellas personas que de una u otra manera estuvieron involucradas en la realización de este trabajo.

A todos mil gracias!!!!!!!!!!!!

ÍNDICE DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Densidad de bacterias heterotróficas aeróbicas en cada zona del gradiente por temporada	27
Tabla 2. Densidad de bacterias heterotróficas anaeróbicas en cada zona del gradiente por temporada	28
Tabla 3. Densidad de hongos heterotróficos en cada zona del gradiente por temporada	28
Tabla 4. Géneros de hongos identificados en el gradiente de inundación en las diferentes épocas de muestreo	34
Tabla 5. Análisis Funcional de las comunidades microbianas del gradiente de inundación	54
Tabla 6. Equivalencias funcionales en cada zona del gradiente de inundación	60
Tabla 7. Grupos funcionales comunes en las diferentes zonas estudiadas	61
Tabla 8. Análisis de textura del suelo en las diferentes zonas del gradiente de inundación	84
Tabla 9. Propiedades fisicoquímicas del suelo en las diferentes zonas de la planicie de inundación y en distintas épocas del año	88
Tabla 10. Coeficientes de correlación lineal entre variables microbiológicas y variables fisicoquímicas	97
Tabla 11. Dinámica de nutrientes en las diferentes zonas del suelo del gradiente de inundación	119
Tabla 12. Densidad de bacterias metanogénicas heterotróficas en cada zona del gradiente por temporada	124
Tabla 13. Densidad de bacterias nitrificadoras en cada zona del gradiente por temporada	125
Tabla 14. Densidad de bacterias reductoras de hierro heterotróficas en cada zona del gradiente por temporada	126
Tabla 15. Densidad de bacterias sulfatoreductoras heterotróficas en cada zona del gradiente por temporada	127
Tabla 16. Actividad sulfatoreductora de bacterias aeróbicas y anaeróbicas aisladas del gradiente de inundación en cada zona del gradiente por temporada	128
Tabla 17. Correlación (r) entre variables asociadas a los ciclos del carbono, nitrógeno y fósforo	137
Tabla 18. Correlación (r) entre variables asociadas a los ciclos del nitrógeno y fósforo	138

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Fig. 1. Ubicación geográfica de la planicie de inundación del Río Mapire	13
Fig. 2. Perfil hipotético del gradiente de inundación del río Mapire	14
Fig. 3. Representación de las zonas de estudio indicando diferencias topográficas	15
Fig. 4. Diseño de la toma de muestras en las diferentes zonas del gradiente de inundación del río Mapire	16
Fig. 5. Diseño experimental	17
Fig. 6. Esquema hipotético de las relaciones que existen entre la comunidad microbiana, ambiente y ecosistema	21
Fig. 7. Esquema metodológico para el aislamiento y caracterización de bacterias y hongos del suelo del gradiente de inundación	26
Fig. 8. Distribución de formas celulares de la comunidad de bacterias aeróbicas en el gradiente de inundación durante T1	30
Fig. 9. Distribución de formas celulares de la comunidad de bacterias anaeróbicas en el gradiente de inundación durante T1	30
Fig. 10. Distribución de morfotipos de la comunidad de hongos en el gradiente de inundación en T1	30
Fig. 11. Distribución de formas celulares de la comunidad de bacterias aeróbicas en el gradiente de inundación durante T2	31
Fig. 12. Distribución de formas celulares de la comunidad de bacterias anaeróbicas en el gradiente de inundación durante T2	31
Fig. 13. Distribución de morfotipos en la comunidad de hongos en el gradiente de inundación durante T2	31
Fig. 14. Distribución de formas celulares de la comunidad de bacterias aeróbicas en el gradiente de inundación durante T3	32
Fig. 15. Distribución de formas celulares de la comunidad de bacterias anaeróbicas en el gradiente de inundación durante T3	32
Fig. 16. Distribución de morfotipos en la comunidad de hongos en el gradiente de inundación durante T3	32
Fig. 17. Utilización de carbohidratos por la comunidad microbiana del gradiente de inundación	37
Fig. 18. Utilización almidón por la comunidad microbiana del gradiente de inundación	39
Fig. 19. Utilización polímeros estructurales por la comunidad microbiana del gradiente de inundación	40
Fig. 20. Utilización polímeros estructurales complejos por la comunidad microbiana del gradiente de inundación	42

Fig. 21. Utilización de lípidos por la comunidad microbiana del gradiente de inundación	43
Fig. 22. Mineralización de nitrógeno orgánico por la comunidad microbiana del gradiente de inundación	45
Fig. 23. Uso de nitrato como aceptor de electrones por la comunidad microbiana del gradiente de inundación	47
Fig. 24. Uso de fósforo por la comunidad microbiana del gradiente de inundación	49
Fig. 25. Patrones de diversidad de utilización de sustratos para la comunidad de bacterias aeróbicas, bacterias anaeróbicas y hongos de las cuatro zonas del gradiente de inundación	51
Fig. 26. Patrones de utilización de sustratos de la comunidad microbiana a lo largo del gradiente de inundación	52
Fig. 27. Dendrograma de comunidad de bacterias aeróbicas aisladas de la zona MAX en T1	53
Fig. 28. Dendrograma de la comunidad microbiana de la zona MIN en T1	57
Fig. 29. Diversidad funcional en el gradiente de inundación	58
Fig. 30. Esquema metodológico para la caracterización fisicoquímica del suelo del gradiente de inundación	83
Fig. 31. Cambios en las propiedades fisicoquímicas del suelo a lo largo del gradiente de inundación en las diferentes épocas del año	89
Fig. 32. Análisis de Componentes Principales de las variables fisicoquímicas del gradiente de inundación del Río Mapire	93
Fig. 33. Resultado (“Tri-plot”) del Análisis de Redundancia de los descriptores microbiológicos de la comunidad en función de las variables fisicoquímicas a lo largo del gradiente de inundación del Río Mapire	99
Fig. 34. Esquema metodológico para relacionar aspectos biogeoquímicos en el gradiente de inundación	117
Fig. 35. Dinámica espacio-temporal de los nutrientes del suelo	120
Fig. 36. Análisis de Componentes Principales de las variables fisicoquímicas y microbiológicas asociadas al ciclo del carbono en el gradiente de inundación del Río Mapire	129
Fig. 37. Relaciones C:N del gradiente de inundación en las diferentes épocas de muestreo	131
Fig. 38. Análisis de Componentes Principales de las variables fisicoquímicas y microbiológicas asociadas al ciclo del nitrógeno en el gradiente de inundación del Río Mapire	131
Fig. 39. Relaciones C:P del gradiente de inundación en las diferentes épocas de muestreo	135

Fig. 40. Análisis de Componentes Principales de las variables fisicoquímicas y microbiológicas asociadas al ciclo del fósforo en el gradiente de inundación del Río Mapire	135
Fig. 41. Esquema que describe la dinámica de descomposición de materia orgánica en la planicie de inundación del Río Mapire	141
Fig. 42. Esquema que describe la dinámica del nitrógeno en la planicie de inundación del Río Mapire	148
Fig. 43. Esquema que describe la dinámica del nitrógeno en la planicie de inundación del Río Mapire	153

RESUMEN

Las planicies de inundación son sistemas asociados al margen de un río que están sujetas a pulsos estacionales de inundación y sequía. La desembocadura del Río Mapire constituye un sistema complejo de planicie de inundación, como resultado del aumento del nivel de agua en el río por un efecto de represamiento por el Río Orinoco durante la época lluviosa. El gradiente de inundación que se forma genera un estrés ambiental en el sistema suelo que depende de la duración y profundidad de la lámina de agua. Este trabajo se planteó como objetivo general caracterizar espacial y temporalmente las comunidades microbianas heterotróficas (hongos y bacterias) asociadas al suelo de la planicie de inundación del Río Mapire; con la finalidad de determinar aquellos parámetros fisicoquímicos que influyen en los patrones de estructura comunitaria y en su función, en términos de variaciones en las condiciones fisicoquímicas y de humedad a lo largo de un gradiente topográfico. El trabajo está estructurado en tres capítulos, cada uno aborda los aspectos ecológicos del suelo de la planicie de inundación desde diferentes enfoques y las consideraciones finales que sintetizan los resultados más relevantes discutidos en los tres capítulos. El primer capítulo describe la dinámica espacio-temporal de la comunidad microbiana heterotrófica (hongos y bacterias) con base en la estructura funcional de la comunidad en referencia a la descomposición de la materia orgánica. En el segundo capítulo se ilustra el efecto de los parámetros fisicoquímicos del suelo sobre la actividad microbiana, en un contexto espacial y temporal. Para el estudio se consideró el gradiente temporal: sequía, entrada de lluvias y máxima inundación; y el gradiente espacial en 4 puntos de la planicie definidos por la intensidad de la inundación: MAX, zona máxima inundación; MED, zona de inundación media; MIN, zona de mínima inundación, NF, zona nunca inundada. En el tercer capítulo se incluyen aspectos biogeoquímicos del ecosistema, identificando aquellos procesos en los cuales la comunidad microbiana tiene participación. Los resultados indican que

la estructura funcional de las comunidades microbianas responde a cambios en el contenido de humedad del suelo y en la disponibilidad de sustratos orgánicos asimismo, en menor medida, es afectada por el pH del suelo y su baja fertilidad. Se pudo determinar que la inundación no afecta negativamente la diversidad funcional, sino más bien, las comunidades microbianas están adaptadas a esta condición. La relación entre las diferentes variables fisicoquímicas sobre las variables microbiológicas no son lineales, sugiriendo este resultado que la interacción entre factores bióticos y abióticos es muy compleja. La textura y la presencia de la lámina de agua definen la dinámica del carbono en el suelo, generando cambios sucesionales en la comunidad microbiana los cuales son determinantes en la descomposición de la materia orgánica. En cuanto a la biogeoquímica del ecosistema, se determinó que el ciclaje de carbono y nitrógeno en el bosque inundable depende de la descomposición de la hojarasca, mientras, la dinámica del fósforo está asociada principalmente con la disolución mineral de este elemento. Se determinó que el funcionamiento del ecosistema depende de la interacción entre los diferentes grupos funcionales en la comunidad microbiana, y las equivalencias funcionales entre los diferentes grupos parecen indicar que el sistema es altamente resiliente ante las perturbaciones anuales de inundación y sequía. Se concluye que la planicie de inundación constituye un mosaico edáfico, heterogéneo espacialmente debido a los cambios de textura en las diferentes posiciones topográficas y temporalmente debido a los cambios estacionales en el contenido de humedad y carbono en el suelo. En este gradiente espacio-temporal existen una gran cantidad de nichos diferentes los cuales permiten el establecimiento de una gran variedad de microorganismos cuya distribución depende de las condiciones fisicoquímicas y la disponibilidad de sustratos.

1. INTRODUCCIÓN

El represamiento de las aguas del río Mapire por el Orinoco produce anualmente un período de inundación en el bosque ribereño circundante. El gradiente de inundación que se forma genera un estrés ambiental en el sistema suelo que depende de la duración y profundidad de la lámina de agua, por tanto, el área ocupada por el bosque ribereño en río Mapire se corresponde con una planicie de inundación típica.

En este respecto, se definen como planicies de inundación aquellas áreas cuyos suelos son de origen aluvial en uno o ambos lados de un río, y que está sujeto a las inundaciones por desbordamiento durante los períodos de mayor nivel de agua y por tanto permanecen saturados o cubiertos de agua periódicamente (Westermann, 1993).

De acuerdo con esta definición, la planicie de inundación y el bosque ribereño del río Mapire constituye lo que se conoce como un ecosistema de humedal, que consiste en un *sistema de cobertura sub-regional donde la presencia temporal de una capa de agua de variable espesor (espacial y temporalmente) condiciona flujos biogeoquímicos propios, suelos con acentuado hidromorfismo y una biota peculiar por procesos de selección, que tiene patrones propios en su estructura y dinámica* (Neiff, 2001).

En función de la clasificación propuesta por Neiff (2001) la planicie de inundación se corresponde con un humedal marginal fluvial, descrito como un ecosistema único, con características propias y donde se observan espacialmente, gradientes morfológicos y bióticos desde el canal principal del río hacia la zona lateral (Neiff y Malvarez, 2004).

En este tipo de humedal, es el régimen pulsátil de la inundación lo que modela las características ecológicas del ecosistema, en otras palabras, los pulsos con fases de inundación y sequía, generan la variabilidad espacial y

temporal a nivel regional debido a la diferencia entre el exceso y deficiencia de agua, en y sobre el suelo (Neiff y Malvarez, 2004).

Así, en sequía el suelo permanece seco y se considera entonces a este período de tiempo como la fase terrestre del humedal. De igual manera, en el período de máxima inundación el suelo se satura de agua y se forma el llamado lago de inundación, y este período de tiempo se considera como la fase acuática del humedal.

Uno de los principales efectos de la fluctuación de la lámina de agua es que en la fase terrestre el suelo permanece oxigenado y los procesos aerobios pueden ocurrir, mientras que durante la fase acuática, el suelo presenta condiciones de anoxia (Rinklebe y Langer, 2006). Cuando está anegado el agua restringe la difusión de gases en el suelo y puede limitar la disponibilidad de oxígeno (Smith y Tiedje, 1979). El agotamiento de oxígeno disminuye el potencial redox con impactos consecuentes en la composición y actividad de las comunidades microbianas del suelo (Magnunsson, 1994), la disolución mineral (Baldwin y Mitchell, 2000) y disponibilidad de nutrientes (Miller *et al.*, 2001).

De igual manera, los procesos fluviales como erosión, deposición y transporte de sedimentos en la planicie de inundación origina variaciones en la topografía y en la textura del suelo, formando un gradiente de inundación, ya que durante el desbordamiento del río se deposita material arenoso sobre las pendientes, de manera que las arcillas finas y el material orgánico son atrapados en las zonas más bajas, de aquí que los suelos de las zonas más elevadas son mejor drenados y en consecuencia son inundados menos frecuentemente que las zonas bajas asociadas (Day, 1983; Miller *et al.*, 2001).

Esta heterogeneidad en los suelos se refleja en un mosaico de comunidades vegetales debido a que los pulsos de inundación facilitan el intercambio de nutrientes y energía entre el río y la planicie asociada, lo cual

juega un papel crucial en la distribución de la vegetación ya que afecta la dispersión de las semillas, el tipo de vegetación que se establece y la sedimentación (Johnson *et al.*, 1995). Esto trae como consecuencia que los diferentes tipos de vegetación difieran en las entradas estacionales de materia orgánica a la superficie del suelo, en las tasas de descomposición y en la dinámica de nutrientes (Day, 1983; Stoeckel y Miller-Goodman, 2001).

En este respecto, Junk *et al.* (1989) explicaron que los pulsos de inundación son responsables en gran medida de la organización biótica de los ríos con planicies de inundación y determinaron que los eventos periódicos de inundación producen situaciones de estrés biótico que se reflejan en el “resetting” del sistema. Esto es debido a que los suelos inundables subyacen bajo grandes fluctuaciones de la lámina de agua, y en consecuencia varían las condiciones de humedad y disponibilidad de oxígeno en el suelo a lo largo del tiempo (Rinklebe y Langer, 2006).

La microtopografía, la hidrología, la textura y el estatus redox del suelo están interrelacionados en las áreas inundables, lo cual resulta en un patrón de mutua dependencia entre la comunidad microbiana del suelo y la comunidad vegetal (Chanway *et al.*, 1991; Stoeckel y Miller-Goodman, 2001) y se refleja en el tipo de procesos que predominan en determinadas condiciones.

Por lo tanto, las funciones del ecosistema que influyen directamente sobre las transformaciones de nutrientes en el suelo, e indirectamente sobre la composición de la comunidad vegetal, dependen de la comunidad microbiana del suelo (Atlas y Bartha, 2002). Por esta razón, para conocer los procesos que ocurren en este tipo de ecosistema es importante comprender la dinámica espacio-temporal de las comunidades microbianas asociadas al suelo.

Por ejemplo, la fluctuación de la lámina de agua regula la disponibilidad de oxígeno, resultando en la alternancia entre procesos aeróbicos y anaeróbicos

claves en los ciclos biogeoquímicos, tales como nitrificación, denitrificación y metanogénesis (Davidsson *et al.*, 1997). Estos ciclos biogeoquímicos en los humedales son generalmente mediados por microorganismos, pues, al disminuir la disponibilidad de oxígeno, los microorganismos son capaces de utilizar aceptores de electrones alternativos durante la descomposición de la materia orgánica, tales como $\text{NO}_3\text{-N}$, Fe_3^+ , Mn_4^+ , SO_4^- y CO_2 (McLatchey y Reddy, 1998; Quantin *et al.*, 2001).

La reducción microbiana de estos elementos afecta los ciclos de nitrógeno y fósforo, los cuales son considerados como los nutrientes más limitantes de la productividad primaria neta en ecosistemas forestales, y por esta razón los estudios de biogeoquímica en humedales se han enfocado principalmente en dos aspectos (i) estudio de procesos biogeoquímicos y (ii) estudios en ecología microbiana de estructura poblacional y comunitaria (Gutknecht *et al.*, 2006).

Con base en estos criterios se propone hacer una caracterización de las comunidades microbianas heterotróficas (hongos y bacterias) asociadas al suelo de la planicie de inundación del Río Mapire, con la finalidad de determinar si el gradiente de condiciones abióticas influye en los patrones de estructura comunitaria y en su función, en referencia a procesos claves importantes como los ciclos biogeoquímicos y sobre todo en la descomposición de la materia orgánica en este tipo de ecosistemas.

Se pretende entonces determinar la dinámica espacio-temporal de las comunidades microbianas a lo largo del gradiente de inundación y relacionarla con aspectos abióticos condicionantes del crecimiento y actividad de los microorganismos. Esta información es de gran utilidad para la comprensión de los aspectos que afectan la velocidad de los procesos del ecosistema, ya que estos dependen directamente de la estructura funcional de la comunidad microbiana.

El trabajo está estructurado en tres capítulos, y cada uno de éstos aborda los aspectos ecológicos de la planicie de inundación desde diferentes enfoques. El **Capítulo I** titulado “Dinámica espacio-temporal de la comunidad microbiana en el gradiente de inundación del Río Mapire” describe los cambios espaciales y temporales de la comunidad microbiana heterotrófica, hongos y bacterias del gradiente de inundación. Estos cambios fueron determinados a través de la caracterización del perfil bioquímico de la comunidad y establecimiento de patrones de estructuración comunitaria, mediante el análisis funcional.

Luego, el **Capítulo II** denominado “Efecto de los cambios fisicoquímicos del suelo sobre la actividad microbiana en el gradiente de inundación del Río Mapire” relaciona las variables fisicoquímicas del suelo de la planicie de inundación con diferentes aspectos de la actividad microbiana, desde un punto de vista funcional. Este capítulo describe cómo algunos parámetros fisicoquímicos cambian en función de la estacionalidad del bosque y la influencia de estos factores en la actividad de los microorganismos del suelo.

Asimismo, el **Capítulo III** aborda la “Participación de la comunidad microbiana heterotrófica del suelo en la biogeoquímica del bosque inundable” incluye la caracterización de grupos microbianos específicos, tales como bacterias nitrificadoras, denitrificadoras, sulfato-reductoras, reductoras de hierro, así como hongos y bacterias que participan en la mineralización de fósforo, nitrógeno y carbono.

Este análisis permitió situar los aislados bacterianos y fúngicos en los diferentes ciclos biogeoquímicos en el ecosistema del bosque inundable y su dependencia con los pulsos anuales de inundación en referencia a la descomposición de la materia orgánica del suelo.

En este sentido, este trabajo constituye un aporte al conocimiento del papel que desempeñan las comunidades microbianas en los procesos biogeoquímicos del suelo y en los flujos de materia orgánica en los humedales fluviales, como un sistema biogeoquímicamente complejo y ecológicamente frágil. De igual manera, las comunidades microbianas pueden servir de indicadores de estabilidad ecosistémica y capacidad de resiliencia.

1.1. ANTECEDENTES

Diversos estudios en biogeoquímica de humedales han demostrado que la hidrología es el factor dominante que controla los procesos microbianos en este tipo de ecosistemas (Mentzer *et al.*, 2006). Los elevados niveles de agua incrementan la tasa de los procesos anaeróbicos tales como denitrificación (Smith y Tiedje, 1979), metanogénesis (Coles y Yavitt, 2004) y sulfatoreducción (Devito y Hill, 1999); y decrecen las tasas de los procesos aeróbicos, tales como nitrificación (Qiu y McComb, 1996) debido a la formación de micrositios anaeróbicos o con baja disponibilidad de oxígeno en el suelo. Adicionalmente, las fluctuaciones temporales del contenido de humedad (de seco a húmedo y viceversa) estimula la denitrificación en el período húmedo y la nitrificación en el período seco (Qiu y McComb, 1996).

En este sentido, estudios orientados a determinar la dinámica del fósforo en este tipo de ecosistemas, Qiu y McComb (1996) encontraron que la liberación de P durante el humedecimiento del suelo luego de la sequía puede ser atribuible a la lisis de células microbianas, aunque también hay datos que indican que la mayor fracción del pool de P en el suelo proviene de la disolución microbiana de los óxidos de Fe(III) y Al asociados a la materia orgánica (Chacón *et al.*, 2006; 2008). Estos autores proponen que la movilización del P en el suelo dependa de la reducción de los óxidos de Fe(III) a los cuales el fósforo se encuentra asociado y que esto a su vez está relacionado con la intensidad de la inundación que afecta la actividad microbiana.

Es evidente que la investigación microbiana en humedales se ha enfocado más en los microorganismos específicos responsables de procesos claves que en patrones comunitarios, sin embargo es claro que la hidrología afecta la estructura de la comunidad de microorganismos en general (Mentzer *et al*, 2006), y dicha estructura puede variar en la rizósfera de las plantas, por lo que podría ser dependiente de la composición de la comunidad vegetal (Ingham y Wilson, 1999).

En relación a los estudios orientados a determinar la estructura comunitaria en los suelos inundables, Mentzer *et al.* (2006) sugieren que la composición de la comunidad microbiana cambia de un humedal a otro y que estas diferencias pueden ser debido a la variabilidad en el nivel de agua.

Es el caso de Golovchenko *et al.* (2001) quienes caracterizaron las comunidades bacterianas del suelo de la planicie de inundación del río Protva en Rusia, encontrando que existe una alta diversidad bacteriana en estos suelos, con poca variabilidad en la diversidad durante diferentes temporadas de inundación. Estos autores reportan que en las zonas mayormente inundadas la diversidad bacteriana (determinada a través del índice de Shannon) es mayor que en las zonas más elevadas (menos inundadas), y que además existe una distribución continua de grupos particulares, los cuales podrían estar asociados con el tipo de vegetación presente.

De igual manera, Besemer *et al.* (2005) estudiaron comunidades bacterianas de vida libre y asociadas a las partículas del suelo en una planicie de inundación en Austria, utilizando análisis de polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción terminales (TRFLP por sus siglas en inglés). Encontraron que existen diferencias significativas entre los dos compartimientos. También indican que las comunidades bacterianas asociadas a las partículas del suelo presentan mayor riqueza de unidades

taxonómicamente operativas que las comunidades bacterianas de vida libre, y además la primera resultó ser más heterogénea en el tiempo y en el espacio.

Asimismo, Rinklebe y Langer (2006) caracterizaron la comunidad microbiana en los suelos de la planicie de inundación del Río Elbe en Alemania a través del perfil de ácidos grasos fosfolípidos (PLFA, por sus siglas en inglés). Encontraron variaciones en la estructura de la comunidad bacteriana, atribuibles a las diferencias en la disponibilidad de fuentes de carbono y a la duración de la inundación en las distintas zonas del gradiente. Igualmente reportan ausencia de hongos y esto lo atribuyen a que la prolongación de la inundación crea condiciones de anoxia no favorables para el crecimiento de este tipo de microorganismos.

Del mismo modo, Balasooriya *et al.* (2008) realizaron una caracterización de la comunidad microbiana en la planicie de inundación del Río Leie en Bélgica, utilizando PLFA. Estos autores encontraron diferencias en la estructura comunitaria entre las zonas más altas y las más bajas de la planicie, presentando mayor abundancia de bacterias aerobias Gram negativas en la zona alta respecto a la baja. Reportan además que los sitios que más se inundan (zonas bajas) no presentan comunidades bacterianas Gram negativas y en ambas zonas la porción de bacterias Gram positivas metabólicamente activas fue relativamente baja respecto a la porción de hongos y bacterias Gram negativas. Concluyen su estudio planteando que las diferencias en la estructura comunitaria dependen de la profundidad de la lámina de agua y de la disponibilidad de fuentes de carbono.

También Wright *et al.* (2008) relacionaron los patrones de estructuración comunitaria con variaciones estacionales en el potencial redox, la disponibilidad de donadores y aceptores de electrones y la hidrología en dos planicies de inundación en Estados Unidos. Utilizando análisis de TRFLP encontraron que la composición en la comunidad bacteriana así como la

abundancia, varían en función de la posición en la planicie de inundación, donde las zonas más bajas presentaron una mayor diversidad y abundancia respecto a las demás.

Con respecto a las características funcionales de las comunidades microbianas del suelo en el bosque inundable, Stoeckel y Miller-Goodman (2001) establecen que son influenciadas por la deposición de material orgánico de la hojarasca, la fluctuación estacional en los sustratos de exudados radicales y los patrones temporales de las condiciones anaeróbicas.

En otras palabras, en condiciones aeróbicas (estación no inundada) existe una mayor riqueza de sustratos disponibles con respecto a las condiciones anaeróbicas (estación inundada) en la cual ocurre una disminución en la exudación radical. Sin embargo, aun cuando el metabolismo de las plantas disminuye durante la fase acuática, la temperatura del suelo no disminuye significativamente la actividad microbiana suelo durante este período de tiempo (Megonigal *et al.*, 1996).

La ubicación en el perfil de suelo puede afectar también la diversidad funcional ya que la calidad de los sustratos, la concentración de raíces de las plantas, la duración y frecuencia de la inundación, así como la duración de las condiciones anaeróbicas en el suelo varían con la profundidad. La calidad de los sustratos cambia drásticamente de materia orgánica fresca y parcialmente descompuesta en la superficie, a parcialmente descompuesta y con exudados radicales lábiles en la rizósfera del suelo, y finalmente, materia orgánica disuelta y humificada en el subsuelo (Stoeckel y Miller-Goodman, 2001).

Existe una larga data que indica que son las comunidades bacterianas las que predominan en los suelos inundables, mientras que las comunidades fúngicas son poco abundantes o importantes en este tipo de ecosistemas (Boon *et al.*, 1996; Gutknecht *et al.*, 2006). Sin embargo también pueden encontrarse

comunidades fúngicas adaptadas a dichas condiciones, como es el caso de los hongos micorrízicos (Anupam, 2003).

En relación a esto último, De la Rosa (1988) estudió las asociaciones de micorrizas vesículo-arbusculares en el bosque inundable del río Mapire, encontrando que existe un alto porcentaje de micorrización en diferentes especies vegetales, comparable con otros sistemas naturales, y reporta 19 especies diferentes de micorrizas, pertenecientes a 5 géneros. De igual manera, De Andrade (1990) evaluó las asociaciones simbióticas de micorrizas arbusculares y *Rhizobium*-leguminosa, encontrando que dicha simbiosis se encontraba presente en un gran número de especies arbóreas del bosque inundable.

Aun cuando no se han realizado estudios orientados a determinar la composición y estructura de la comunidad microbiana en la planicie de inundación del río Mapire, la presencia de hongos micorrizógenos indica que los hongos heterotróficos podrían tener la capacidad de adaptarse a las condiciones de disponibilidad fluctuante de oxígeno.

1.2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Los ecosistemas sometidos temporalmente a fluctuaciones de la lámina de agua presentan cambios en las características fisicoquímicas y en la disponibilidad de recursos, que inducen la selección de poblaciones capaces de tolerar dichas condiciones, traduciéndose en una diversidad microbiana relativamente baja; mientras que, en ecosistemas sometidos a un menor estrés ambiental los factores abióticos son favorables para el establecimiento de un mayor número de poblaciones microbianas y por ende la diversidad microbiana es alta (Atlas & Bartha, 2002).

De acuerdo con lo antes expuesto, se propone la siguiente hipótesis general y las subsecuentes hipótesis específicas:

Hipótesis General:

La variación en la estructura funcional de las comunidades microbianas asociadas al suelo de la planicie de inundación del Río Mapire dependerá del gradiente de inundación que genera cambios estacionales en las condiciones fisicoquímicas del suelo y en la disponibilidad de la materia orgánica a lo largo de dicho gradiente:

Hipótesis específicas:

- I. El régimen hidrológico en la planicie de inundación es el principal responsable de los patrones de estructuración comunitaria, por lo que un déficit de humedad (sequía) o un exceso de la misma (inundación) se reflejaría en una menor diversidad respecto a condiciones de humedad correspondientes al inicio de lluvias.*

- II. La diversidad funcional es diferente en las distintas posiciones topográficas de la planicie de inundación, siendo mayor en zonas intermedias de la planicie donde el estrés que produce la inundación es menos intenso que en las posiciones más bajas (inundación más prolongada) y las más altas (déficit de humedad todo el año).*

- III. El proceso de ciclaje de nutrientes depende de la disponibilidad de la materia orgánica (lábil o recalcitrante) lo cual influye directamente sobre la diversidad funcional de las comunidades microbianas que participan en su descomposición, por lo que se esperaría mayor diversidad funcional en aquellas zonas en las que predomine la fracción lábil de la materia orgánica del suelo.*

Objetivo general:

Determinar la dinámica espacio-temporal de las comunidades microbianas asociadas al suelo de la planicie de inundación del Río Mapire en función a

variaciones en las condiciones fisicoquímicas y de humedad en las distintas posiciones topográficas de la planicie.

Objetivos específicos:

1. Determinar en distintas épocas del año parámetros físicos y químicos del suelo (textura, contenido de humedad, pH, acidez y cationes intercambiables, carbono orgánico total y lábil, fósforo total y disponible, nitrógeno total, amonio, nitrato e iones ferrosos) a lo largo del gradiente de inundación del Río Mapire.
2. Determinar la densidad de las poblaciones microbianas (hongos y bacterias) asociadas al suelo a lo largo del gradiente de inundación en distintas épocas del año.
3. Caracterizar morfológica y funcionalmente la comunidad microbiana heterotrófica (hongos y bacterias) asociada al suelo a lo largo del gradiente de inundación en distintas épocas del año.
4. Determinar a través de un análisis funcional la dinámica espacio-temporal de la comunidad microbiana del suelo en la planicie de inundación del Río Mapire.
5. Determinar si el contenido de materia orgánica lábil condiciona las variaciones en la diversidad funcional de la comunidad microbiana heterotrófica.
6. Relacionar la estructura funcional de la comunidad microbiana del suelo con las variaciones temporales y espaciales de los parámetros fisicoquímicos del suelo a lo largo del gradiente de inundación.

2. ÁREA DE ESTUDIO

El sitio de estudio seleccionado se encuentra ubicado al sur del estado Anzoátegui (Fig. 1), en la planicie de inundación del río Mapire, en la parte baja del río cerca de su desembocadura en el Orinoco ($7^{\circ} 44' N$ y $64^{\circ} 45' W$). El área puede delimitarse en el Mapa de Vegetación de Venezuela (Huber y Alarcón, 1988) dentro de la Región Llanuras Bajas, Subregión Llanos, Sector Llanos Centrales Bajos. El río Mapire fluye a través de la Formación Mesa del Pleistoceno, la cual se originó a partir de abanicos fluviales y aluviales y sedimentos deltaicos y pantanosos (González de Juana, 1980; Carbón y Schubert, 1994).

La planicie de inundación del Río Mapire constituye un valle coluvio-aluvial que ocupa una porción de la Formación Mesa del Pleistoceno, presenta distintos grados de disección y cuyos suelos son predominantemente arenosos, identificados como Oxisoles y Ultisoles; y cerca de la boca se encuentran Entisoles (COPLANARH, 1974; Vegas-Vilarrúbia y Herrera, 1993).

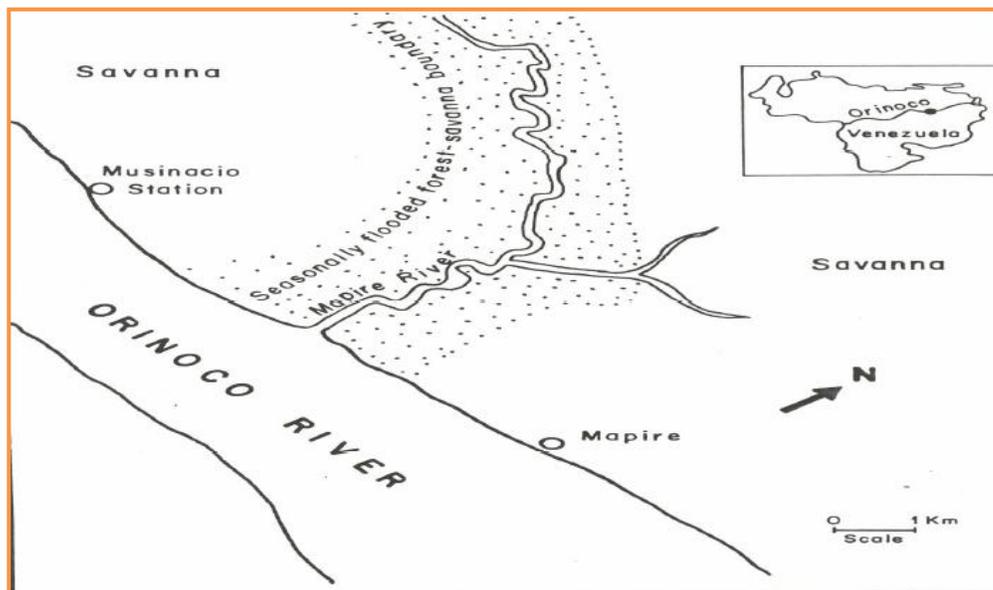


Fig. 1. Ubicación geográfica de la planicie de inundación del Río Mapire (Tomado de Barrios y Herrera, 1994)

El Río Mapire ha sido clasificado como de *aguas negras* debido a su color marrón oscuro y a las características oligotróficas en términos de nutrientes y productividad primaria (Vegas-Vilarrúbia, 1988). De acuerdo con el climadiagrama de la región, la temperatura media anual es 27,4 °C y la precipitación promedio anual es de 1333 mm, con una estación seca entre Noviembre y Abril y la estación lluviosa desde Mayo hasta Octubre (Vegas-Vilarrúbia y Herrera, 1993).

En esta zona ocurre la formación de un lago de inundación estacional como consecuencia de un fenómeno de represamiento de las aguas por el río Orinoco, generando un lecho de inundación perpendicular al cauce del río creándose un cuerpo de agua con las características físicas correspondientes a un lago, y donde se puede delimitar claramente un gradiente de inundación que depende de la topografía del área (Fig. 2).

Este lecho de inundación de la boca del río Mapire se caracteriza por presentar un tipo de vegetación predominantemente boscosa, denominada por Rosales (1988) bosque ribereño de galería en lago de inundación estacional. Dichas comunidades boscosas responden al gradiente longitudinal y perpendicular de profundidad y duración de la inundación (Chacón *et al.*, 2008).

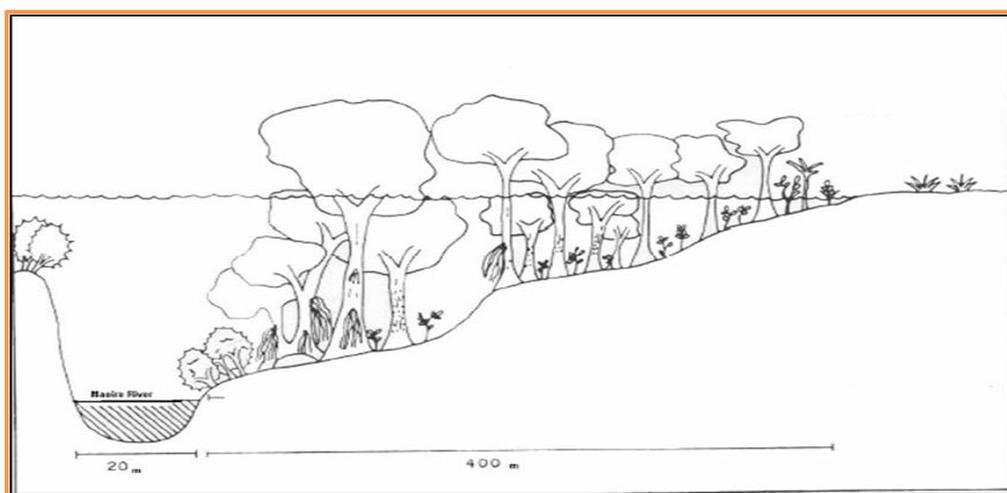


Fig. 2. Perfil hipotético del gradiente de inundación del río Mapire (Adaptado de Rosales, 1988).

2.1. DISEÑO MUESTRAL

Las muestras se colectaron siguiendo un muestreo sistemático en 4 puntos del gradiente, definidos por la intensidad de la inundación. Los puntos muestreados se corresponden con zonas delimitadas previamente y denominadas por Rosales (1988) y Chacón *et al.* (2005) como: MAX, zona topográficamente más baja donde la profundidad de la lámina es de 12 m durante 8 meses aproximadamente (de mayo a diciembre); MED, zona intermedia donde la inundación alcanza un máximo de 5 m de profundidad por 5 meses (de junio a noviembre), MIN, es la zona en la que la lámina de agua tiene 1 m de profundidad durante 2 meses (de julio a septiembre) y se incluye la zona NF, más elevada topográficamente donde no ocurre inundación en ninguna época del año (Fig. 3).

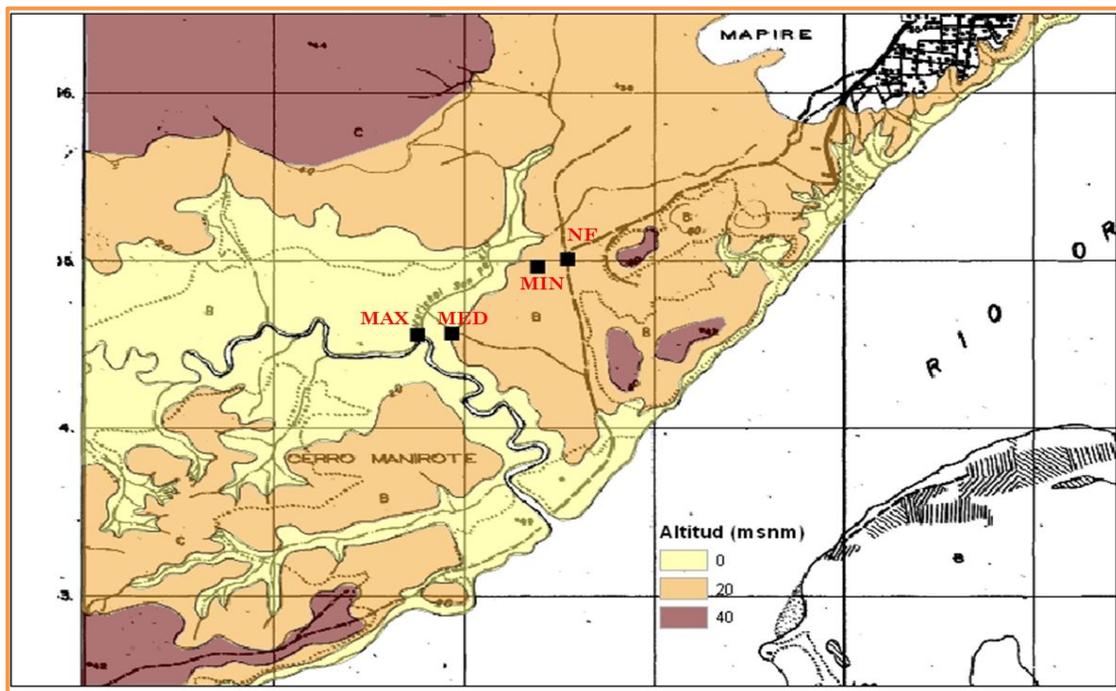


Fig. 3. Representación de las zonas de estudio indicando diferencias topográficas. **MAX**; zona más cercana al margen del río que permanece inundada por 8 meses y con 12 m de profundidad. **MED**; zona media que permanece inundada por 5 meses con una profundidad de aprox. 5 m. **MIN**, zona topográficamente más elevada, permanece inundada por 1 ó 2 meses con una profundidad de 1 m. **NF**. Sabana no inundable.

Los puntos de muestreo se arreglaron en un transecto siguiendo el gradiente de la inundación, y en cada punto se tomaron muestras por triplicado en los primeros 10 cm del perfil del suelo para el análisis de variables fisicoquímicas y microbiológicas, en un hidropériodo completo que abarca: sequía (T_1 , Marzo), inicio de lluvias (T_2 , Mayo) y época lluviosa (T_3 , Agosto) (Fig. 4).

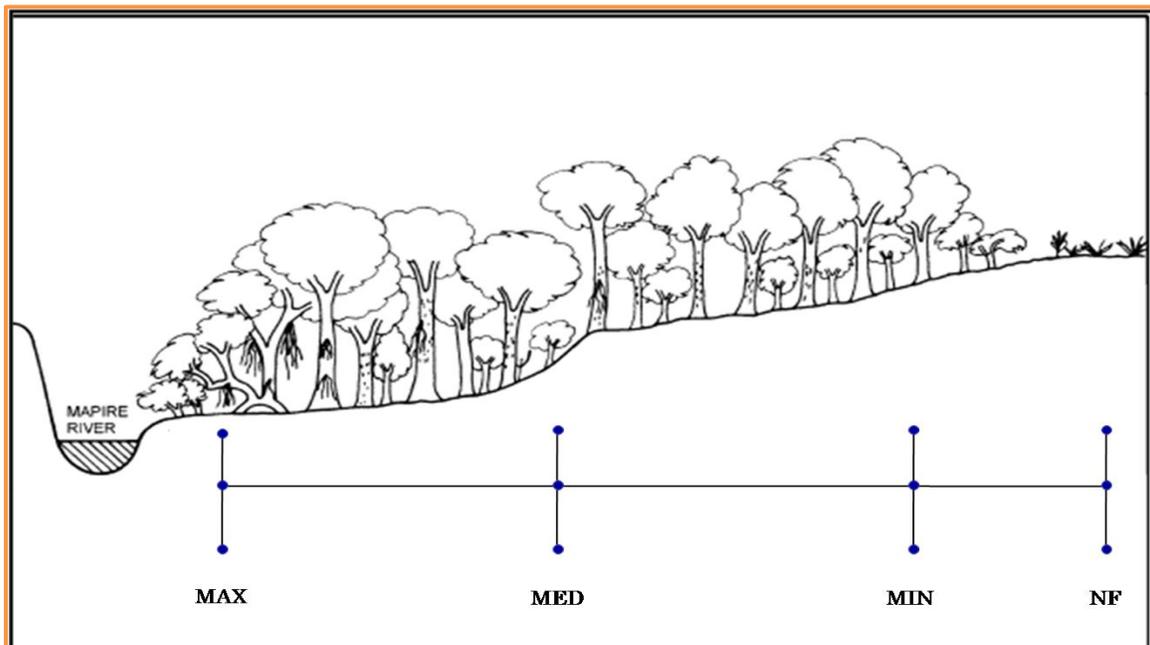


Fig. 4. Diseño de la toma de muestras en las diferentes zonas del gradiente de inundación del río Mapipe. MAX, zona máxima inundación; MED, zona de inundación media; MIN, zona de mínima inundación, NF, zona nunca inundada, (●) punto de muestreo.

2.2. DISEÑO EXPERIMENTAL

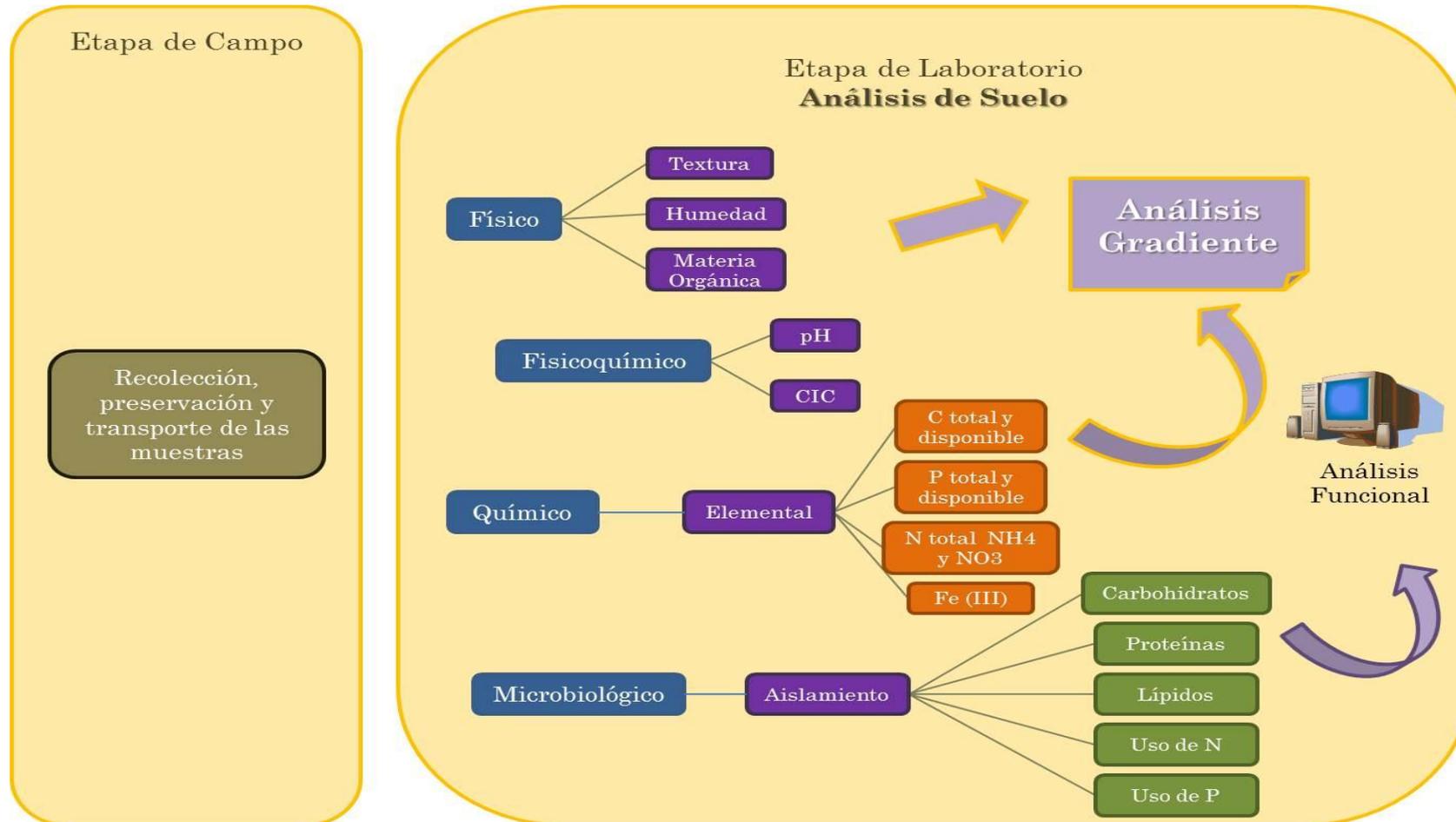


Fig. 5. Diseño experimental

CAPÍTULO I

DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DE LA COMUNIDAD MICROBIANA EN EL GRADIENTE DE INUNDACIÓN DEL RÍO MAPIRE

3.1. Resumen

La planicie de inundación del Río Mapire constituye un ecosistema de humedal donde anualmente se producen pulsos de inundación seguidos de una fase de sequía, generando variabilidad espacial y temporal en las condiciones de humedad del suelo. El objetivo de este trabajo fue caracterizar las comunidades microbianas heterotróficas (hongos y bacterias) asociadas al suelo de la planicie de inundación del Río Mapire, con la finalidad de determinar si el gradiente de inundación influye en los patrones de estructura comunitaria y en su función, en referencia a la descomposición de materia orgánica en este tipo de ecosistemas. Las muestras se colectaron en tres épocas del año (sequía, entrada de lluvias e inundación) siguiendo un muestreo sistemático en 4 puntos del gradiente, definidos por la intensidad de la inundación: MAX, zona de máxima inundación; MED, zona de inundación media; MIN, zona de mínima inundación, NF, zona nunca inundada. El análisis funcional de los microorganismos se realizó mediante la caracterización del perfil fisiológico de la comunidad y la delimitación de grupos funcionales, en función de las pruebas bioquímicas realizadas, a través del agrupamiento de las cepas mediante la técnica multivariada de Clúster. El análisis funcional demostró que la estructura comunitaria de hongos y bacterias cambió espacial y temporalmente a lo largo del gradiente, en relación al contenido de humedad del suelo. Se determinó que las comunidades microbianas en zonas sometidas al régimen de inundación anual presentaron mayor diversidad funcional que las comunidades en las zonas no afectadas por este proceso. Las diferencias en el patrón de utilización de sustratos indican que estos patrones funcionales son distintos para cada grupo microbiano, lo cual sugiere que el papel funcional de hongos y bacterias es diferente. Los hongos resultaron ser más sensibles a los cambios en el contenido de humedad del suelo, encontrándose que el género *Penicillium* permaneció activo en el suelo de las zonas MAX y MED durante la época de inundación y se observó predominio de levaduras en las cuatro zonas del gradiente para esta época. Se concluye que la hidrología es un factor determinante en los patrones de estructuración comunitaria en el gradiente de inundación del Río Mapire, sin embargo, la comunidad está adaptada al régimen anual de inundación por lo que aún bajo la lámina de agua el funcionamiento del ecosistema se mantiene.

3.2. Introducción

El conjunto de poblaciones de microorganismos se conoce como *comunidad microbiana* (Atlas y Bartha, 2002). Así, la comunidad puede verse como un ensamblaje de poblaciones que interactúan entre ellas y con el ambiente, espacial y temporalmente.

Dichas interacciones dependen de las poblaciones que la conforman y la distribución de las mismas en el espacio, confiriéndole a la comunidad atributos mediante los cuales puede ser caracterizada: estructura y función (Begon *et al.*, 2006). La estructura de la comunidad puede ser medida y descrita en términos de composición de especies (diversidad), las cuales cumplen con roles especializados dentro del ecosistema (Atlas y Bartha, 2002).

La diversidad microbiana es afectada por cambios del ambiente, y estos patrones temporales de diversidad pueden ser sensibles indicadores del funcionamiento del ecosistema, debido a que los cambios en las comunidades pueden ocurrir como respuesta a condiciones ambientales globales, dando lugar a procesos de cambio en la función de la comunidad (Atlas & Bartha, 2002). Por tal motivo, la mayoría de los estudios relacionados con la ecología microbiana están orientados a determinar como la diversidad de microorganismos influye en el funcionamiento de los ecosistemas y la relación existente entre diversidad-funcionamiento (Hooper *et al.*, 2002; Griffiths *et al.*, 1997).

La planicie de inundación del Río Mapire presenta un gradiente de inundación como consecuencia de la topografía del bosque ribereño. La intensidad de la inundación en las distintas zonas del gradiente es diferente, y por lo tanto, la comunidad microbiana del suelo en dicho gradiente es afectada por una lámina de agua de profundidad y duración variable (de mayo a octubre), que se alterna por un período de sequía prolongado (de noviembre hasta abril).

La disponibilidad de agua es uno de los factores más importantes que influye en la diversidad microbiana del suelo, la cual es de particular importancia para regular el ciclo de nutrientes, el flujo de energía y la productividad del ecosistema, a través de la descomposición de la materia orgánica (Wardle, 1998).

Las variaciones estacionales en las condiciones de humedad, genera igualmente cambios en las condiciones fisicoquímicas en la solución del suelo (disponibilidad de nutrientes, pH, potencial redox, etc.) lo cual se refleja en variantes en la respuesta fisiológica de la comunidad microbiana. Esto trae como consecuencia un cambio en la dirección y velocidad de los procesos biogeoquímicos mediados por los microorganismos (Fig. 6).

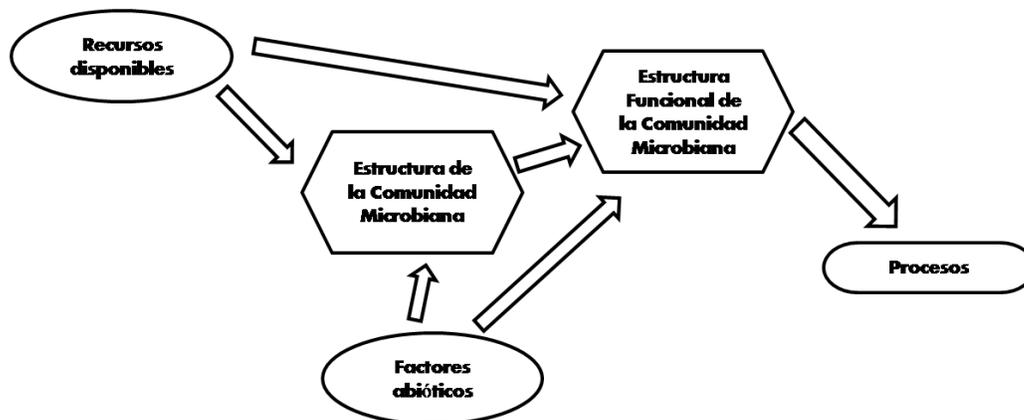


Fig. 6. Esquema hipotético de las relaciones que existen entre la comunidad microbiana, ambiente y ecosistema (elaboración propia).

Este trabajo procura caracterizar las comunidades microbianas heterotróficas (hongos y bacterias) asociadas al suelo de la planicie de inundación del Río Mapire, con la finalidad de determinar si los cambios espaciales y temporales del gradiente de inundación influyen en los patrones de estructura comunitaria, como una variable controladora en el funcionamiento del ecosistema.

3.3. Materiales y Métodos

3.3.1. Densidad microbiana

Con el fin de activar las bacterias del suelo en medio líquido se tomaron 5 g de suelo en 100 ml de Caldo Trypticase de Soya para bacterias y Caldo Malta para hongos, incubándose a temperatura ambiente y de acuerdo a los requerimientos de cada tipo de organismo; durante 24 horas para bacterias heterotróficas aeróbicas y anaeróbicas y por 96 horas para hongos.

A partir de estos cultivos se realizaron diluciones seriadas en solución 0,85% de NaCl (SS) hasta 1×10^{-12} para bacterias heterótrofas totales y hasta 10^{-6} para hongos; y cada dilución fue sembrada por rastrilleo en placas de Petri con Agar Trypticase de Soya (ATS) en el caso de las bacterias aeróbicas y Agar Malta para los hongos. Las bacterias anaeróbicas fueron inoculadas mediante siembra por inclusión en Agar Tioglicolato. Después de finalizado el tiempo de incubación se realizó la cuantificación de unidades formadoras de colonias por gramo de suelo (UFC/g).

3.3.2. Aislamiento y caracterización

Aleatoriamente se aislaron de cada réplica 10 cepas de bacterias aeróbicas, 10 cepas de bacterias anaeróbicas (para un total de 30 cepas de bacterias aeróbicas y 30 cepas de bacterias anaeróbicas por cada zona del gradiente) y los diferentes morfotipos de hongos (filamentosos y levaduriformes).

La caracterización morfológica de bacterias se realizó mediante la técnica de tinción Gram (Holt *et al.*, 1994) y observación al microscopio de la forma celular [cocos (C), bacilos (B) y cocobacilos (CB)] y composición de la pared celular [Gram positivo (+) o negativo (-)]. Los hongos se caracterizaron mediante microcultivos y tinción de azul de algodón (Dade y Gunnell, 1969)

para la observación al microscopio de estructuras conidiogénicas y reproductivas para su identificación hasta género.

3.3.3. *Análisis funcional*

El perfil fisiológico de cada cepa bacteriana y fúngica aislada en las diferentes zonas del gradiente de inundación fue caracterizado a través de la realización de una serie de pruebas bioquímicas en las cuales cada cepa se enfrentó con diversos sustratos y fuentes de carbono. A partir de los perfiles bioquímicos de las cepas se definió la estructura gremial correspondiente a cada zona del gradiente estudiado.

Asimismo, se determinaron los cambios en los patrones de actividad fisiológica en las distintas zonas del gradiente durante las diferentes épocas del año a través del Índice de Diversidad de Shannon, el cual sirvió como estimador de la diversidad metabólica de la comunidad microbiana (Zak *et al.*, 1994).

De igual forma, se realizó un análisis funcional de las comunidades con base en los perfiles bioquímicos de las cepas aisladas. Esta metodología aborda inicialmente la delimitación y cuantificación de grupos funcionales (GF) utilizando la técnica multivariada de clúster (Zamora, 2008; Hernández, 2008; Antía, 1995). Este procedimiento permite obtener gráficamente mediante un *dendrograma* las coincidencias tanto positivas como negativas (presencia o ausencia de utilización de un sustrato) de cada cepa, y por tanto, provee una estimación de la similitud total entre las cepas que conforman los grupos (Ramos, 1996; Malaver, 1996).

De acuerdo con el análisis funcional, cada cepa individual que difiere de las demás representa un GF distinto dentro de la comunidad. A partir de esta información se puede determinar el número de GF, la cantidad de grupos de identidad funcional (GIF, número de grupos que poseen las mismas

características funcionales y cuya disimilitud es igual a cero) y estimar el índice de diversidad funcional (IDF) como el cociente entre el número de GF formados entre el número total de aislados considerados para realizar el dendrograma, y como resultado se obtiene un número acotado entre 0 y 1; donde 1 representa el valor máximo de diversidad.

También se utiliza como criterio de comparación la distancia máxima de agrupamiento (DMA) la cual es la mayor distancia a la cual se separan los grupos funcionales (disimilitud), mientras mayor es el valor de la distancia máxima de agrupamiento entonces mayor es la diversidad funcional (Zamora, 2008; Hernández, 2008; Malaver, 1996).

El perfil fisiológico de la comunidad microbiana se caracterizó con base a las siguientes pruebas bioquímicas:

3.3.3.1. *Utilización de carbohidratos*

Para determinar utilización de glucosa, lactosa o peptonas (por vía oxidativa y fermentativa) se utilizó Agar Kliger para bacterias y medio enriquecido para hongos (MacFaddin, 2004).

3.3.3.2. *Utilización de polisacáridos*

Para determinar la capacidad de utilizar celulosas y hemicelulosas se utilizó Agar Celulosa (Parkinson *et al.*, 1971), Agar Almidón (MacFaddin, 2004) y Agar Pectina (Parkinson *et al.*, 1971). El agar almidón provee información de la producción de α -amilasas, las cuales realizan hidrólisis parcial de la molécula atacando la amilosa y la amilopectina, y la producción de β -amilasas que ataca la amilosa para generar maltosa (hidrólisis total).

Se utilizó Agar Lignina y Agar Quitina para determinar la capacidad de degradar polisacáridos estructurales complejos (Parkinson *et al.*, 1971).

3.3.3.3. *Utilización de Lípidos*

Para determinar actividad lipolítica en las cepas aisladas se utilizó Agar Tween, medio elaborado a base de Tween 80 donde se detecta la degradación de compuestos orgánicos grasos (Chakrabarty *et al.*, 1970).

3.3.3.4. *Utilización de nitrógeno*

A fin de caracterizar el potencial de mineralizar nitrógeno orgánico se utilizó Gelatina Nutritiva (MacFaddin, 2004) para determinar producción de proteasas (enzimas que degradan enlaces peptídicos) y Caldo Urea para determinar la hidrólisis de urea hasta amonio (producción de ureasas). Asimismo se empleó Agar Nitrito para determinar la reducción de nitratos a nitritos o de nitratos hasta N₂ (producción de nitrato-reductasa, MacFaddin, 2004).

3.3.3.5. *Utilización de fósforo*

Para determinar la mineralización de fósforo orgánico se utilizó el Agar Inositol (Parkinson *et al.*, 1971). La capacidad para solubilizar fósforo se determinó con Agar Pikovskaya (Pikovskaya, 1948).

3.3.4. *Análisis estadístico*

Se realizaron análisis de varianzas de dos vías (ANOVA) y test de Tukey (HSD, $\alpha = 0,05$) como prueba a posteriori para determinar diferencias entre las medias de densidad microbiana. Para los análisis se utilizó el paquete estadístico Statistica 7.0 (StatSoft Inc., 2004).

La delimitación de grupos funcionales se realizó usando como herramienta la técnica de agrupamiento Cluster, empleando el algoritmo de vecino más cercano y como medida de similitud la distancia Euclidiana; utilizando el paquete estadístico PAST (Hammer y Harper, 2001) y MVSP versión 3.1 (Kovach Computing Services, 2001).

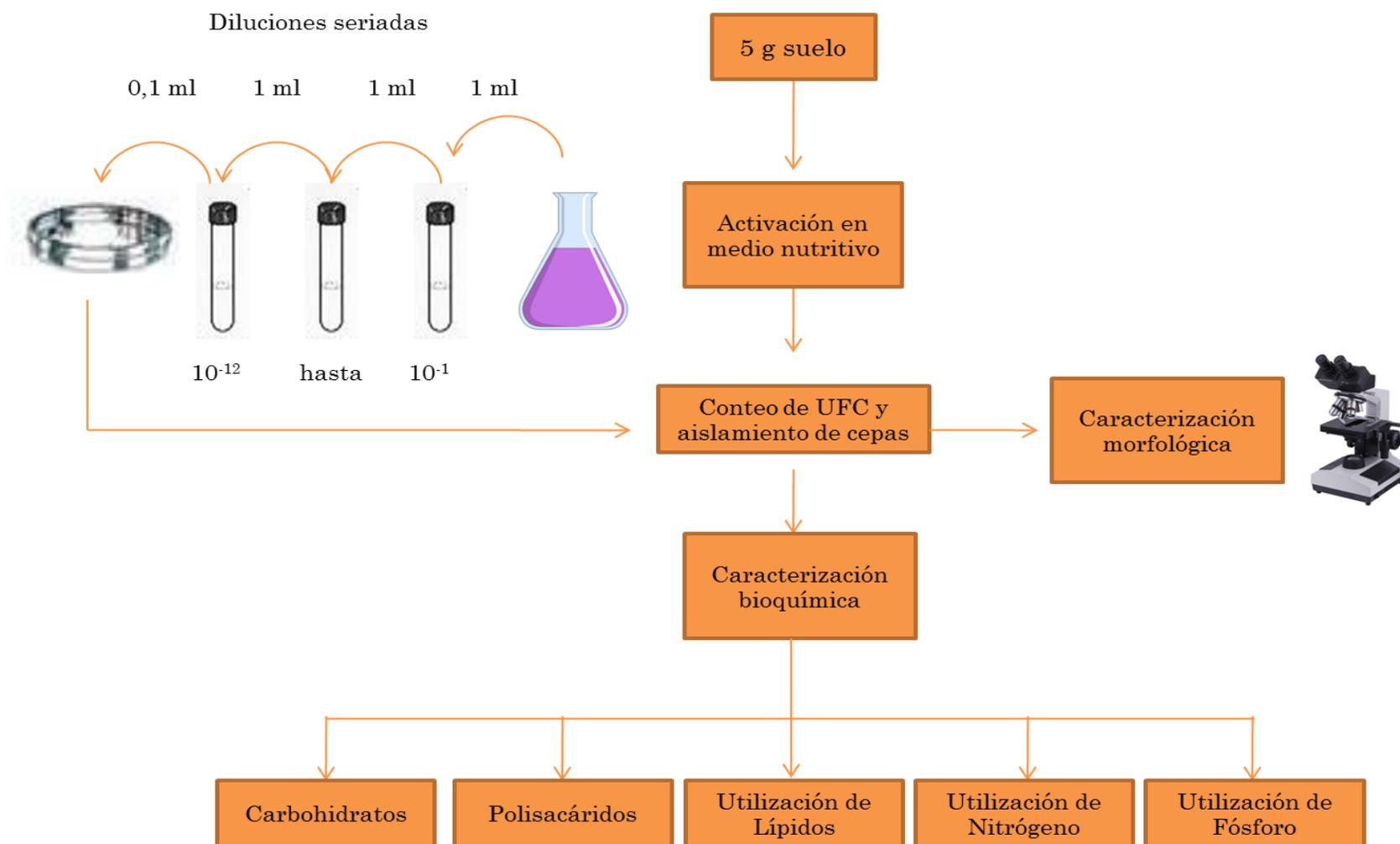


Fig. 7. Esquema metodológico para el aislamiento y caracterización de bacterias y hongos del suelo del gradiente de inundación

3.4. Resultados

3.4.1. Densidad Microbiana

La densidad o abundancia de bacterias aeróbicas (expresada como UFC por gramo de suelo), para cada zona del gradiente de inundación se muestra en la Tabla 1. Se observó que la densidad de bacterias aeróbicas en T1 incrementó de la zona MAX hacia la zona MIN ($p < 0,05$). La zona NF no mostró diferencias significativas en la densidad respecto a la zona MAX ($p > 0,05$).

Tabla 1. Densidad de bacterias heterotróficas aeróbicas en cada zona del gradiente por temporada

Zona	Densidad (Log UFC/ g suelo)		
	Bacterias aeróbicas		
	T1	T2	T3
MAX	7,32 ± 0,09 a	12,41 ± 0,15 b	12,52 ± 0,60 b
MED	9,17 ± 0,15 c	12,37 ± 0,12 b	11,64 ± 0,15 e
MIN	8,18 ± 0,13 c	12,17 ± 0,19 b	12,82 ± 0,36 b
NF	7,32 ± 0,08 a	12,36 ± 0,05 b	12,79 ± 0,31 b

Media ± desviación estándar seguido de letras diferentes en la misma columna y en la misma fila indican diferencias estadísticamente significativas (ANOVA, HSD $p \leq 0,05$, $n=3$). MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1. Sequía. T2. Inicio de lluvias. T3. Inundación.

Durante el inicio de lluvias (T2) la densidad de bacterias aeróbicas no mostró diferencias significativas en las diferentes zonas del gradiente, sin embargo, se observó que incrementó en aproximadamente 4 órdenes de magnitud, comparado con la época seca (T1, $p = 0,000143$).

Asimismo, la densidad de bacterias se mantuvo desde el inicio de lluvias (T2) hasta la época de inundación (T3), excepto en la zona MED donde se determinó una ligera disminución de las UFC g^{-1} (en un factor de 1000, $p = 0,04975$; Tabla 1).

La densidad de bacterias anaerobias mostró una tendencia distinta, la Tabla 2 muestra que durante T1, las zonas MAX y MED no presentaron

diferencias la densidad ($p > 0,05$), sin embargo, en las zonas MIN y NF la densidad fue mayor por 2 órdenes de magnitud ($p < 0,02$).

Tabla 2. Densidad de bacterias heterotróficas anaeróbicas en cada zona del gradiente por temporada

Zona	Densidad (Log UFC/ g suelo)		
	Bacterias anaeróbicas		
	T1	T2	T3
MAX	8,55 ± 0,42 a	12,08 ± 0,29 c	10,32 ± 0,66 b
MED	8,90 ± 0,74 a	12,88 ± 0,41 c	10,79 ± 2,14 b
MIN	10,65 ± 0,53 b	13,51 ± 0,28 d	13,27 ± 0,10 d
NF	10,43 ± 0,05 b	12,34 ± 0,05 c	12,68 ± 0,62 c

Media ± desviación estándar seguido de letras diferentes en la misma columna y en la misma fila indican diferencias estadísticamente significativas (ANOVA, HSD $p \leq 0,05$, $n=3$). MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1. Sequía. T2. Inicio de lluvias. T3. Inundación.

Durante T2 el número de UFC g^{-1} incrementó, siguiendo una tendencia similar a la de las bacterias aeróbicas, observándose un aumento significativo ($p < 0,05$) en todas las zonas del gradiente, particularmente en la zona MIN, la cual presentó la mayor densidad de bacterias anaeróbicas ($3,6 \times 10^{13}$ UFC/g). Durante T3 (Tabla 2), las zonas MIN y NF mostraron la mayor densidad de bacterias anaeróbicas respecto a las zonas inundadas MAX y MED ($p < 0,05$). Se observó que a lo largo del hidroperíodo las zonas MAX y MED mostraron variaciones en la densidad de bacterias anaeróbicas, siendo más baja en T1, y más alta en T2.

Tabla 3. Densidad de hongos heterotróficos en cada zona del gradiente por temporada

Zona	Densidad (Log UFC/ g suelo)		
	Hongos		
	T1	T2	T3
MAX	8,22 ± 0,5 a	4,35 ± 1,02 b	8,25 ± 0,08 a
MED	6,77 ± 1,98 a	5,02 ± 1,44 b	8,45 ± 0,03 a
MIN	5,26 ± 0,61 b	5,66 ± 0,55 b	7,77 ± 0,37 a
NF	7,54 ± 0,45 a	5,63 ± 0,87 b	8,38 ± 0,07 a

Media ± desviación estándar seguido de letras diferentes en la misma columna y en la misma fila indican diferencias estadísticamente significativas (ANOVA, HSD $p \leq 0,05$, $n=3$). MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación.

En cuanto a la comunidad fúngica en el gradiente de inundación, se observó que la densidad de hongos y levaduras fue más baja en la zona MIN durante T1 (Tabla 3). Durante T2 la densidad fúngica disminuyó significativamente, y no cambió a lo largo del gradiente ($p < 0,05$). Por el contrario, durante T3 la densidad fúngica aumentó ($p > 0,05$) hasta alcanzar el mismo orden de magnitud que en T1. Cabe destacar que la mayoría de los hongos cuantificados en todos los casos eran levaduras, los hongos filamentosos se expresaron en menor medida.

3.4.2. Caracterización morfológica de la comunidad microbiana

Se observó que en T1 la distribución de las diferentes formas celulares fue poco variable, aproximadamente el 60% de bacterias aeróbicas en todas las zonas del gradiente, eran bacilos Gram negativo (Figura 8). Asimismo, en las bacterias anaeróbicas se observó predominio de bacilos Gram negativo (alrededor del 40%), aunque en la Figura 9 se observa que cocos y cocobacilos Gram positivo también se expresaron. Respecto a la comunidad de hongos en T1 (Fig. 10), se observó la predominancia de hongos filamentosos sobre la proporción de levaduras.

Durante T2 la frecuencia de aparición de las distintas formas celulares en el gradiente de inundación cambió (Figuras 11 y 12), encontrándose que en la zona MAX más del 45% de las bacterias aeróbicas eran bacilos Gram negativo, mientras que en las otras zonas del gradiente predominaron los bacilos Gram positivo (37%, Fig. 11).

La distribución de las formas celulares de bacterias anaeróbicas fue diferente con respecto a las aeróbicas para ésta época (Fig. 12), donde la zona MAX presentó la mayor proporción de bacilos y cocobacilos Gram positivo, mientras que en la zona MED los bacilos Gram positivo fueron más frecuentes (50%) respecto a las demás formas celulares.

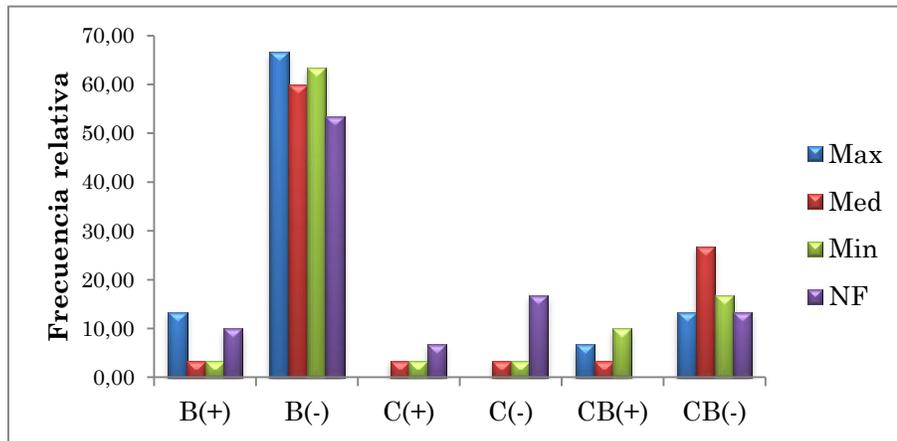


Fig. 8. Distribución de formas celulares de la comunidad de bacterias aeróbicas en el gradiente de inundación durante T1

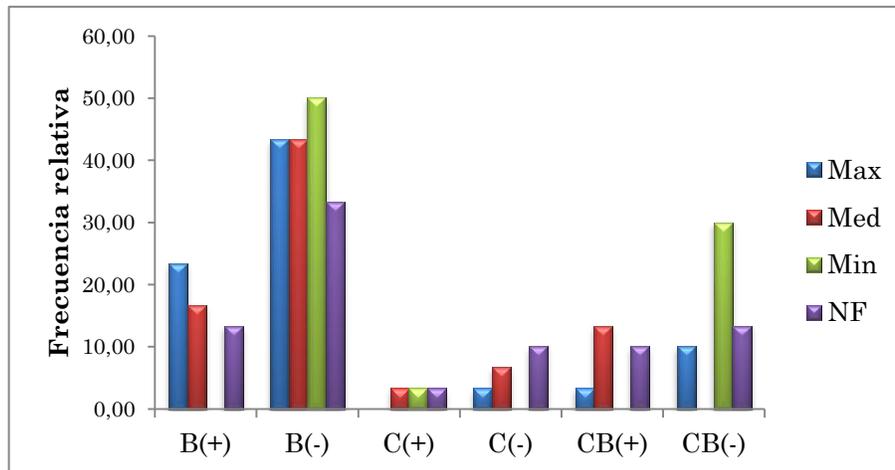


Fig. 9. Distribución de formas celulares de la comunidad de bacterias anaeróbicas en el gradiente de inundación durante T1

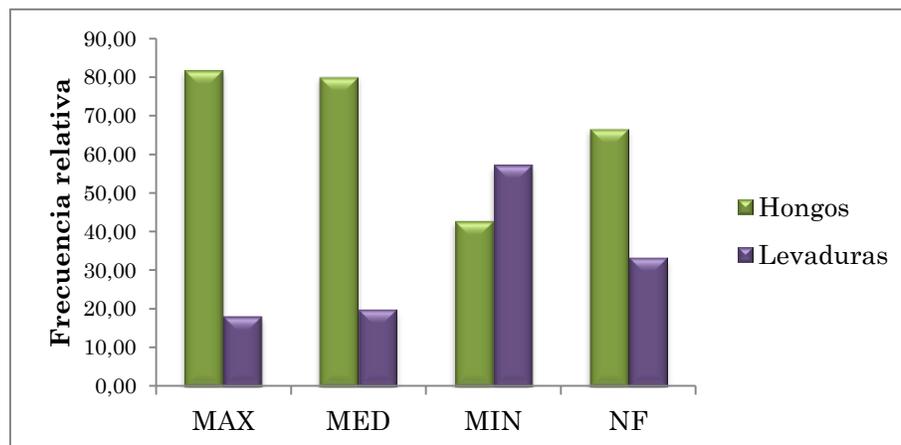


Fig. 10. Distribución de morfotipos de la comunidad de hongos en el gradiente de inundación en T1

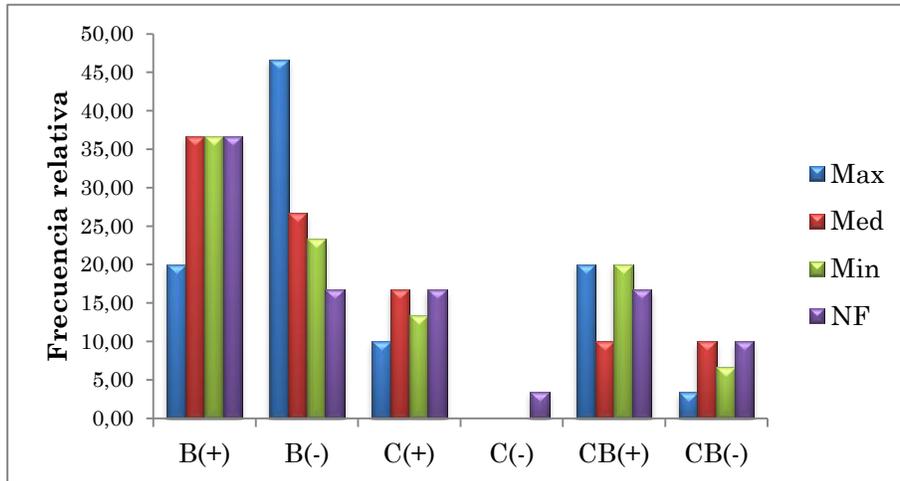


Fig. 11. Distribución de formas celulares de la comunidad de bacterias aeróbicas en el gradiente de inundación durante T2

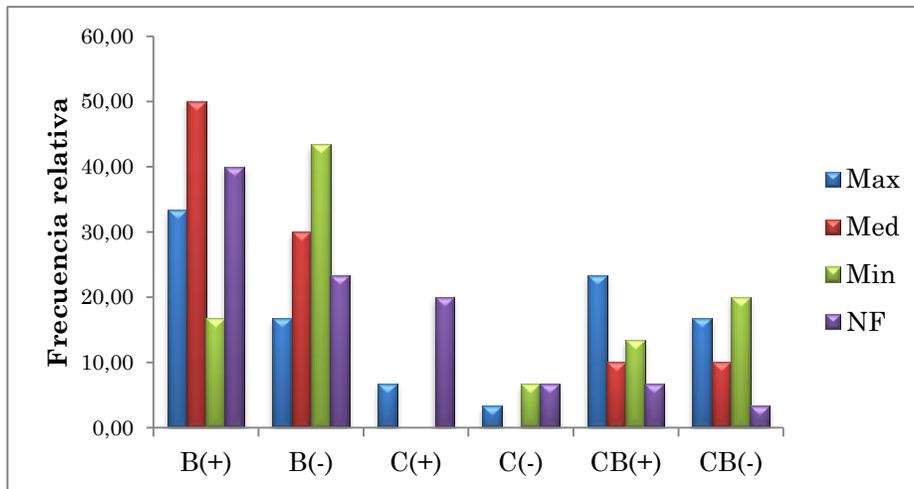


Fig. 12. Distribución de formas celulares de la comunidad de bacterias anaeróbicas en el gradiente de inundación durante T2

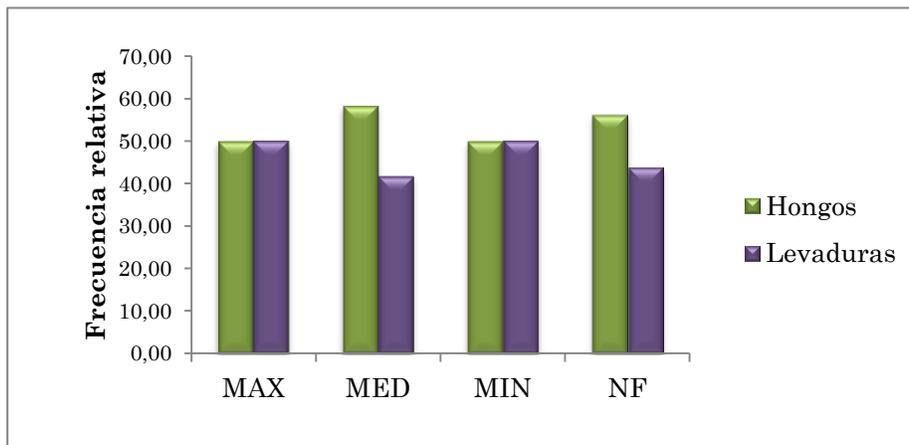


Fig. 13. Distribución de morfotipos en la comunidad de hongos en el gradiente de inundación durante T2

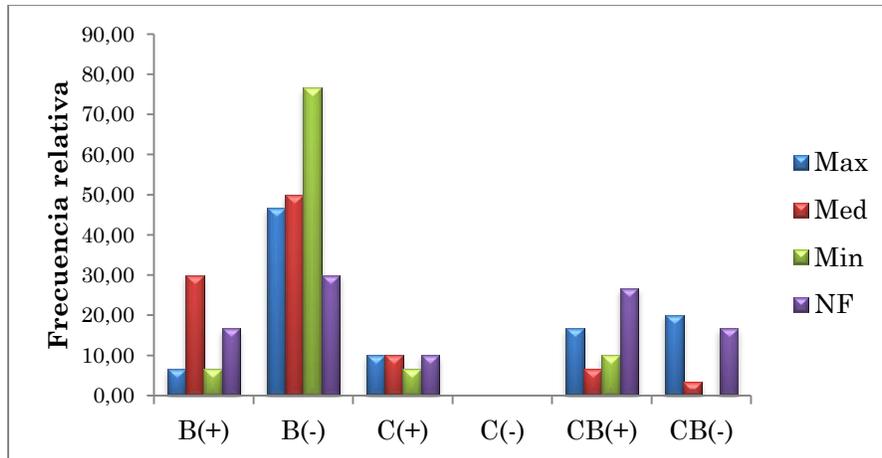


Fig. 14. Distribución de formas celulares de la comunidad de bacterias aeróbicas en el gradiente de inundación durante T3

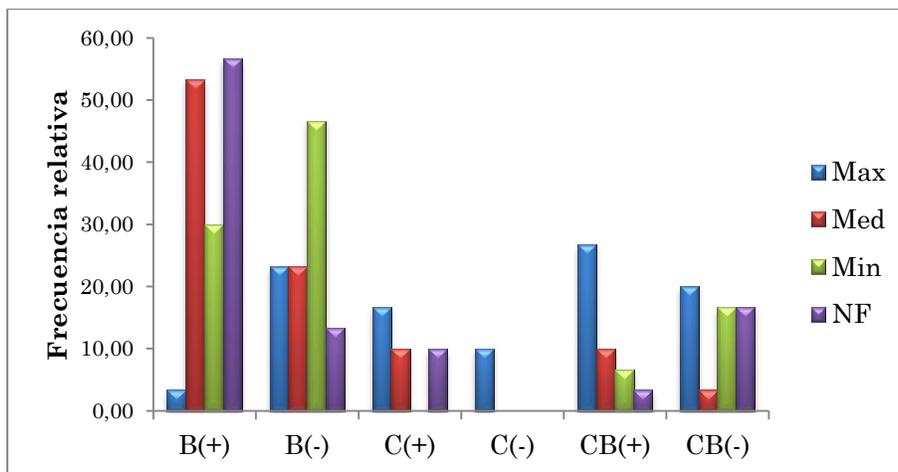


Fig. 15. Distribución de formas celulares de la comunidad de bacterias anaeróbicas en el gradiente de inundación durante T3

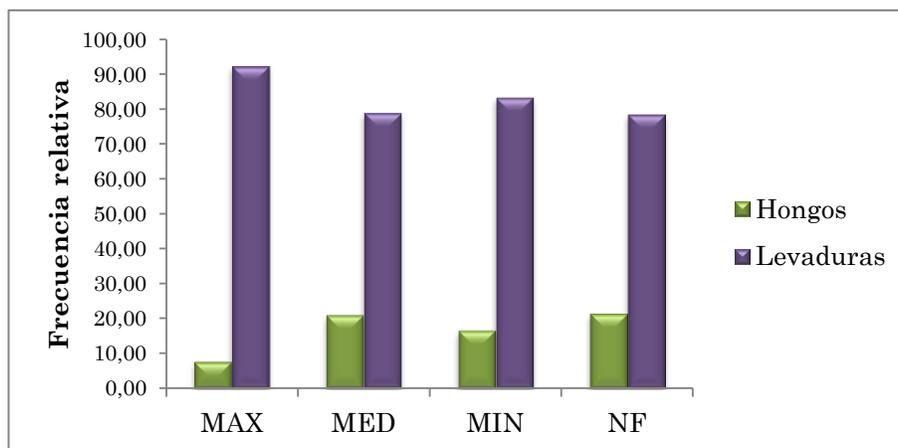


Fig. 16. Distribución de morfotipos en la comunidad de hongos en el gradiente de inundación durante T3

En la zona MIN predominaron los bacilos Gram positivo; en cambio, la zona NF se caracterizó por tener bacterias anaeróbicas predominantemente bacilos Gram negativo y cocos Gram positivo (Fig. 12). En cuanto a la proporción de hongos y levaduras en T2, esta fue similar en las zonas MAX y MIN, mientras que en MED y NF se observó predominancia de los hongos sobre las levaduras (Fig. 13).

Durante la inundación se observó que las bacterias aeróbicas predominantemente fueron bacilos Gram negativo en todas las zonas del gradiente (Fig. 14), particularmente en la zona MIN donde los bacilos Gram negativo representaron el 77%. Se observó también en este grupo de bacterias que los cocos Gram negativo no se expresaron.

Las bacterias anaeróbicas durante T3 (Fig. 15) se caracterizaron por una mayor frecuencia de aparición de cocobacilos Gram positivo (27%) y negativo (20%) y bacilos Gram negativo (23%) en la zona MAX. En las zonas MED y NF se observó predominio de bacilos Gram positivo (53% y 55% respectivamente), mientras que en la zona MIN al igual que en T2, predominaron los bacilos Gram negativo (47%). La comunidad fúngica durante T3 se caracterizó por una mayor frecuencia de levaduras respecto a los hongos filamentosos.

La Tabla 4 muestra los géneros de hongos identificados para cada zona del gradiente de inundación. Se observó que el género fúngico más abundante en el gradiente de inundación fue *Penicillium sp.* determinándose al menos 8 morfotipos diferentes. Asimismo, otros géneros de hongos frecuentes en el suelo como *Aspergillus sp.* (5 morfotipos aislados), *Trichoderma sp.* (3 morfotipos aislados), *Fusarium sp.* (3 morfotipos), *Mucor sp.*, *Histoplasma sp.* y *Scopulariopsis sp.* también fueron identificados.

Tabla 4. Géneros de hongos identificados en el gradiente de inundación en las diferentes épocas de muestreo

Zona	T1	T2	T3
MAX	<i>Penicillium sp1</i> <i>Penicillium sp2</i> <i>Penicillium sp3</i> <i>Penicillium sp4</i> <i>Scopulariosis sp</i> <i>Aspergillus sp1</i> <i>Aspergillus sp2</i> <i>Histoplasma sp</i> <i>Trichoderma sp1</i> 2 Levaduras	<i>Mucor sp</i> <i>Aspergillus sp4</i> <i>Trichoderma sp1</i> <i>Penicillium sp4</i> 4 Levaduras	<i>Penicillium sp3</i> 12 Levaduras
MED	<i>Trichoderma sp2</i> <i>Mucor sp1</i> <i>Histoplasma sp</i> <i>Penicillium sp1</i> 1 Levadura	<i>Penicillium sp5</i> <i>Penicillium sp6</i> <i>Histoplasma sp</i> <i>Trichoderma sp1</i> <i>Trichoderma sp2</i> <i>Aspergillus sp3</i> <i>Aspergillus sp5</i> 5 Levaduras	<i>Penicillium sp5</i> <i>Penicillium sp3</i> <i>Penicillium sp2</i> 15 Levaduras
MIN	<i>Penicillium sp4</i> <i>Mucor sp1</i> <i>Fusarium sp1</i> 4 Levaduras	<i>Trichoderma sp1</i> <i>Mucor sp</i> <i>Aspergillus sp2</i> <i>Penicillium sp7</i> <i>Penicillium sp6</i> <i>Aspergillus sp5</i> <i>Penicillium sp2</i> 7 Levaduras	<i>Fusarium sp1</i> <i>Aspergillus sp4</i> <i>Fusarium sp3</i> 15 Levaduras
NF	<i>Aspergillus sp1</i> <i>Aspergillus sp3</i> <i>Fusarium sp1</i> <i>Fusarium sp2</i> 2 Levaduras	<i>Trichoderma sp1</i> <i>Mucor sp</i> <i>Penicillium sp4</i> <i>Trichoderma sp2</i> <i>Penicillium sp1</i> <i>Aspergillus sp3</i> <i>Penicillium sp8</i> <i>Penicillium sp6</i> <i>Trichoderma sp3</i> 7 Levaduras	<i>Mucor sp</i> <i>Trichoderma sp3</i> <i>Fusarium sp2</i> <i>Penicillium sp1</i> 11 Levaduras

MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación.

La Tabla 4 muestra que en sequía la zona MAX presentó la mayor riqueza taxonómica de hongos, respecto a las demás zonas del gradiente. Durante el inicio de lluvias, la zona MAX disminuyó su riqueza de géneros fúngicos, mientras que las zonas MED, MIN y NF incrementaron la diversidad taxonómica notablemente.

En T3, las zonas MAX y MED permanecieron inundadas, y como consecuencia, la expresión de los diversos géneros fúngicos disminuyó significativamente (Tabla 4). En las zonas MAX y MED se observó expresión de *Penicillium sp.*, mientras que en la zona MIN se identificaron géneros como *Fusarium sp.* y *Aspergillus sp.* La zona NF mostró mayor riqueza fúngica en esta época, identificándose géneros tales como *Mucor sp.*, *Trichoderma sp.*, *Fusarium sp.* y *Penicillium sp.* (Tabla 4).

Se observó que en una misma zona la expresión de los distintos géneros fúngicos fue diferente. Por ejemplo, *Mucor sp.* y *Aspergillus sp.* no se expresaron en la zona MAX en T1 pero sí en T2. Asimismo, se determinó que la abundancia de levaduras aumentó en proporción al incremento del contenido de agua en el suelo (Tabla 4).

3.4.3. Estructura de gremios de la comunidad microbiana

Las cepas aisladas fueron enfrentadas a 16 sustratos orgánicos diferentes a fin de establecer el perfil metabólico de la comunidad en términos de descomposición de materia orgánica. El perfil fisiológico se caracterizó de acuerdo a los siguientes aspectos:

3.4.3.1. Utilización de carbohidratos

La Figura 17 muestra que en las zonas MAX y MED predominó el uso de peptonas como fuente de carbono por las bacterias aeróbicas (70% y 67% en T1 y 40 y 47% en T2), mientras que el uso de glucosa fue más frecuente en las

zonas MIN y NF (83% y 80% en T1 y 70% y 43% en T2). En T3 el consumo de glucosa predominó en todas las zonas del gradiente, siendo la zona NF la que presentó el mayor porcentaje (93%).

Asimismo, las bacterias anaeróbicas en las zonas MAX y MED utilizaron preferentemente peptonas en T1 (73% y 87% respectivamente) y en T2 predominó el consumo de glucosa (83% y 93%) en estas zonas. En MIN y NF fue más frecuente el uso de glucosa en todas las épocas, en un 23% y 70% en T1; 80% y 93% en T2; y 63% 60% en T3.

La comunidad de hongos utilizó peptonas en mayor medida que glucosa y lactosa en las tres épocas del año. Se determinó que en la zona MAX el consumo de peptonas fue de 64% en T1, 75% en T2 y 85% en T3. En la zona MED se determinó que 80% de hongos utilizaron peptonas en T1, 75% en T2 y 89% en T3. En la zona MIN un 57% de hongos utilizaron peptonas en T1, el 71% en T2 y un 72% en T3 realizaron esta función. Se observó que en la zona NF durante T1 el 100% utilizaron peptonas como fuente de carbono, un 87% en T2 y el 93% en T3.

3.4.3.2. *Utilización de polisacáridos*

El patrón de utilización de almidón por la comunidad microbiana en el gradiente de inundación se muestra en la Figura 18. Se observó que una proporción menor al 50% de la comunidad bacteriana aislada no mostró capacidad para hidrolizar este compuesto. La comunidad de bacterias aeróbicas presentó mayor porcentaje de hidrólisis total (α -amilasa + β -amilasa) en T1, mientras que en T2 y T3 la hidrólisis parcial (α -amilasa) fue más frecuente. La comunidad de bacterias anaeróbicas mostró baja capacidad de hidrolizar almidón durante T1, menos del 10% de las bacterias anaeróbicas aisladas de las zonas MAX y MED mostraron actividad de α -amilasa, mientras que en las zonas MIN y NF no se observó actividad de esta enzima.

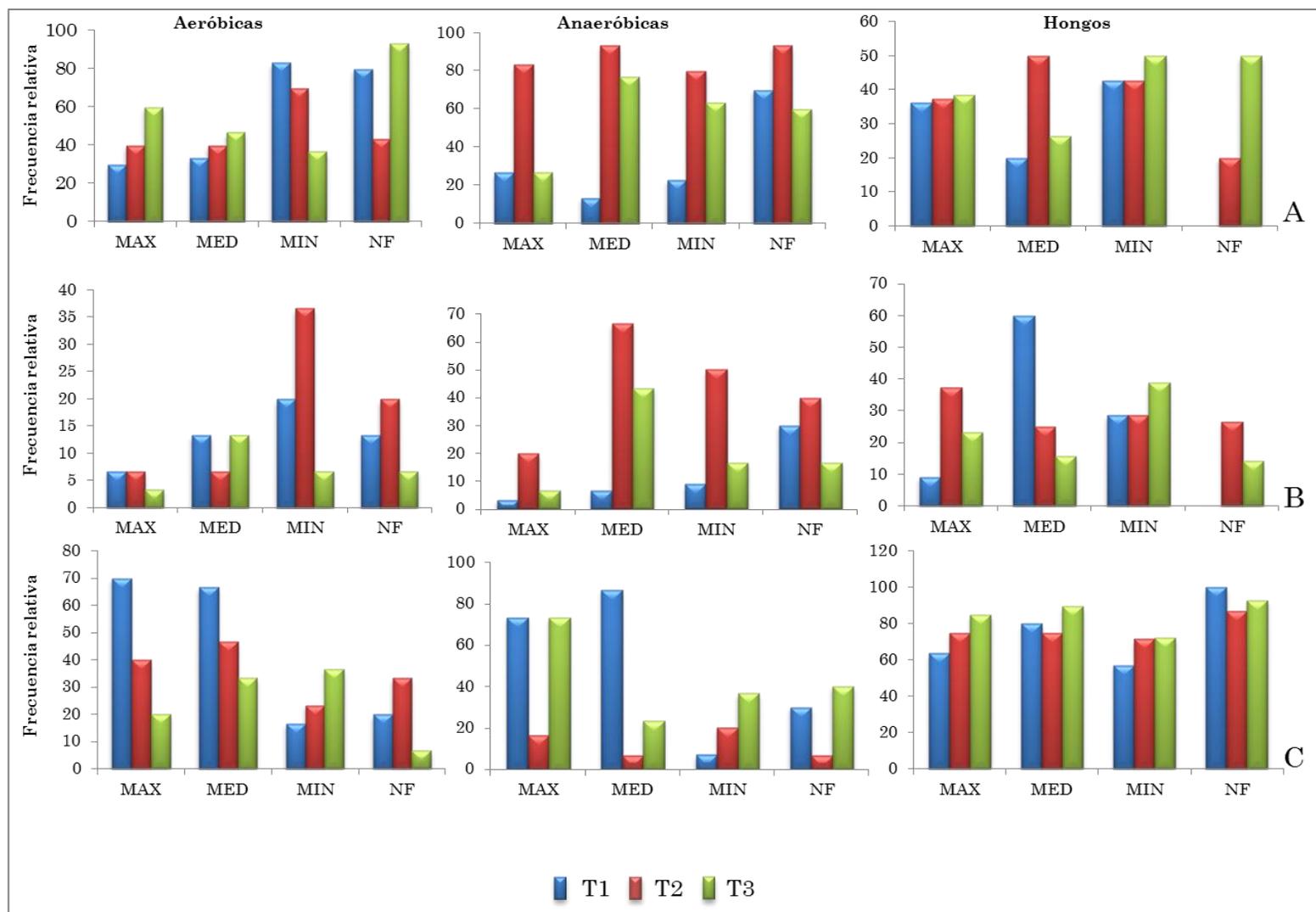


Fig. 17. Utilización de carbohidratos por la comunidad microbiana del gradiente de inundación. (A). Degradación de glucosa. (B). Degradación de lactosa. (C) Degradación de peptonas.

Durante T2 no se observó hidrólisis parcial de almidón en ninguna de las zonas del gradiente de inundación, sin embargo, un bajo porcentaje de bacterias presentaron capacidad para hidrolizar totalmente el polímero. Durante la inundación (T3) se observó que sólo las zonas MED y NF mostraron actividad de amilasas. Se determinó que durante T1, alrededor del 40% de los aislados fúngicos de las zonas MAX y MED mostraron capacidad de hidrolizar el almidón parcial y totalmente, mientras que en T2 y T3 predominó la hidrólisis total (60% aproximadamente) en todas las zonas del gradiente de inundación (Fig. 18).

En cuanto a la degradación de pectina, la Figura 19A muestra que las bacterias anaeróbicas y los hongos fueron más eficientes en la degradación de este compuesto que las bacterias aeróbicas. Se determinó que las bacterias aeróbicas degradaron pectina sólo en T1, observándose mayor frecuencia en las zonas MIN y NF (63% y 80% respectivamente). Se observó que más del 80% de las bacterias anaeróbicas degradaron pectina, no mostrando diferencias en el patrón de utilización de este compuesto en las tres épocas del año.

Igualmente, la comunidad de hongos mostró una importante participación en la degradación de pectina (Fig. 19A). Se observó que más del 90% de los hongos y levaduras de las diferentes zonas del gradiente en T1 y T2 degradaron el polímero, y en T3 la frecuencia se mantuvo por encima del 50% en todas las zonas del gradiente.

Respecto a la degradación de celulosa (Fig. 19B), se encontró que al igual que la pectina, las bacterias anaeróbicas y los hongos mostraron ser más eficientes en la utilización de este compuesto que las bacterias aeróbicas. Se determinó que menos del 40% de las bacterias aeróbicas degradaron celulosa en T1, y en T2 alrededor del 10% realizaron esta función. Aproximadamente el 80% de las cepas anaeróbicas y fúngicas aisladas de las distintas zonas del gradiente degradaron celulosa en T1, capacidad que disminuyó a 60% en T2.

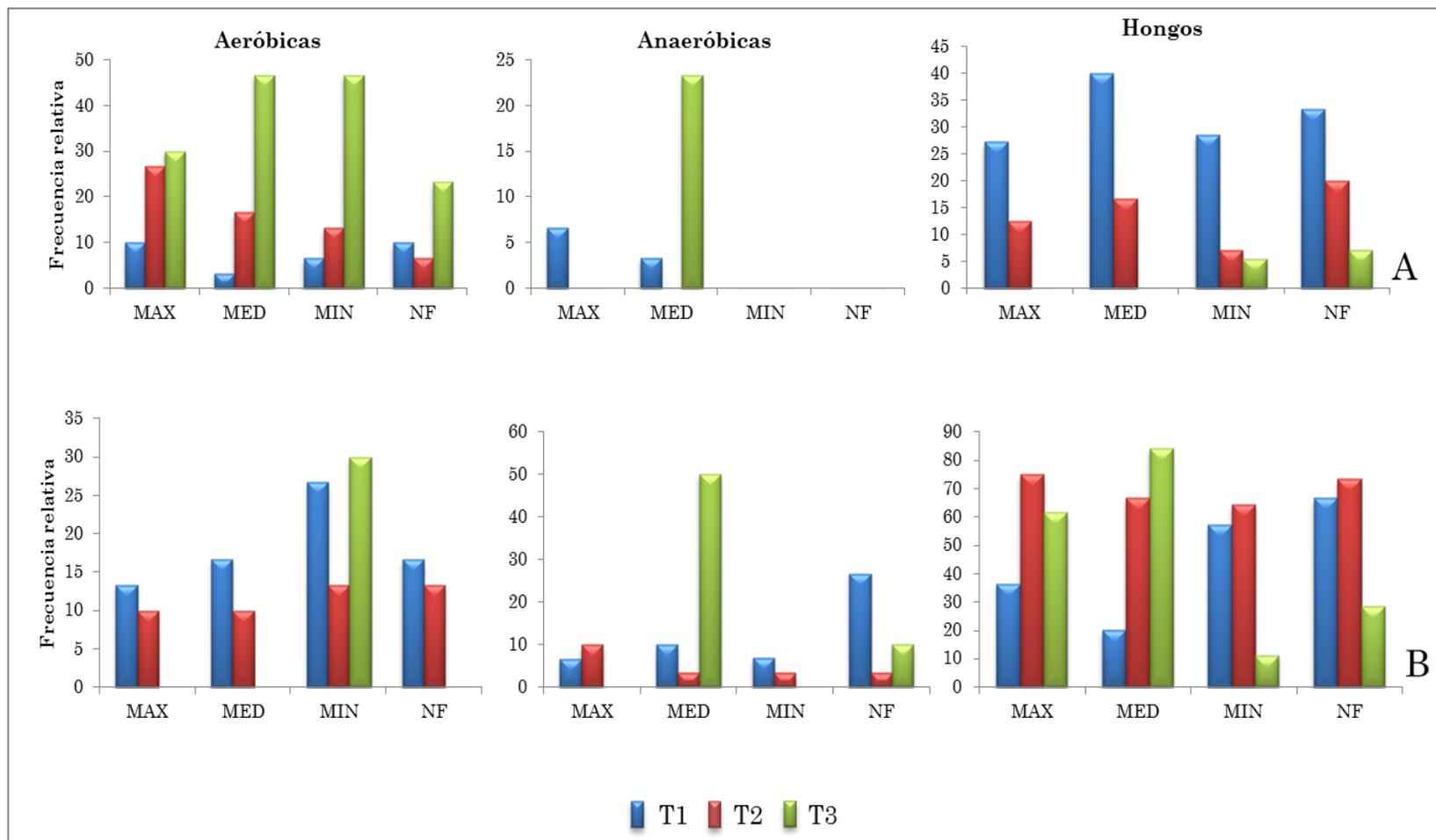


Fig. 18. Utilización almidón por la comunidad microbiana del gradiente de inundación. (A). Hidrólisis parcial (actividad de α -amilasa). (B). Hidrólisis total (actividad de α -amilasa + β -amilasa).

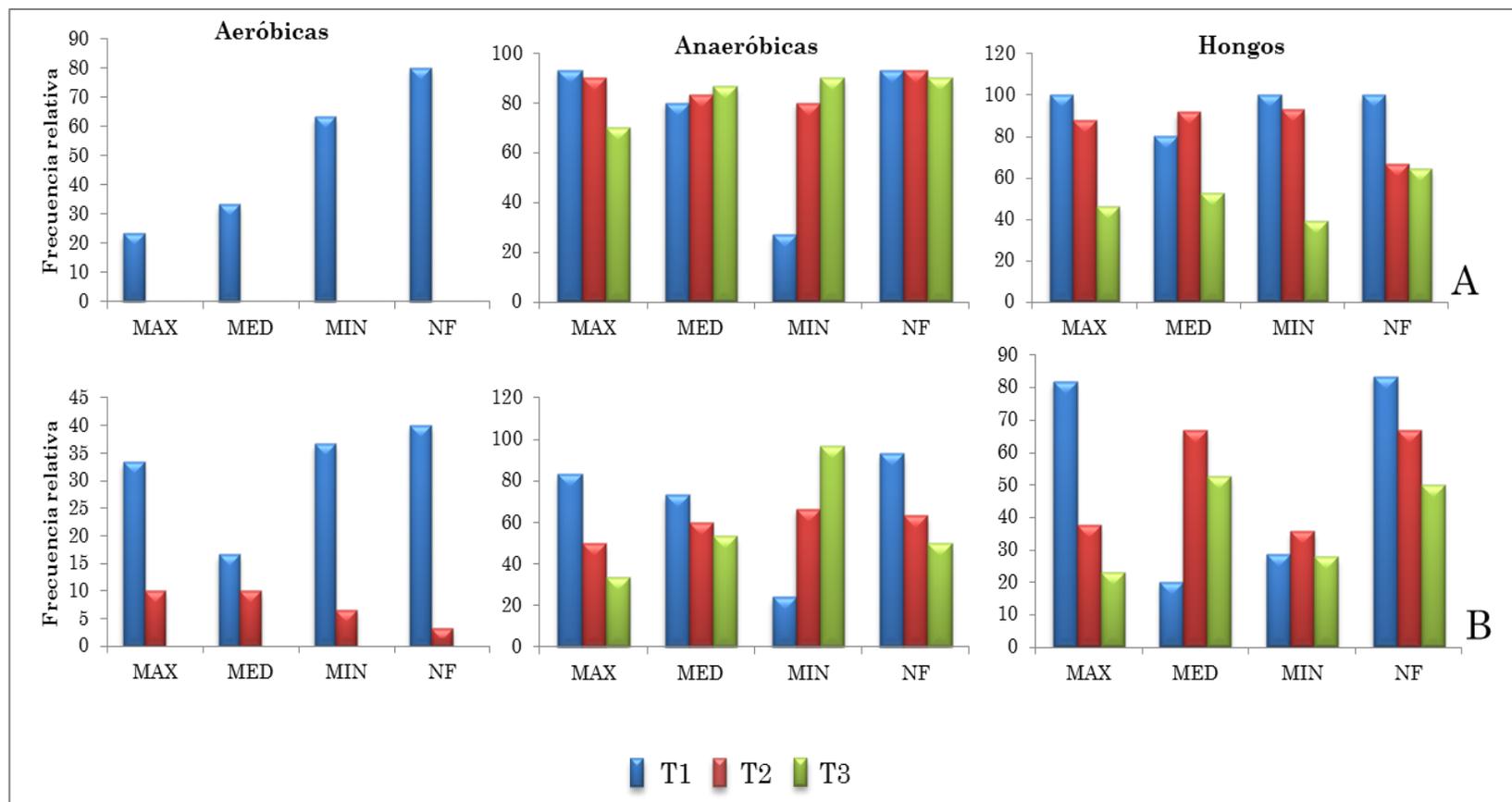


Fig. 19. Utilización polímeros estructurales por la comunidad microbiana del gradiente de inundación. (A). Degradación de pectina. (B). Degradación de celulosa.

Se observó que en T3 sólo las bacterias anaeróbicas y los hongos mostraron actividad de degradación de celulosa, determinándose mayor frecuencia de utilización por bacterias anaeróbicas en la zona MIN (97%). De igual manera, aproximadamente el 53% de los hongos aislados en las diferentes zonas del gradiente degradaron este compuesto (Fig. 19B).

La Figura 20 muestra el perfil de utilización de lignina y quitina como fuente de carbono. Se puede observar que en T1 la degradación de lignina es llevada a cabo por bacterias aeróbicas, anaeróbicas y hongos (más del 50% de los aislados) en todas las zonas del gradiente de inundación (Fig. 20A).

Sin embargo, en T2 y T3 el perfil de utilización de lignina (Fig. 20A) muestra que sólo las bacterias anaeróbicas y los hongos llevaron a cabo esta función, encontrándose mayor frecuencia de utilización en la comunidad de bacterias anaeróbicas respecto a los hongos, particularmente durante T3, más del 70% de cepas anaeróbicas utilizan este sustrato comparado con sólo 40% de hongos aislados en MED y NF.

Igualmente, la Figura 20B muestra que la degradación de quitina, a diferencia de la lignina, fue llevada a cabo principalmente por bacterias aeróbicas. Las bacterias anaeróbicas mostraron no ser capaces de utilizar eficientemente este sustrato en ninguna época del año. Se observó que el mayor porcentaje de cepas que utilizaron quitina se expresó en T1, cerca del 30% de bacterias aeróbicas en MAX, MED y MIN y 43% en NF, 55% de hongos en MAX, 40% en MED y 30% en MIN y NF (Fig. 20B).

Sin embargo, en T2 y T3 la frecuencia de utilización disminuyó a frecuencias por debajo del 20% de bacterias y hongos en todas las zonas del gradiente, indicando que la degradación de quitina es netamente aeróbica.

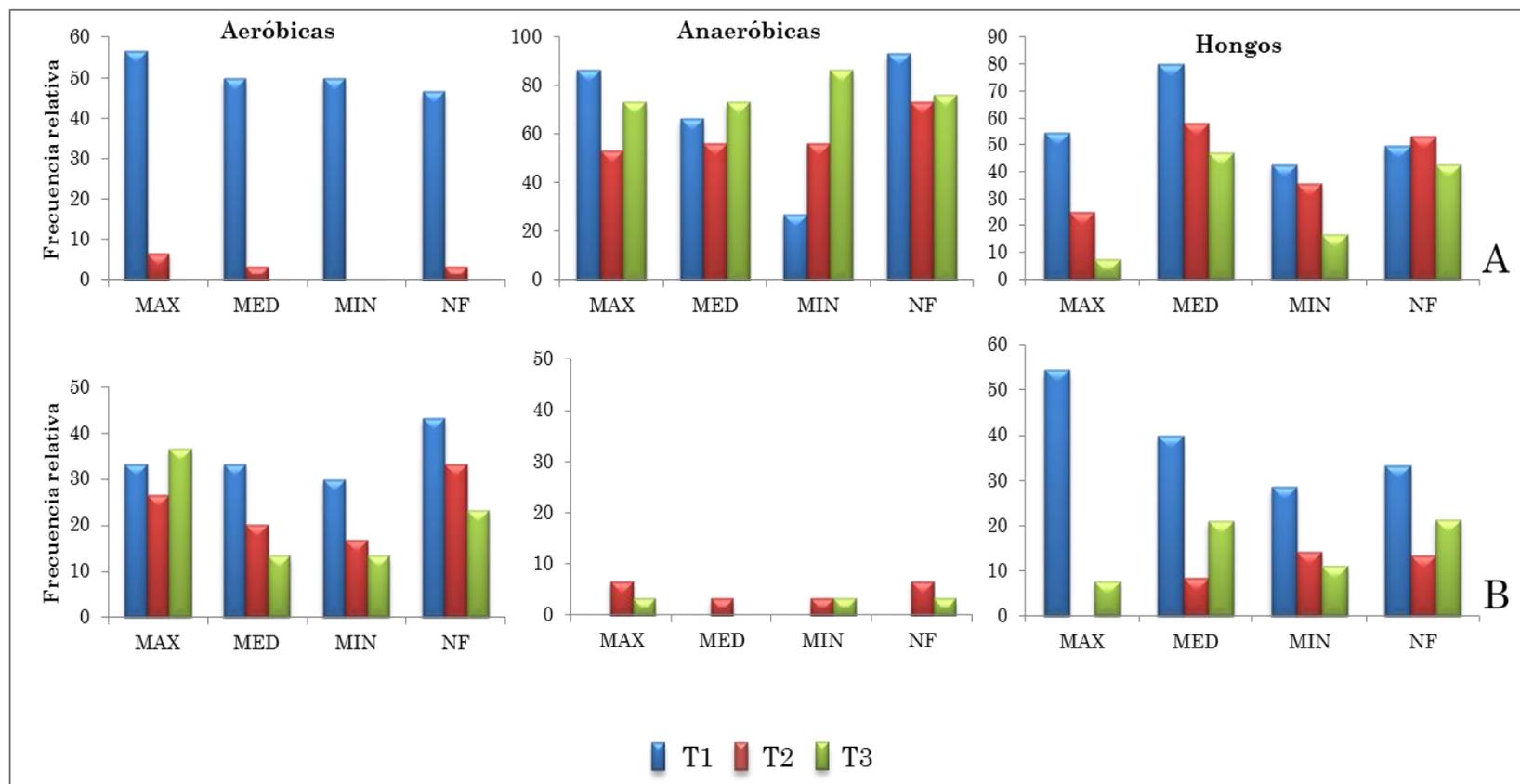


Fig. 20. Utilización polímeros estructurales complejos por la comunidad microbiana del gradiente de inundación. (A). Degradación de lignina. (B). Degradación de quitina.

3.4.3.3. Utilización de lípidos

En cuanto a la utilización de lípidos, en la Figura 21 se observa que la comunidad de bacterias aeróbicas mostró mayor participación en T1, particularmente en la zona MAX (50%) y en NF (40%), seguido de las zonas MED (30%) y MIN (30%). En T2 y T3 se observó que la actividad lipolítica de las bacterias aeróbicas disminuyó, mientras que las bacterias anaeróbicas en T3 presentaron mayor frecuencia de utilización en la zona MAX (47%) y NF (37%).

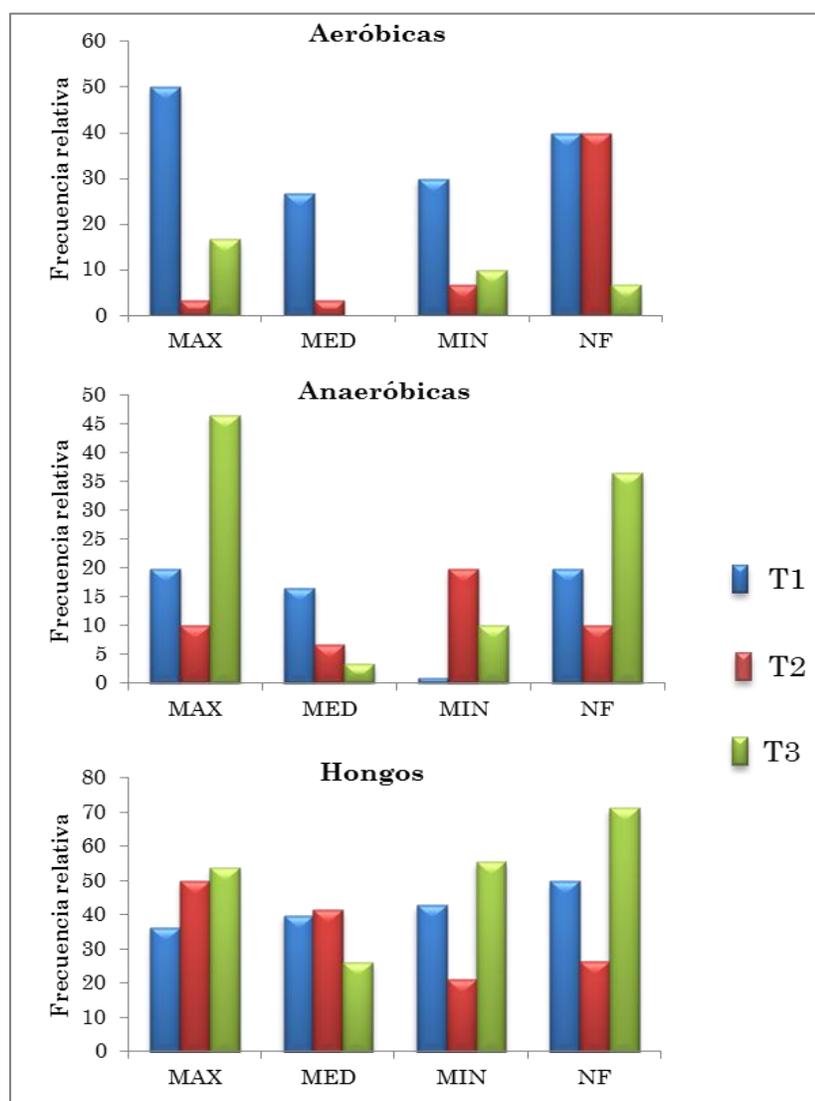


Fig. 21. Utilización de lípidos por la comunidad microbiana del gradiente de inundación.

Los hongos presentaron una importante actividad lipolítica en las tres épocas muestreadas (Fig. 21). En T1 el 36% de aislados fúngicos en la zona MAX, 40% en la zona MED, 43% en la zona MIN y 50% en NF realizaron esta función.

Durante T2 se observó mayor frecuencia de utilización de lípidos en las zonas MAX y MED (alrededor de 50%) respecto a las zonas MIN y NF (25%). En T3 la tendencia es contraria (Fig. 21), se observó mayor frecuencia de utilización en las zonas MIN y NF (56% y 71% respectivamente) en comparación con las zonas MAX (50%) y MED (26%).

3.4.3.4. *Utilización de nitrógeno*

El potencial para la mineralización de nitrógeno por parte de la comunidad microbiana se muestra en la Figura 22. La Figura 22A representa la actividad proteolítica de hongos y bacterias en el gradiente de inundación. Se observó que durante T1 las bacterias aeróbicas en las zonas MIN y NF mostraron mayor frecuencia (45%) respecto a las zonas MAX y MED (25%), en cambio, las bacterias anaeróbicas mostraron baja actividad en esta época.

Durante T2 la actividad proteolítica de bacterias aeróbicas y anaeróbicas fue similar que en T1 (Fig. 22A). Sin embargo, se determinó que en T3 la actividad proteolítica incrementó (sobre un 60%) en los tres grupos microbianos estudiados, mostrando un patrón muy particular, en el cual la zona MAX presentó mayor frecuencia de utilización de proteínas por las bacterias aeróbicas (67%), en la zona MED la degradación de proteínas fue realizada mayormente por la comunidad de anaeróbicas (73%) y en las zonas MIN y NF los hongos tienen más participación (94% y 79% respectivamente).

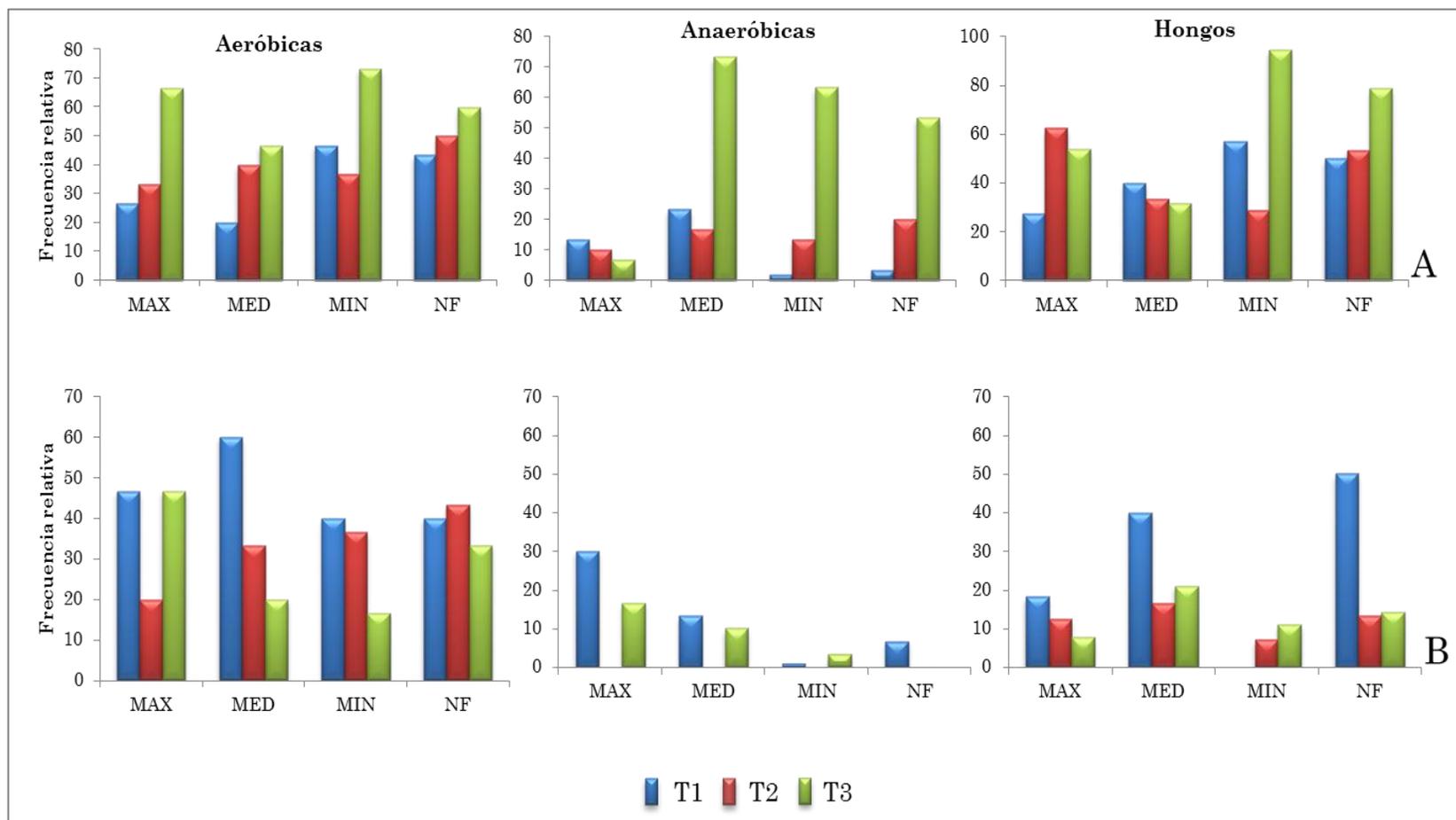


Fig. 22. Mineralización de nitrógeno orgánico por la comunidad microbiana del gradiente de inundación. (A). degradación de proteínas. (B). Degradación de urea.

De igual manera, en la Figura 22B se muestra el perfil de utilización de urea en el gradiente de inundación. Se observó que una alta proporción de bacterias aeróbicas realizan esta actividad en las tres épocas de muestreo. Durante T1 se determinó la mayor frecuencia de utilización de urea por las bacterias aeróbicas, anaeróbicas y hongos, sin embargo, en la zona MIN sólo las bacterias aeróbicas realizaron esta función.

En T2 no se registró degradación de urea por parte de las bacterias anaeróbicas, y en la comunidad fúngica la frecuencia fue menor a 13% en todas las zonas del gradiente, mientras que las bacterias aeróbicas presentaron frecuencias de utilización de más del 40%. Durante T3, se observaron frecuencias de utilización de urea menores al 20% en bacterias anaeróbicas y hongos, mientras que las bacterias aeróbicas presentaron un perfil en el cual el 47% de cepas en la zona MAX degradaron el sustrato, y en las zonas MED, MIN y NF menos del 30% de las cepas mostraron esta actividad (Fig. 22B).

Además de la degradación de formas orgánicas del nitrógeno, la comunidad microbiana puede utilizar compuestos nitrogenados como aceptores de electrones alternativos para obtener energía durante el proceso de respiración. La Figura 23 muestra la actividad de la enzima nitrato reductasa, la cual puede reducir el nitrato (NO_3^-) a nitrito (NO_2^-) o reducir completamente el ion a nitrógeno molecular (N_2) ocasionando denitrificación (esta actividad sólo es realizada por bacterias, los hongos no presentan esta capacidad).

En la Figura 23A se observa que la reducción de nitratos a nitritos fue muy frecuente, particularmente en la comunidad de bacterias anaeróbicas, la cual presentó actividad de nitrato reductasa (más del 90%) en todas las zonas del gradiente de inundación sin diferencias importantes a lo largo del hidroperíodo. Se observó también que durante T2 y T3 la reducción de nitratos fue más frecuente comparado con T1 en bacterias aeróbicas y hongos.

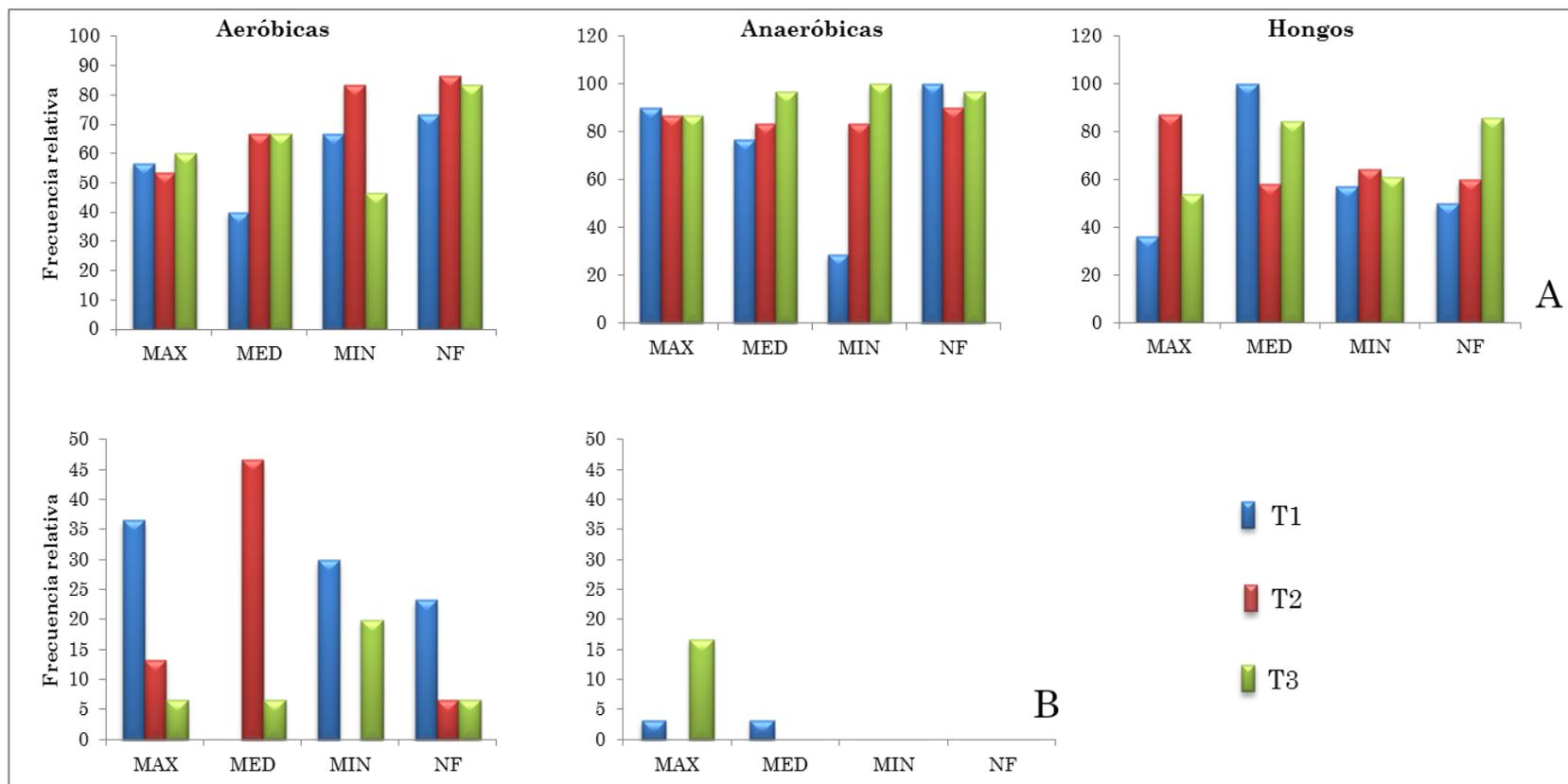


Fig. 23. Uso de nitrato como aceptor de electrones por la comunidad microbiana del gradiente de inundación. (A). Reducción de nitratos a nitritos. (B). Reducción total de nitrato a N₂.

En la Figura 23B se muestra la reducción completa de nitrato, observándose que esta función no es muy frecuente en la comunidad bacteriana heterotrófica (menos del 50% de las cepas). Particularmente, la denitrificación fue más importante en bacterias aeróbicas las cuales presentaron reducción completa de nitratos durante T1 en MAX (37%), MIN (30%) y NF (23%), mientras que en T2 la denitrificación fue más frecuente en la zona MED (47%). En la zona MAX durante la inundación sólo se registró 17% de cepas anaeróbicas denitrificantes.

3.4.3.5. Utilización de fósforo

La Figura 24A muestra el patrón de mineralización de fósforo orgánico, en el cual se puede observar que más del 90% de la comunidad microbiana (bacterias aeróbicas, anaeróbicas y hongos) a lo largo del gradiente de inundación fue capaz de realizar esta función en las tres épocas de muestreo. La solubilización de fosfatos presentó un patrón distinto (Fig. 24B), el comportamiento de bacterias aeróbicas, anaeróbicas y hongos cambió a lo largo del gradiente. La comunidad de hongos presentó mayor frecuencia de solubilización de fosfatos (más del 50%) en T2 y T3 respecto a la comunidad de bacterias.

En T1 se observó que 63% de bacterias aeróbicas de la zona NF solubilizaron fosfatos (Fig. 24B), mientras que las anaeróbicas y los hongos presentaron frecuencias más bajas (33% y 50%). En las zonas MAX y MIN los hongos presentaron mayor frecuencia de utilización (45% y 57%) pero en MED las anaeróbicas mostraron mayor participación (40%). Se observó que en T2, las bacterias aeróbicas no solubilizaron fosfatos y las bacterias anaeróbicas mostraron baja frecuencia de utilización (7% en MAX, 27% en MED, 20% en MIN y 33% en NF). Durante T3, la frecuencia de solubilización de fosfatos es mayor comparado con T1 y T2, donde las bacterias anaeróbicas y los hongos presentaron mayor participación (más del 50% de los aislados).

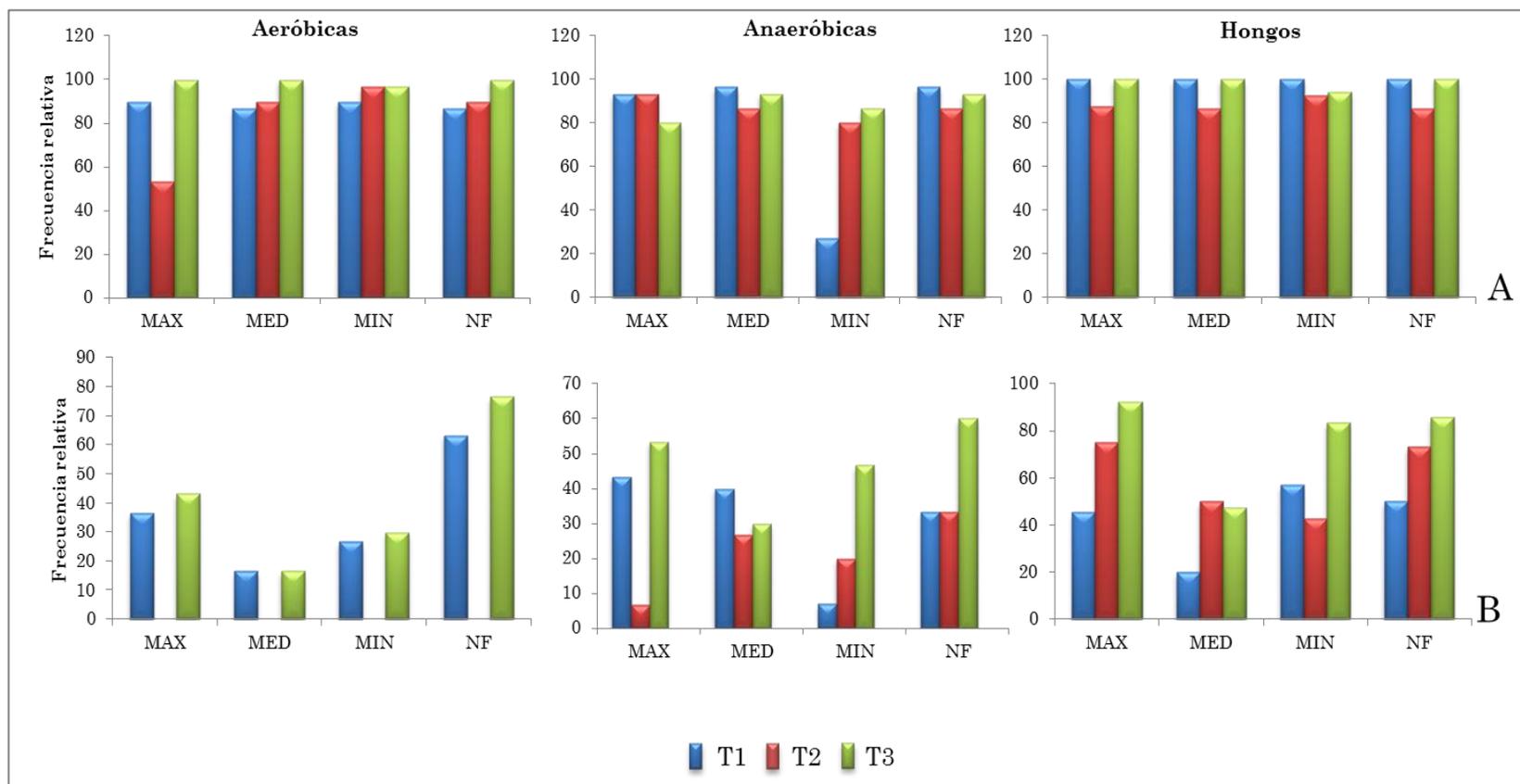


Fig. 24. Uso de fósforo por la comunidad microbiana del gradiente de inundación. (A). Mineralización de fósforo orgánico. (B). Solubilización de fósforo inorgánico.

3.4.4. *Patrones de utilización de sustratos*

La Figura 25 representa los patrones de diversidad de sustratos (H') en cada zona del gradiente de inundación y en cada temporada. Las diferencias en los patrones de diversidad de sustratos de bacterias aeróbicas, bacterias anaeróbicas y hongos de una misma zona indican que el papel funcional de cada grupo es distinto, es decir, la forma en cómo los sustratos son utilizados es diferente en cada grupo microbiano.

Asimismo, se demuestra que existe una variabilidad temporal en las comunidades, modificándose la respuesta fisiológica de bacterias y hongos en las distintas épocas del año (Fig. 25). En la zona MAX, la comunidad de bacterias aeróbicas disminuyó su diversidad funcional en el tiempo, siendo más baja durante la inundación (T3), mientras que las bacterias anaeróbicas siguieron la tendencia contraria. La comunidad fúngica mostró menor variación con respecto a las bacterias.

En la zona MED se observó un comportamiento similar en la comunidad de bacterias, mientras que la comunidad de hongos en esta zona incrementó su diversidad en T2. En la zona MIN la diversidad de sustratos de la comunidad de bacterias aeróbicas fue variable a lo largo del hidropériodo, presentando mayor diversidad en T1, mientras que las bacterias anaeróbicas no mostraron cambios importantes en el tiempo. Los hongos presentaron un patrón de diversidad que disminuyó a medida que incrementó la humedad del suelo.

En la zona NF al igual que en las otras zonas del gradiente, la mayor diversidad de sustratos la expresó la comunidad de bacterias aerobias en T1, disminuyendo en el hidropériodo. La más baja diversidad la expresó la comunidad de bacterias anaeróbicas en T1, y no varió notablemente, mientras que la diversidad de sustratos de la comunidad fúngica aumentó en T2 y luego disminuyó en T3 (Fig. 25).

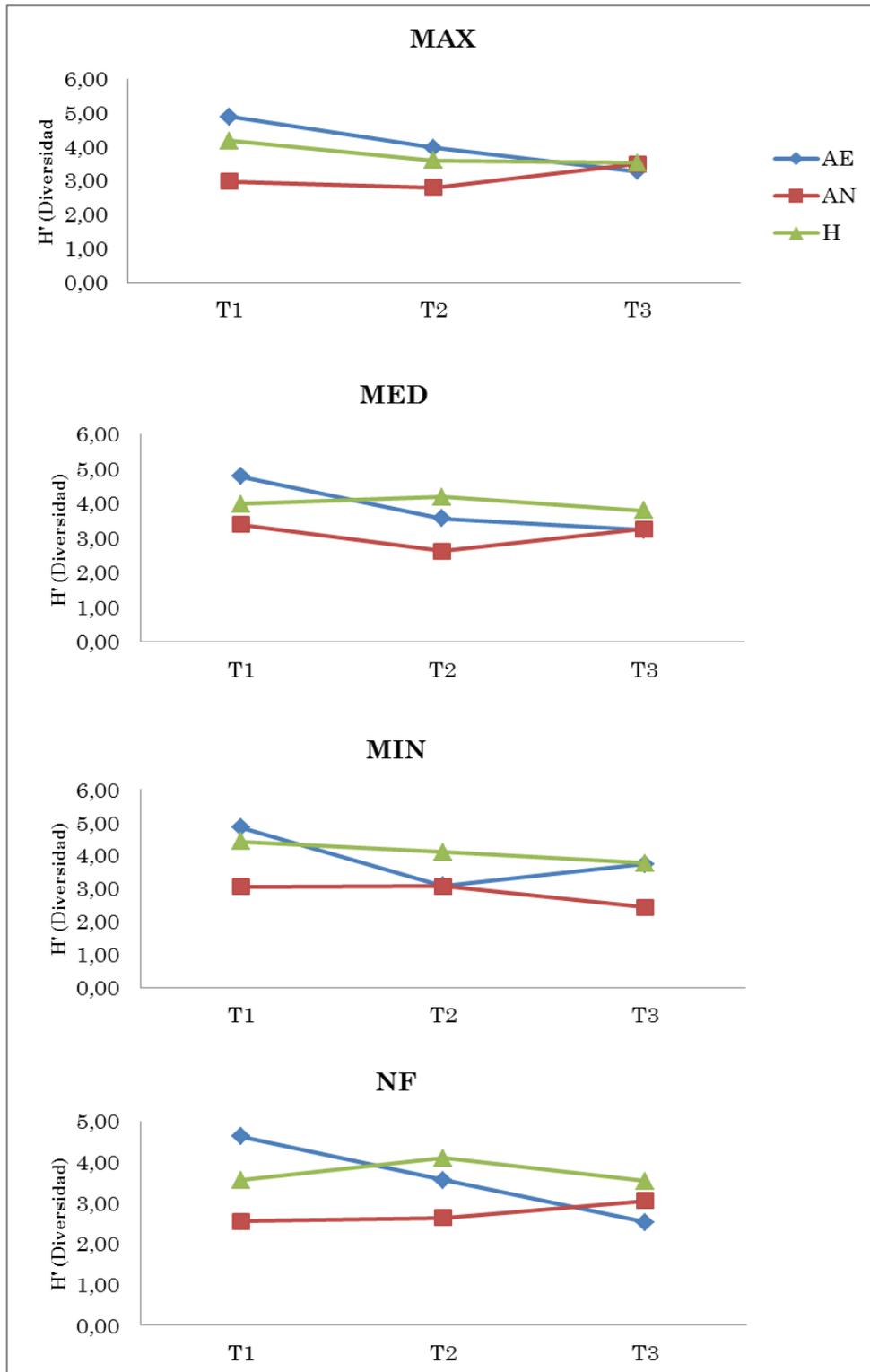


Fig. 25. Patrones de diversidad de utilización de sustratos para la comunidad de bacterias aeróbicas, bacterias anaeróbicas y hongos de las cuatro zonas del gradiente de inundación. AE, bacterias aeróbicas. AN, bacterias anaeróbicas. H, hongos.

Con la finalidad de visualizar a la comunidad microbiana de forma integral, se unieron los compartimientos de hongos y bacterias por zona y se obtuvieron 4 perfiles bioquímicos con patrones de diversidad distintos, tal como se muestra en la Figura 26.

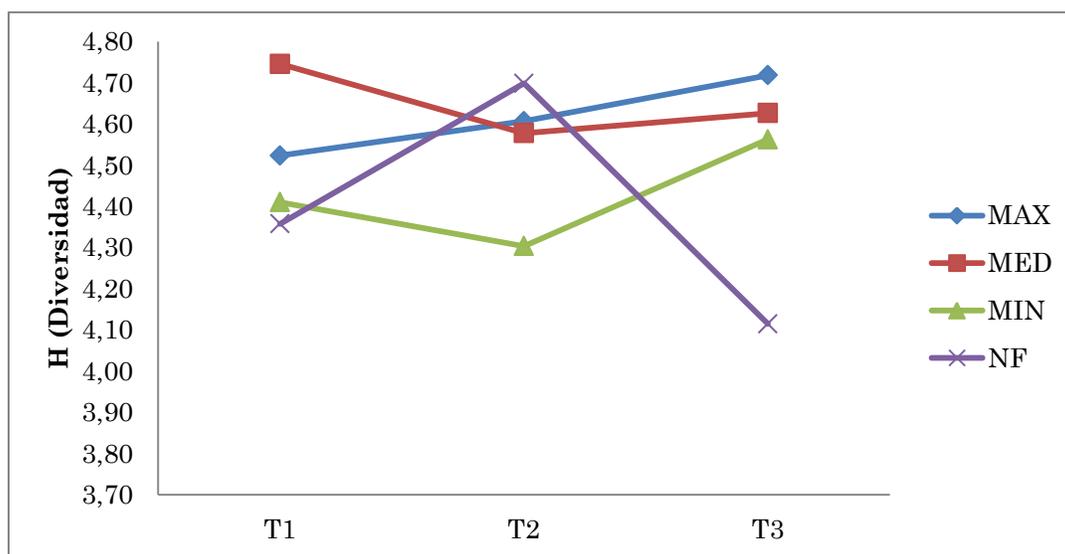


Fig. 26. Patrones de utilización de sustratos de la comunidad microbiana a lo largo del gradiente de inundación.

Se observó que el patrón de sustratos de la comunidad microbiana en la zona MED presentó la mayor diversidad respecto a las otras zonas del gradiente en T1. Luego la diversidad disminuyó en T2 y aumentó ligeramente en T3. La zona MAX presentó mayor diversidad de sustratos en T1 que disminuyó en el tiempo.

La comunidad microbiana en la zona MIN mostró una diversidad de sustratos variable en el hidropériodo, con mínima en T2 y máxima en T3. En la zona NF la comunidad presentó un patrón diversidad también variable, con un máximo en T2. En T3 se observó que la diversidad de sustratos de la zona MAX, MED y MIN tiende a ser similar mientras que en la zona NF se expresó la menor diversidad (Fig. 26).

3.4.5. Análisis funcional de la comunidad bacteriana

Una vez caracterizadas bioquímicamente las cepas aisladas se construyó una matriz con datos de presencia o ausencia de utilización de sustratos, a partir de la cual se realizó la delimitación de grupos funcionales como unidad estructural de la comunidad.

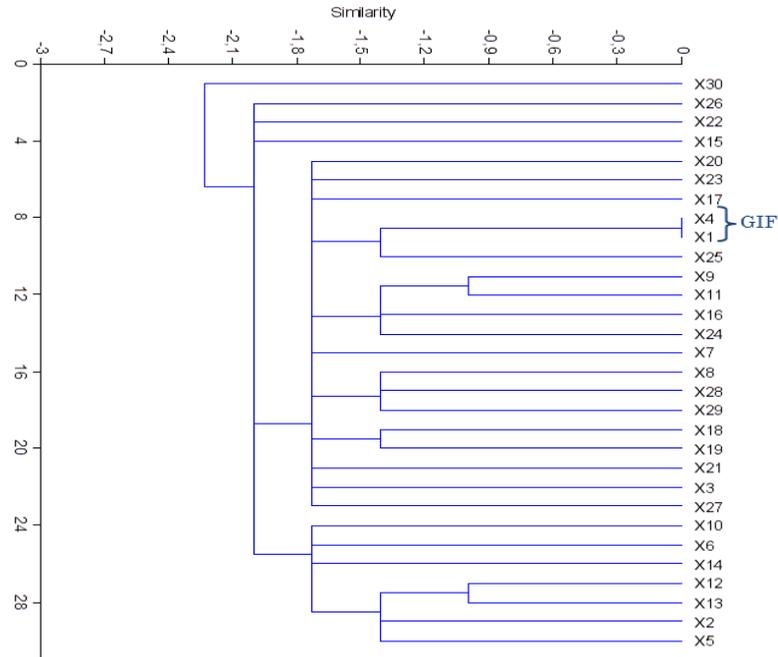


Fig. 27. Dendrograma de comunidad de bacterias aeróbicas aisladas de la zona MAX en T1.

Interpretando el dendrograma representado en la Figura 27, cada cepa que difiere de las demás representa un grupo funcional (GF), por lo tanto, la comunidad de bacterias aeróbicas de la zona MAX presentó en T1 29GF, 1 grupo de identidad funcional (GIF) formado por las cepas X1 y X4 cuyo comportamiento funcional fue idéntico. Asimismo, se puede observar en el dendrograma que la distancia máxima de agrupamiento (DMA) para esta comunidad fue de 2,2 unidades de distancia euclídea.

Igual análisis se realizó para las otras zonas del gradiente en las distintas épocas del año (Anexo A), indicándose los resultados del procedimiento en la Tabla 5.

Tabla 5. Análisis Funcional de las comunidades microbianas del gradiente de inundación

Zona	Época	N° GF			N° GIF			DMA			IDF		
		AE	AN	H	AE	AN	H	AE	AN	H	AE	AN	H
MAX	T1	29	25	11	1	2	0	2,2	1,7	2	0,97	0,83	1
	T2	29	23	8	1	3	0	2	1,7	2,2	0,97	0,77	1
	T3	27	28	13	3	2	0	2,2	1,7	2,2	0,90	0,93	1
MED	T1	30	23	5	0	3	0	2	2,6	2,5	1	0,77	1
	T2	27	24	11	3	5	1	2	2	2,4	0,90	0,80	0,92
	T3	27	25	19	3	4	0	2	2	2	0,90	0,83	1
MIN	T1	30	23	7	0	6	0	2	2,2	2,5	1	0,77	1
	T2	26	27	14	3	3	0	2	1,7	2,2	0,87	0,90	1
	T3	27	26	17	3	4	1	2	1,7	2,7	0,90	0,87	0,94
NF	T1	29	22	6	1	4	0	2,5	1,7	2,5	0,97	0,73	1
	T2	29	24	15	1	4	0	1,7	2,2	2,2	0,97	0,80	1
	T3	16	27	14	6	3	0	1,4	1,7	2,2	0,53	0,90	1

GF: grupos funcionales. GIF: grupos de identidad funcional. DMA: distancia máxima de agrupamiento. IDF: índice de diversidad funcional. AE, bacterias aeróbicas. AN, bacterias anaeróbicas. H, hongos. MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación.

Se observó que el número de grupos funcionales caracterizados para cada zona del gradiente en las diferentes épocas del año (Tabla 5) coincidió con la tendencia de diversidad de sustratos (H') representados en la Figura 25.

El número de GF no fue muy diferente en las distintas zonas del gradiente. Se observó que las bacterias aeróbicas tienden a disminuir el número de grupos funcionales durante el inicio de lluvias y la inundación, posiblemente por ser afectadas por el contenido de humedad del suelo. En

cambio, las bacterias anaeróbicas y los hongos mostraron una tendencia contraria, aumentando el número de GF en T2 y T3 (Tabla 5).

El número de grupos funcionales de anaeróbicas es menor que el observado para las aeróbicas y éste valor aumentó en concordancia con el contenido de humedad del suelo. En el caso de los hongos, la humedad del suelo favoreció la expresión de un mayor número de hongos filamentosos y levaduras, reflejándose en una mayor diversidad de la comunidad de fúngica.

El número de grupos de identidad funcional (GIF) permite inferir acerca de la redundancia funcional que hay en la comunidad. Los GIF son cepas que cumplen un papel funcional idéntico dentro de la comunidad; mientras mayor sea el número de GIF entonces menor es la diversidad funcional. Se observó que las bacterias anaeróbicas presentaron un mayor número de GIF, por lo que fueron menos diversas funcionalmente que las bacterias aeróbicas y los hongos (Tabla 5).

Los valores de distancia máxima de agrupamiento indican que la distancia a la que estos grupos se separan, es una medida de disimilitud entre cada grupo funcional. En T1 la comunidad de bacterias aeróbicas de la zona MAX mostró una mayor distancia de agrupamiento que en T2, y en T3 se separan a la misma distancia que en T1 (DMA = 2,2). En cambio las bacterias anaeróbicas en esta zona en las tres temporadas de muestreo se separan a la misma distancia (DMA = 1,7) indicando que los GF de este grupo de bacterias son más parecidos entre sí que los GF de bacterias aeróbicas, de lo que se infiere que estas últimas son más diversas funcionalmente.

En las zonas MED y MIN durante T1, se observó que la tendencia es diferente, las bacterias anaeróbicas fueron más disímiles que las aeróbicas, ya que presentaron valores de distancia de agrupamiento mayores; sin embargo, en T2 y T3, los grupos se hacen más parecidos entre sí (valores más bajos de

DMA) lo cual sugiere una dependencia de la expresión de estas bacterias con el contenido de humedad del suelo.

La comunidad de bacterias aeróbicas de la zona NF disminuyó de T1 a T3 no sólo en número de GF formados, sino también la distancia a la cual estos grupos se separan. En sequía la DMA de bacterias aeróbicas fue de 2,5 unidades de distancia euclídea, mientras que en T2 disminuyó a 1,7 y en T3 a 1,4 lo cual indica que los grupos son cada vez más parecidos entre sí.

En cuanto a la comunidad de hongos se observó que la zona MAX presentó los mismos valores de DMA que las bacterias aeróbicas (Tabla 5), sin embargo las zonas MED, MIN y NF mostraron los mayores valores de distancia de agrupamiento respecto a las bacterias, lo cual sugiere que son el grupo más diverso funcionalmente.

En efecto, los valores de los índices de diversidad funcional calculados para cada grupo microbiano en las distintas zonas del gradiente (Tabla 5) indican que la comunidad fúngica fue más diversa funcionalmente que la comunidad bacteriana (aeróbicas y anaeróbicas), determinándose que aún durante la inundación (T3) la comunidad fúngica presentó un IDF igual a 1, que representa el máximo valor de diversidad funcional de acuerdo con la metodología utilizada.

Asimismo, se observó que la comunidad de bacterias aeróbicas presentó mayores valores de diversidad funcional que la comunidad de bacterias anaeróbicas, excepto en la zona NF en la cual el IDF disminuyó a 0,53 en T3, el más bajo calculado para los distintos grupos microbianos a lo largo del gradiente.

Al considerar a cada zona como una sola comunidad que incluyó bacterias (aeróbicas y anaeróbicas) y hongos, se obtuvieron dendrogramas que

permitieron visualizar los cambios espaciales y temporales en los patrones de estructuración comunitaria en el gradiente de inundación (Anexo A).

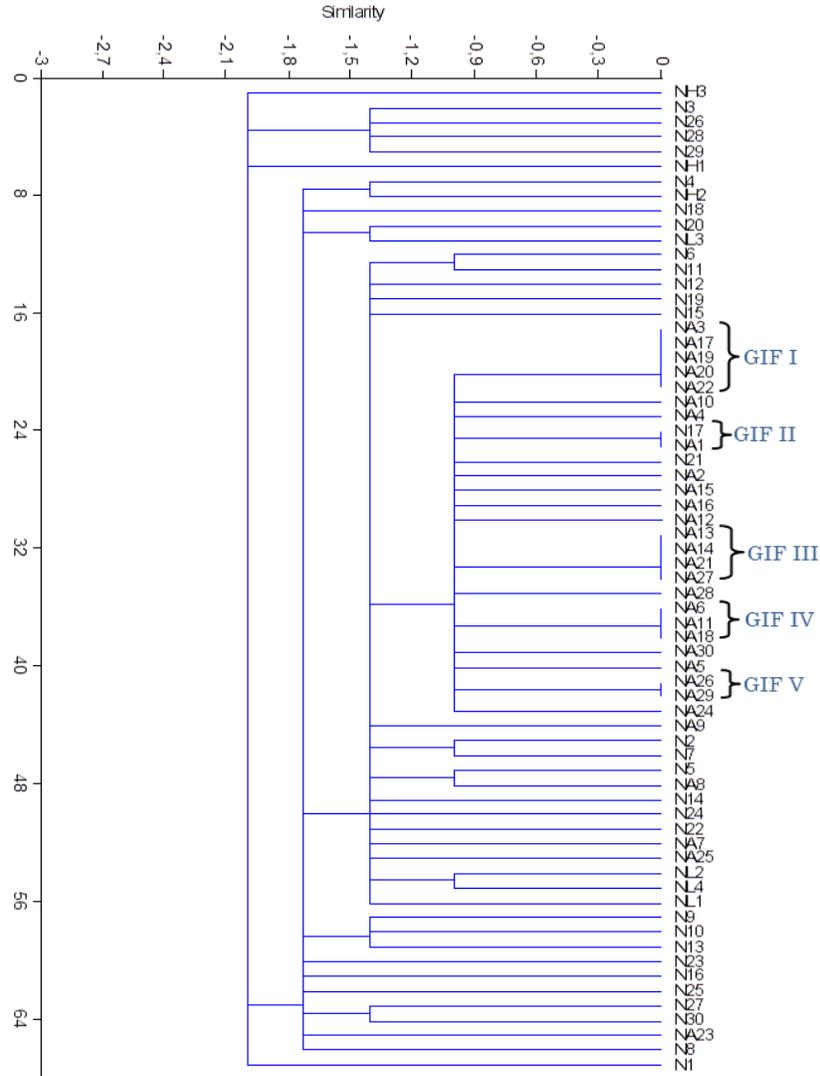


Fig. 28. Dendrograma de la comunidad microbiana de la zona MIN en T1

Como ejemplo del procedimiento, la Figura 28 representa el dendrograma de la comunidad microbiana de la zona MIN en T1, en el que se observa la formación de cinco GIF. Los GIF I, III, IV y V están constituidos por bacterias anaeróbicas, lo cual indica que este grupo bacteriano presenta una importante redundancia funcional. Sin embargo el GIF II está constituido por

una cepa aeróbica (N17) y una cepa anaeróbica (NA1), lo cual demuestra la existencia de equivalencia funcional en bacterias con diferente metabolismo (Fig. 28).

La existencia de estas equivalencias funcionales entre los diferentes grupos microbianos (hongos y bacterias) permite predecir la resiliencia del ecosistema, ya que la desaparición de algunos grupos funcionales no afectaría el funcionamiento del ecosistema a largo plazo, dado que otros grupos pueden continuar realizando dichas funciones.

La Figura 29 muestra los IDF calculados para cada zona del gradiente de inundación en las diferentes épocas de muestreo, considerando la comunidad microbiana integrada por bacterias aeróbicas, anaeróbicas y hongos.

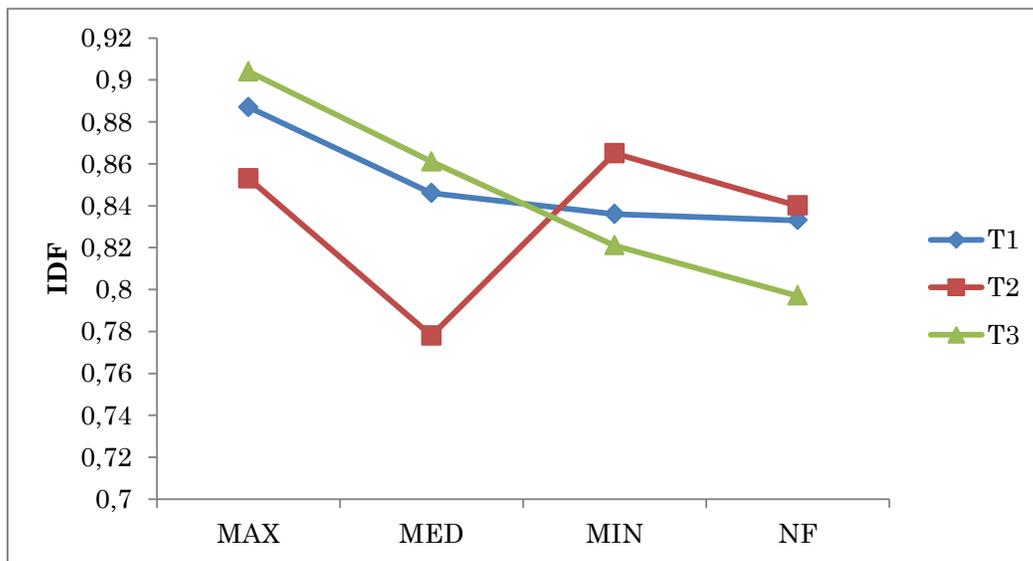


Fig. 29. Diversidad funcional en el gradiente de inundación.

Se observó que en T1 la comunidad microbiana de la zona MAX fue la más diversa de todo el gradiente de inundación. A medida que se avanza en el gradiente, la diversidad funcional va disminuyendo, hasta hacerse casi igual en la zona MIN y NF, lo cual indica que estas dos zonas son funcionalmente similares.

En T2 el patrón de diversidad fue muy variable, encontrándose que el IDF en la zona MAX (0,853) fue mayor que en la zona MED (0,778). La zona MIN presentó el mayor valor del índice de diversidad funcional (IDF=0,865) que disminuyó en la zona NF (0,840) y no cambió de T1 a T2. Durante T3 se observó un patrón de diversidad funcional muy definido, que disminuyó casi linealmente desde la zona MAX hacia NF.

3.4.5.1. *Equivalencias Funcionales*

Se entiende por equivalencia funcional la formación de un GIF que incluye cepas de distinto tipo, por ejemplo bacterias aeróbicas y anaeróbicas, o bacterias y hongos, u hongos taxonómicamente distintos. La Tabla 6 muestra las equivalencias funcionales encontradas en cada zona del gradiente de inundación, indicando los grupos funcionales que las conforman.

La zona MAX presentó 13 equivalencias funcionales, entre las cuales se destaca el GIF 1 (Tabla 6), conformado por una cepa aeróbica de T1 (X29) y una anaeróbica de T2 (2XA21). El GIF 1 se caracterizó por degradar compuestos peptonados, realizar hidrólisis de proteínas, reducir nitratos a nitritos y mineralizar fósforo.

Igualmente se destaca el GIF 13 en esta zona, equivalencia funcional entre una bacteria anaeróbica (3XA24) y una levadura (3XL9) en T3, las cuales degradaron compuestos pectinolíticos, mineralizaron fósforo y solubilizaron fósforo inorgánico, también presentaron actividad lipolítica y reducción de nitratos a nitritos (el perfil bioquímico de cada cepa se detalla en el Anexo B).

También es importante mencionar el GIF 16 de la zona MED, formado por un hongo del T2 (2DH7) y una bacteria anaeróbica del T3 (3DA29), caracterizados funcionalmente por degradación de almidón, pectina, celulosa, lignina, proteínas, reducción de nitratos, solubilización de fósforo inorgánico y mineralización de fósforo.

Tabla 6. Equivalencias funcionales en cada zona del gradiente de inundación

Zona	GIF	Cepas equivalentes			Zona	GIF	Cepas equivalentes		
		T1	T2	T3			T1	T2	T3
MAX	1	X29	2XA21		MIN	1	N6	2N14	
	2	XA1		3X10		2	N17 NA1		
	3	XA15 XA27 XA26		3XA28		3	N21	2NA28	3NA10
	4	XA17	2XA9			4	NA2	2NA24	3NA6 3NA8
	5	XA29		3XA12		5	NA3 NA17 NA20 NA22		3NA23
	6		2X14	3X6		7	NA10	2NA23	
	7	2X15		3X28 3X30		8	NA12	2NA10	
	8		2X21	3X15		9	NA13 NA14 NA21 NA27	2NA3, 2NA4, 2NA5	
	9		2XA4 2XA5 2XA17	3XA26		10	NA16	2NA30	
	10		2XA11	3XA4		11	NA26 NA29	2NA9	3NA2 3NA4
	11		2XA22	3XA25		12		2NA5	3N17
	12		2XL2	3XL2		13		2N26	3N26
	13			3XA24 3XL9		14		2NA1	3NA28
				15		2NA21 2NA26 2NH3			
MED	1	D3	2D21		NF				
	2	D11 D13		3D9		1	F17 F19	2FA12	
	3	D25		3DH4		2	F26	2F5	
	4	D23 DA15				3	FA3 FA7 FA14 FA23	2FA4 2FA11 2FA13 2FA15 2FA18	3FA10
	5	DA14		3DA3		4	FA11 FA25 FA27	2FA10	
	6	DA27	2DA7			5	FA15 FA18 FA19	2FA19 2FA20 2FA23	
	7	DA28	2DA21			6	FA21		3FA1 3FA3 3FA11
	8		2D5 2D23	3D7		7	FL1		3FA26
	9		2D6 2D10 2D19	3D26		8		2FA14	3F14
	10		2DA2 2DA9 2DA13 2DA20 2DA29	3DA19		9		2FA26	3FA7 3FA30
	11		2DA10	3D12 3D15		10		2FA27	3FA14
	12		2DA11 2DA12	3D19					
	13		2DA30	3DA8					
	14		2DL2	3DA30					
	15		2DH3 2DH6						
	16		2DH7	3DA29					
	17			3D14 3D21 3DA12					

Las cepas aisladas fueron codificadas de acuerdo a la zona y la época de muestreo. X indica que la cepa fue aislada de la zona MAX; D indica zona MED; N representa zona MIN; F indica zona NF. La letra A indica que es bacteria anaeróbica, la letra H indica hongo filamentoso y la letra L indica levadura. El número que precede a las letras indica época de muestreo: ningún número indica T1, el número 2 indica T2 y el número 3 indica T3.

Tabla 7. Grupos funcionales comunes en las diferentes zonas estudiadas

GIF	CEPAS EQUIVALENTES		
	T1	T2	T3
1	X2		3F16, 3F28
2	X24	2D25	
3	X29	2XA21, 2N29	
4	XA1	2D13, 2N15, 2N23	3X10
5	XA2, F22	2NA15	
6	XA4, XA6, XA18, XA22, XA24, DA16, DA23, NA26, NA29, FA11, FA25, FA27	2NA9, 2FA10	3NA2, 3NA4
7	XA8	2DH7	3DA29
8	XA15, XA27, DA28, NA2, F17, F19	2XA26, 2DA21, 2NA24, 2FA12	3XA28, 3NA6, 3NA8
9	XA16, NA10	2NA23	3FA22
10	XA17	2XA9, 2NA12	
11	XA19, FA8		
12	XA20, XA23, F23		
13	XA26, DA13		
14	XA29, DA1, DA2, DA3, DA4, DA8, DA26, NA30, FA9, FA28		3XA12
15	XA30, NA5	2NA6	3NA22
16	XH6, DA24		
17	D11, D13	2X2	3D9
18		DX3, 2D14	
19	DA11, NA23	2X5, 2X28	3FA20
20		2X7	3D18
21		2X15, 2D5, 2D23, 2N11, 2N22, 2N24	3X28, 3X30, 3D7
22		2X16, 2F21	
23		2X17, 2N12	
24		2X19, 2D17	
25		2X21, 2D6, 2D10, 2D19	3X15, 3D26, 3N1, 3F30
26		2X22, 2D30, 2N6	
27		2X26, 2NA25	
28		2X27, 2D29	
29	N16	2X30, 2F8	
30		2XA1, 2NA20	
31		2XA2	3NA26
32	N19	2XA4, 2XA5, 2XA17	3XA26, 3FA2
33	NA3, NA17, NA19, NA20, NA22, FA3, FA7, FA14, FA23	2XA6, 2XA13, 2XA14, 2XA19, 2XA24, 2XA25, 2DA4, 2DA15, 2DA26, 2FA4, 2FA11, 2FA13, 2FA15, 2FA18	3NA23, 3FA10

Capítulo I. Dinámica Espacio-Temporal de la Comunidad Microbiana en el Gradiente de Inundación del Río Mapire

GIF	CEPAS EQUIVALENTES (continuación)		
	T1	T2	T3
34		2XA11, 2FA7	3XA4
35		2XA12, 2DA11, 2DA12	3D19
36		2XA15, 2DA1, 2DA8	
37		2XA18, 2XA20, 2DA3, 2NA17	3FA19
38		2XA22, 2NA21, 2NA26, 2NH3	3XA25
39	NA16	2XA23, 2DA23, 2NA30	
40		2XA27, 2XA30, 2NA29	
41	FA24	2XA28	
42	FL2	2XL2	3XL2
43			3X1, 3D1
44			3X7, 3D6
45			3X13, 3X27, 3N21, 3N29
46	N6	2N14	3X14
47		2F10	3X16, 3D25, 3N30
48			3X17, 3F15, 3F27
49			3X18, 3D29
50			3X26, 3D14, 3D21, 3DA12
51		2N27, 2D26, 2D28, 2F9	3X29
52			3XA3, 3NA1
53		2N20	3XA5
54	FA30		3XA7
55	DA7		3XA9
56	DA12		3XA10, 3NA5, 3NA7
57		2NA18	3XA17
58			3XA22, 3FA24
59			3XL1, 3DL10
60	D8	2NA16	
61	D14	2N10	
62	D30		3NL2, 3FL8
63	DA27, N21, FA21	2DA17, 2NA28	3NA10, 3FA1, 3FA3, 3FA11
64		2D8, 2N4	
65		2D9, 2N2, 2F1	
66		2D20, 2N19	
67	NA13, NA14, NA21, NA27, FA15, FA18, FA19	2DA2, 2DA9, 2DA13, 2DA20, 2DA29, 2NA3, 2NA4, 2NA5, 2FA19, 2FA20, 2FA23	3DA19
68		2DA10, 2N9, 2F28	3D12, 3D15
69		2DA16	3NA18
70		2DA18, 2NA2, 2NA27, 2F28	
71		2DA19, 2NA1, 2FA9, 2FA28, 2FA30	3NA28
72	NA12	2DA22, 2NA10	

GIF	CEPAS EQUIVALENTES (continuación)		
	T1	T2	T3
73	F4, F9	2DA25	3NA30
74		2DL5, 2NL1	
75			3D4, 3N7
76		2N26	3D13, 3N26
77			3D27, 3N16, 3N28
78		2N13, 2N28, 2N30	3DA17
79		2NL6	3DL13
80		2D24, 2F2	
81		2DA27, 2FA2, 2FA17, 2FA21	
82		2DA30, 2FA8	3DA18
83		2F7	3D30
84			3DA8, 3DA20, 3DA28, 3FA13
85		2FL5	3DL14
86	NA4		3FA25
87		2N1, 2F26	
88		2N7, 2F6	
89		2N16	3F4
90		2N18, 2F3	
91		2NA19, 2FA27	3FA14
92		2NA22, 2FA24	
93			3N2, 3F3
94			3NA3, 3NA19, 3FA6, 3FA12
95			3NA15, 3FA8
96			3NL6, 3F1, 3F8, 3F22
97			3NL9, 3FA9
98			3NL10, 3FL1
99			3NH2, 3FL3

Las cepas aisladas fueron codificadas de acuerdo a la zona y la época de muestreo. X indica que la cepa fue aislada de la zona MAX; D indica zona MED; N representa zona MIN; F indica zona NF. La letra A indica que es bacteria anaeróbica, la letra H indica hongo filamentosos y la letra L indica levadura. El número que precede a las letras indica época de muestreo: ningún número indica T1, el número 2 indica T2 y el número 3 indica T3.

De igual manera, la Tabla 6 muestra que las zonas MIN y NF del gradiente presentaron equivalencias funcionales (15 y 10 respectivamente) de GF que se expresan en las diferentes épocas de muestreo. Como un factor en común, en todas las zonas del gradiente se observaron equivalencias del tipo bacteria aeróbica-anaeróbica, hongo-levadura, hongo-bacteria, levadura-

bacteria. La forma en cómo se agruparon las cepas es evidencia de que pueden estar ocurriendo procesos sucesionales dentro de la comunidad.

Adicionalmente se realizaron análisis de agrupamiento considerando las cuatro zonas del gradiente como una sola comunidad, con la finalidad de determinar equivalencias funcionales entre cepas aisladas en diferentes zonas del gradiente y épocas de muestreo. Este procedimiento permitió caracterizar patrones espacio-temporales en la expresión de grupos funcionales en el gradiente de inundación.

La Tabla 7 muestra la formación de 99 GIF formados por cepas que son comunes entre las diferentes áreas del gradiente estudiadas. Se observó entonces que existen grupos funcionales que se expresan en una zona y luego en otra en diferente época del año, por ejemplo el GIF 1 está formado por una cepa de T1 proveniente de la zona MAX equivalente con dos cepas de la zona NF en T3.

Un ejemplo más claro, lo representan el GIF 6 y el GIF 14 los cuales presentaron cepas anaeróbicas comunes en las cuatro zonas del gradiente que fueron estudiadas en la misma época de muestreo (T1). Estos GF se caracterizaron por la degradación de compuestos tales como pectina, lignina, celulosa, mineralización de fósforo orgánico y el GIF 14 adicionalmente tiene la capacidad de solubilizar fosfatos. Este resultado muestra un patrón espacial definido para ciertos grupos funcionales en términos de la disponibilidad de sustratos específicos en una época determinada.

Asimismo, en la Tabla 7 es interesante destacar el GIF 42 formado por una levadura que se expresa en T1 en la zona NF, y luego en T2 y T3 en la zona MAX. La formación del GIF 42 y los GIF del 87 al 99 podrían evidenciar la movilización de microorganismos de las zonas más elevadas topográficamente hasta las más bajas debido a la escorrentía del agua de lluvia.

3.5. Discusión

La composición y estructura de las comunidades biológicas pueden estar sujetas a cambios durante el curso del tiempo. Estos cambios ocurren por incremento o déficit de la variedad de recursos primarios (factores químicos) o determinados por factores ambientales (factores físicos). Estos factores determinan los patrones de actividad de los microorganismos y su interacción en la comunidad (Swift, 1976).

Siguiendo esta premisa, se ha discutido que la disponibilidad de agua es un factor importante que influye en la diversidad microbiana del suelo (Mentzer *et al.*, 2006). Este aspecto se pone en evidencia al observar las variaciones estacionales en la densidad de bacterias y hongos a lo largo del gradiente, las cuales aumentan su abundancia en entrada de lluvias (Tablas 1 a 3). Asimismo, la diversidad de géneros fúngicos identificados (Tabla 4) demuestra claramente el efecto del factor humedad en la expresión y número de los diversos géneros encontrados durante el inicio de lluvias.

Este es un resultado esperado ya que al iniciar las lluvias la humedad del suelo aumenta favoreciendo el crecimiento de un mayor número de microorganismos (Mentzer *et al.*, 2006). Los resultados obtenidos en el gradiente de inundación en las diferentes épocas de muestreo indican que el contenido de agua determina patrones temporales en la densidad microbiana.

Se observó que durante la inundación la densidad de bacterias aeróbicas no disminuyó, sino que se mantuvo invariable respecto al inicio de lluvias, lo cual indica que la inundación no afecta la actividad de estas bacterias. Resultados similares fueron obtenidos por Unger *et al.* (2009) quienes reportaron en ensayos de inundación en campo que la biomasa de bacterias aeróbicas incrementa con la inundación. No obstante, la densidad de bacterias anaeróbicas en las zonas MAX y MED, en las cuales se esperaría incrementara

durante la fase inundada, disminuyó significativamente respecto a la densidad encontrada en inicio de lluvias.

Esta disminución en la densidad de anaeróbicas se atribuye a que el metabolismo anaeróbico es menos eficiente que el aeróbico, por lo que la biomasa producida durante condiciones anóxicas es menor que en presencia de oxígeno (Alexander, 1980; Atlas y Bartha, 2002). En este sentido, Bossio *et al.* (2006) establecen que la tasa de crecimiento de las comunidades anaeróbicas es más baja respecto a las comunidades aeróbicas, lo cual explica la disminución en la densidad de este grupo microbiano.

De la misma forma, se encontró mayor abundancia de hongos filamentosos en sequía e inicio de lluvias respecto a la abundancia de levaduras (Figuras 10, 13 y 16), mientras que durante la inundación las levaduras fueron más abundantes que los hongos filamentosos. El desarrollo de las levaduras en condiciones anaeróbicas se debe a su metabolismo fermentativo (Jennings y Lysek, 1996) el cual les permite desarrollarse en ambientes con baja tensión de oxígeno.

Se observó que los hongos fueron más sensibles a los cambios estacionales en la planicie de inundación, determinándose un gradiente espacial y temporal de riqueza taxonómica. En la zona MAX existe la mayor riqueza fúngica en sequía, la cual disminuye al entrar las lluvias y finalmente se reduce a un solo género en inundación.

La disminución de la riqueza taxonómica de hongos filamentosos durante el inicio de lluvias se atribuye al decline en la tensión de oxígeno en el suelo, ya que estas zonas tienen alto contenido de arcillas, lo cual favorece la formación de microambientes anóxicos al incrementar el contenido de humedad en el suelo. Las bajas tensiones de oxígeno pueden influir en el desarrollo de

hongos filamentosos, debido a que éstos presentan un metabolismo estrictamente aeróbico (Jennings y Lysek, 1996; Morton, 2005).

En este sentido, Balasooriya *et al.* (2008) indican que la textura arcillosa de las zonas más bajas de la planicie de inundación favorece la saturación del suelo y en consecuencia, la anaerobiosis. En su estudio estos autores encontraron mayor cantidad de materia orgánica en las zonas más bajas del gradiente de inundación y mayor biomasa de hongos saprófitos en estas zonas. Asimismo, Miller *et al.* (2001) establece que las zonas bajas de las planicies de inundación presentan un alto contenido de arcillas y materia orgánica, lo cual sustenta una alta diversidad microbiana.

Estos aspectos podrían explicar por qué la zona MAX presentó mayor riqueza de hongos que las demás zonas del gradiente durante la época de sequía y la disminución de esta riqueza durante el inicio de lluvias. La textura arcillosa en esta zona así como su cercanía al cauce del río, permitió la formación de microambientes anóxicos en T2 y finalmente la inundación en T3 disminuyó significativamente la expresión de hongos filamentosos a una especie del género *Penicillium*, que fue capaz de sobrevivir en el sedimento bajo una lámina de agua de 9 metros de profundidad.

En la zona MED en cambio, hubo un incremento en la diversidad fúngica durante el inicio de lluvias, y aunque la textura del suelo en esta zona es similar a la de la zona MAX, está más elevada topográficamente por lo que se supone que el nivel freático está a una mayor profundidad y en consecuencia la saturación del suelo requiere mayor tiempo. Durante la inundación se encontró expresión de tres especies del género *Penicillium* en el suelo bajo una lámina de agua de 4 metros de profundidad.

La vegetación puede influenciar la actividad microbiana directamente a través de la provisión de carbono a través de exudados radicales e

indirectamente a través de ventilación radical (Gutknecht *et al.*, 2006). De igual manera, Rivillo (1986) reporta que cuando se inunda el suelo se mantiene cierta condición aeróbica en su superficie. Esta posible condición aeróbica puede explicar la actividad de *Penicillium sp.* y bacterias aeróbicas en las zonas inundadas.

Autores como Alexander (1980), Gutknecht *et al.* (2006), Mentzer *et al.* (2006), Bossio *et al.* (2006), Langer y Rinklebe (2009) y Unger *et al.* (2009) establecen que en suelos inundados la actividad fúngica es poco importante así como su participación en la biogeoquímica en el ecosistema.

Estas observaciones difieren de los resultados de este trabajo, ya que se pudo determinar que durante la inundación efectivamente la densidad de hongos filamentosos disminuye notablemente, así como la riqueza taxonómica. Sin embargo, se puede observar en las Figuras 17 a 25 que la actividad de hongos filamentosos y unicelulares los cuales subsisten bajo estas condiciones presentaron un patrón fisiológico que evidencia una importante participación de la comunidad fúngica en la biogeoquímica del bosque.

De acuerdo con la estructura de gremios, en T3 los hongos mostraron ser eficientes en la degradación de almidón, pectina, celulosa, lípidos, proteínas y solubilización de fosfatos, indicando que aun cuando la diversidad taxonómica es afectada por los cambios en las condiciones del suelo, la población fúngica se adapta a la condición de inundación, manteniendo la diversidad funcional y el funcionamiento del ecosistema.

Asimismo, la estructura de gremios de la comunidad de bacterias aeróbicas, anaeróbicas y hongos en el gradiente de inundación muestra que bacterias anaeróbicas realizan funciones en las cuales las bacterias aeróbicas y hongos tienen poca participación, y viceversa. Por ejemplo, la Figura 19 muestra que las bacterias anaeróbicas presentaron una alta frecuencia de

utilización de pectina como fuente de carbono en T2 y T3, mientras que la utilización de este sustrato por las bacterias aeróbicas y hongos fue poco frecuente. De igual manera, la Figura 20 muestra que las bacterias aeróbicas mostraron mayor participación en la degradación de quitina que las anaeróbicas y los hongos.

Estos cambios espaciales y temporales en la estructura de gremios de la comunidad microbiana del gradiente de inundación indican que existe complementariedad de funciones en cuanto a la utilización de los recursos. Adicionalmente, la Figura 25 muestra que los patrones de utilización de sustratos son diferentes en bacterias aeróbicas y los análisis de clúster mostraron separación de cepas fúngicas y bacterianas, de lo que se infiere que no ocurren relaciones de competencia entre los diferentes grupos funcionales y sugiere coexistencia de diferentes grupos taxonómicos.

En este sentido, Swift (1976) establece que la coexistencia de especies microbianas dentro de una comunidad es dependiente de la presencia de una variedad de nichos que están influenciados por la diversidad de sustratos disponibles o por factores del ambiente físico, los cuales determinan la forma en que se expresan las capacidades metabólicas de los microorganismos.

Así, el análisis de la estructura funcional comunitaria depende de los patrones de distribución de los GF en el espacio y la forma en cómo estos cambian en el tiempo. A lo largo del hidropériodo, el número de GF en bacterias aeróbicas en las diferentes zonas disminuyó, lo que podría sugerir que al incrementar la humedad en el suelo la disponibilidad de nichos para este grupo de bacterias es menor, debido a la formación de microambientes anóxicos (Balasooriya *et al.*, 2008). Sin embargo, en las zonas MAX, MED y MIN la disimilitud entre los GF no es muy variable entre épocas, en términos de los valores de DMA, de esto se puede inferir que la disminución de la diversidad

funcional no implica que este grupo de bacterias no tenga una participación importante en la comunidad.

En cambio la zona NF fue más variable, con una disminución importante en el número de GF, en la DMA y en el IDF, resultado que sugiere que la comunidad de bacterias aeróbicas en esta zona fue afectada de forma significativa por la humedad en el suelo, quizás por estar el suelo seco durante más tiempo, ya que esta área no es inundada en ninguna época del año. En tal sentido, el rehumedecimiento del suelo podría disminuir notablemente la diversidad debido a la lisis celular de las bacterias (Qiu y McComb, 1996).

En cuanto a la comunidad de bacterias anaeróbicas, se observó que en todas las zonas del gradiente el número de GF incrementó de T1 a T3, y como era de esperarse, el IDF también aumentó, particularmente en la zona MAX, que presentó el mayor valor de IDF. Este patrón de diversidad indica que el incremento de la humedad del suelo permite la formación de nichos favorables para estas bacterias (Bossio y Scow, 1995).

Sin embargo, los valores de la DMA sugieren que la diversidad de este grupo bacteriano fue más baja respecto a las bacterias aeróbicas y los hongos, puesto que los GF son funcionalmente muy similares entre sí. El hecho de que la comunidad de bacterias anaeróbicas presente una menor diversidad funcional que los microorganismos aeróbicos, posiblemente sea producto de competencia por sustratos, ya que el metabolismo limitado de las bacterias anaeróbicas, las obliga a utilizar aceptores de electrones alternativos como fuente de energía durante la respiración (Madigan *et al.*, 2003) y la disponibilidad de estos aceptores en el suelo podría ser limitada, influyendo este aspecto en la diversidad funcional de estas bacterias.

La comunidad fúngica mostró ser muy diversa funcionalmente, particularmente en la zona MAX, donde no se observó cambio en los valores de

IDF en las diferentes épocas de muestreo, así como aumento de la DMA de T1 a T3, indicando que la diversidad funcional no fue afectada por la disminución de la riqueza taxonómica debido a la inundación. De igual manera, las demás zonas del gradiente mostraron una elevada diversidad funcional fúngica a lo largo del hidropériodo, y a pesar de que la diversidad de hongos filamentosos disminuyó en respuesta al exceso de humedad, las levaduras debido a su metabolismo fermentativo (Jennings y Lysek, 1996), mostraron ser capaces de ocupar los nichos disponibles bajo condiciones de baja tensión de oxígeno, y realizar funciones que eran llevadas a cabo por otros grupos fúngicos.

Rinklebe y Langer (2006) y Langer y Rinklebe (2009) encontraron mayor diversidad microbiana en las zonas sometidas a menor inundación respecto a las que pasan mayor tiempo inundadas en la planicie de inundación del Río Elbe (Alemania), y lo atribuyen a que las comunidades microbianas de éstas zonas presentan estrés fisiológico debido a la baja disponibilidad de oxígeno, afectando de forma directa a la diversidad.

A diferencia de lo reportado por estos autores, los valores de diversidad de sustratos (Fig. 26) y diversidad funcional (Fig. 27) muestran que las zonas MAX y MED, más afectadas por la inundación anual, presentaron su máximo valor de diversidad funcional durante esta época (T3). Este aspecto sugiere que la hidrología no afecta negativamente el funcionamiento del ecosistema y no se detienen los procesos. A partir de estos resultados se infiere que las comunidades microbianas en estas zonas están adaptadas a los pulsos anuales de inundación, de manera que no son afectados los procesos a los cuales están asociadas.

Los patrones de diversidad funcional determinados en este trabajo coinciden con lo reportado por Wright *et al.* (2008) quienes estudiaron dos planicies de inundación de Estados Unidos determinando a través de TRFLP que las zonas que permanecen mayor tiempo inundadas presentan mayor

diversidad microbiana comparada con las zonas menos afectadas por la inundación. Resultados similares fueron obtenidos también por Golovchenko *et al.* (2001) quienes reportaron alta diversidad en suelos inundados por un largo período respecto a los inundados por menos tiempo, y sugieren que la distribución continua de los grupos podría estar asociada con el tipo de vegetación.

Se observó que en las zonas MIN y NF por ser menos afectadas por el exceso de humedad, incrementan su diversidad funcional durante el inicio de lluvias (Fig. 29), sin embargo, este valor disminuyó significativamente durante el período lluvioso (T3), sugiriendo que la actividad funcional de las comunidades microbianas asociadas a estas zonas del gradiente son más sensibles a los cambios de humedad del suelo.

Con base en lo anterior, se deduce que la estructura comunitaria en las distintas zonas del gradiente es diferente, y que la respuesta de las comunidades microbianas ante factores abióticos del ecosistema es distinta en cada zona. Las comunidades microbianas de las zonas MAX y MED están sometidas a condiciones ambientales diferentes a las zonas MIN y NF, por lo que la estacionalidad afecta de manera distinta a estas comunidades.

En este sentido Day (1983) y Miller *et al.* (2001) establecen que los suelos en las zonas elevadas de las planicies de inundación son mejor drenados y en consecuencia son menos inundados que las zonas más bajas asociadas. Por este motivo, las áreas topográficamente más elevadas del gradiente estudiado, MIN y NF, no fueron afectadas por la inundación, y por lo tanto, los patrones de estructuración comunitaria en estas zonas son diferentes al resto de las áreas del gradiente estudiado.

Los cambios estacionales en la estructura funcional de las comunidades microbianas responden a variaciones en la composición de especies que se

hacen evidentes en la morfología de las bacterias aisladas, donde se observó predominio de bacterias Gram negativo en sequía y Gram positivo durante las lluvias (T2 y T3), lo cual coincide con lo reportado por Sundh *et al.* (1997) quienes establecen que el predominio de bacterias Gram positivo está asociado con condiciones de anaerobiosis, mientras que las bacterias Gram negativo predominan en ambientes aeróbicos.

De igual manera se identificaron diversas especies fúngicas pertenecientes a los géneros (Tabla 4) *Penicillium*, *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Fusarium*, *Mucor*, *Histoplasma* y *Scopulariopsis*. Estos géneros fúngicos han sido reportados en la literatura como saprófitos del suelo con participación activa en la descomposición de la materia orgánica del suelo (Garassini, 1962; Swift, 1976; Alexander, 1980; Morton, 2005).

Adicionalmente, se pudieron determinar equivalencias funcionales de tipo bacteria aeróbica-anaeróbica, bacteria-hongo y bacteria-levadura, lo cual demuestra que existe redundancia funcional en la comunidad microbiana. Esto podría indicar que los cambios en la estructura comunitaria no afectan significativamente el funcionamiento del ecosistema, ya que la redundancia funcional garantiza la continuidad de los procesos.

Asimismo, las coincidencias de grupos funcionales a lo largo del gradiente de inundación demuestran que existen en la comunidad patrones temporales en la expresión de grupos microbianos particulares, que responden a procesos sucesionales que ocurren durante la descomposición de materia orgánica como una consecuencia directa de variaciones en la cantidad y disponibilidad de sustratos. Durante este proceso, incrementan los nichos específicos en ciertas etapas, y como consecuencia, la estructura comunitaria se modifica, afectando los atributos funcionales del ecosistema.

Es claro que existe intercambio de organismos entre las diferentes zonas del gradiente por el movimiento de agua, de la lluvia y del río en las diferentes épocas de año; de la zona NF a la zona MAX en T2 y de la zona MAX a MIN en T3 (Tabla 7), lo cual concuerda con lo planteado por Neiff (2004) sobre los flujos horizontales (agua, nutrientes, organismos) desde y hacia el río.

Este autor indica que durante la fase positiva del pulso denominada potamofase, los albardones están cubiertos de agua de inundación, conectados con el curso del río y recibiendo información de éste (agua, nutrientes, esporas, etc.), mientras que durante la fase negativa del pulso o sequía, denominada limnofase, se produce entonces un flujo de materiales desde la planicie hasta el curso del río.

Igualmente son evidentes los patrones espaciales que sugieren que la expresión de los grupos funcionales responde a cambios en las variables fisicoquímicas como contenido de humedad y textura del suelo, indicando que la composición de la comunidad microbiana del suelo está adaptada a los pulsos anuales de inundación, de manera que durante esta época del año no se afecta significativamente la funcionalidad del ecosistema.

3.6. Conclusiones

- La humedad del suelo es un factor determinante en el crecimiento de bacterias y hongos, creando condiciones adecuadas para el incremento de la densidad poblacional de estos grupos microbianos.
- Los pulsos de inundación no afectan negativamente la diversidad funcional ya que durante la inundación las zonas MAX y MED presentaron valores más altos de índice de diversidad funcional.
- La inundación no generó anoxia total sobre la superficie del suelo, sino que existen microambientes aeróbicos que permite el crecimiento y actividad de organismos aeróbicos como bacterias y hongos del género *Penicillium*.
- Las comunidades microbianas de las zonas sometidas a la inundación se encuentran adaptadas a esta condición, a tal punto que durante esta época se determinó mayor diversidad funcional respecto a la época de sequía e inicio de lluvias.
- Los perfiles de utilización de sustratos en bacterias aeróbicas, anaeróbicas y hongos son diferentes, lo cual podría indicar que no existen fenómenos de competencia por sustratos entre los diferentes grupos funcionales.
- La redundancia funcional encontrada en la comunidad microbiana en el gradiente de inundación parece indicar que el ecosistema es altamente resiliente a las perturbaciones anuales de inundación y sequía.

CAPÍTULO II

EFECTO DE LOS CAMBIOS FISICOQUÍMICOS DEL SUELO SOBRE LA ACTIVIDAD MICROBIANA EN EL GRADIENTE DE INUNDACIÓN DEL RÍO MAPIRE

4.1. Resumen

Las planicies de inundación son sistemas asociados al margen de un río que están sujetas a pulsos estacionales de inundación y sequía. La planicie de inundación del Río Mapire presenta un gradiente topográfico en sentido perpendicular al río que genera zonas con intensidad de inundación variable que propician cambios en las condiciones físicoquímicas del suelo a lo largo del gradiente. El objetivo de este trabajo fue determinar los cambios estacionales de los parámetros físicoquímicos del suelo y establecer una relación entre éstos y la actividad microbiana. Las muestras se colectaron en tres épocas del año (sequía, inicio de lluvias y época de inundación) siguiendo un muestreo sistemático en 4 puntos del gradiente, definidos por la intensidad de la inundación: MAX, zona máxima inundación; MED, zona de inundación media; MIN, zona de mínima inundación, NF, zona nunca inundada. Se determinaron los parámetros físicoquímicos del suelo (textura, pH, humedad, carbono, fósforo, nitrógeno y cationes intercambiables) y se relacionaron con la densidad y el perfil fisiológico de la comunidad microbiana a través de correlaciones lineales y análisis de redundancia (RDA). Los resultados indican que existe un gradiente espacial determinado por el contenido de arcillas y un gradiente temporal influenciado por los contenidos de humedad y carbono orgánico total. La densidad de bacterias no es afectada por las variaciones en las propiedades físicoquímicas del suelo, pero la densidad de hongos es determinada por el contenido de humedad y carbono en el suelo. Se observó que la actividad microbiana es determinante en la dinámica del fósforo aún durante la inundación. Se concluye que la interacción entre los factores bióticos y abióticos es muy compleja y que las comunidades microbianas responden ante los cambios del ambiente físicoquímico del suelo manteniendo su actividad a lo largo del hidoperíodo.

4.2. Introducción

Las planicies de inundación constituyen sistemas complejos asociados al margen de un cauce de agua y sujetos a inundaciones estacionales debido al desbordamiento del río. Por lo tanto, esos sistemas se encuentran sometidos a diversas condiciones de humedad. Los pulsos de inundación generan variabilidad espacio-temporal en el sistema suelo, afectando la tasa de mineralización de la materia orgánica, el contenido de agua del suelo y la dinámica de nutrientes (Langer y Rinklebe, 2009).

Los bosques inundables tienen una alta productividad que resulta en grandes entradas de hojarasca al suelo del bosque (Langhans *et al.*, 2008). Sin embargo, la dinámica de descomposición de la materia orgánica en la planicie de inundación está determinada por los pulsos de inundación (Valett *et al.*, 2005) y está influenciada por el ambiente físicoquímico así como por la composición y abundancia de la comunidad de descomponedores (Langhans y Tockner, 2006).

En este sentido, Junk y Wantzer (2004) y Kobayashi *et al.* (2009) establecieron que durante el periodo de inundación la materia orgánica acumulada durante la época seca es disuelta por la lámina de agua, y transportada hacia el canal del río donde es utilizada por los organismos acuáticos. Esto representa un cambio en el ciclo de descomposición de la materia orgánica en este ecosistema, y además representa un nuevo escenario para las comunidades microbianas del suelo. Los ciclos de inundación/sequía implican pulsos de liberación de nutrientes y energía para la actividad microbiana (Baldwin y Mitchell, 2000).

Los factores físicoquímicos del suelo tales como pH, humedad y fertilidad actúan como agentes controladores de la actividad microbiana, promoviendo

cambios en los ciclos biogeoquímicos. Sin embargo, la hidrología se considera como la variable más importante (Yavitt *et al.*, 2005; Gutknecht *et al.*, 2006).

Diversos estudios indican que la actividad microbiana es dependiente del estado de aireación del suelo (Magnunsson, 1994; Quantin *et al.*, 2001; Gutknecht *et al.*, 2006). Bajo condiciones de saturación del suelo ocurre pérdida de nutrientes por volatilización o escorrentía (Valett *et al.*, 2005), movilización de sustancias reducidas como amonio, nitrito y sulfuro, y movilización de fosfatos debido a la reducción de hierro (Banach *et al.*, 2009).

Sin embargo, los procesos de transformación y movilización de nutrientes no pueden ser generalizados, ya que cada planicie de inundación presenta una dinámica particular (Noe y Hupp *et al.*, 2007). En la planicie de inundación del Río Mapire se presenta un gradiente topográfico en sentido perpendicular al margen del río que genera zonas con diferente intensidad de inundación (Rosales, 1988).

Estas variaciones en la intensidad de la inundación producen diferencias en la composición florística y estructura del bosque a lo largo del mencionado gradiente (Rosales, 1988). Estas variaciones topográficas y florísticas propician posibles cambios en las condiciones físicoquímicas del suelo de la planicie de inundación.

Basado en estos antecedentes, este capítulo tiene como objetivo evaluar los cambios estacionales de los parámetros físicoquímicos del suelo, tales como pH, materia orgánica, fósforo, nitrógeno y cationes intercambiables y su efecto sobre la actividad microbiana, particularmente sobre la densidad y estructura gremial de la comunidad.

4.3. Materiales y Métodos

Las muestras fueron secadas a temperatura ambiente (excepto las de humedad) y posteriormente tamizadas (tamiz mesh 10) y homogeneizadas a fin de tomar una fracción representativa para los diferentes análisis (Fig. 30).

4.3.1. Textura

Para cada muestra se determinó el contenido de arenas, limos y arcillas utilizando el método del hidrómetro de Bouyucos (Day, 1965). Según este método los valores se expresan como porcentajes de arena, limo y arcilla. La clase textural se determinó utilizando un triángulo de textura (Soil Survey Staff, 1975; Brady y Weil, 2002).

4.3.2. Humedad

El contenido de agua del suelo se determinó por diferencia en el peso antes y después de secar 10 g de suelo a 110 °C durante 24 horas (Richards, 1941). Se expresó como porcentaje de humedad (%H) respecto a la capacidad de campo (relación entre la máxima capacidad de retención de agua y el contenido de agua de la muestra).

4.3.3. pH

El pH se determinó en una mezcla con proporción 1:2,5 (suelo:agua) de acuerdo a Jackson (1976) utilizando un electrodo estándar de vidrio.

4.3.4. Carbono total

El carbono orgánico total (Ct) se determinó por el método de oxidación completa (Walkley y Black, 1934). Se tomó una alícuota de 500 mg de la fracción fina del suelo, la cual se digirió con ácido crómico en presencia de un

exceso de H_2SO_4 concentrado y se tituló con solución ferrosa 0,5N. El carbono orgánico total se expresó como g de C/kg de suelo.

4.3.5. *Nitrógeno total*

El nitrógeno total (N_t) se determinó mediante el método de Kjeldahl (Anderson e Ingram, 1993), para lo cual se procedió a digerir 200 mg de suelo en 3 ml de ácido sulfúrico (H_2SO_4) concentrado y 2 ml de peróxido de hidrógeno a 360°C por tres horas. La digestión resultante se destiló con NaOH al 50% y se tituló con HCl 0,01N. El contenido de nitrógeno se expresó como g de N/kg de suelo.

4.3.6. *Fósforo total*

El fósforo total (P_t) se extrajo mediante digestión binaria con ácido nítrico y ácido perclórico concentrados (Anderson e Ingram, 1993). El contenido de P en la digestión resultante se determinó utilizando un equipo Technicon AA. El contenido de fósforo se expresó como g de P/kg de suelo.

4.3.7. *Acidez intercambiable y Aluminio intercambiable*

La acidez intercambiable (Al+H) se extrajo con una solución de cloruro de potasio 1M y sus concentraciones se determinaron por titulación con NaOH 0,1M y HCl 0,1 M respectivamente (McLean, 1965). Las concentraciones de H^+ y de Al^{+3} intercambiables se expresaron en cmol_c/kg de suelo.

4.3.8. *Cationes básicos intercambiables*

Los cationes calcio (Ca^{+2}), magnesio (Mg^{+2}), potasio (K^+) y sodio (Na^+) se determinaron mediante espectrofotometría de absorción atómica usando como solución extractante acetato de amonio 1N (Thomas, 1982). La concentración de cada catión se expresó en cmol_c/kg de suelo.

4.3.9. Actividad microbiana

Se utilizaron los datos de densidad microbiana y la frecuencia relativa de utilización de sustratos como glucosa (Glu), lactosa (Lac), peptonas (Pep), hidrólisis parcial y completa de almidón (α -ami y β -ami), degradación de pectina (Pec), celulosa (Cel), lignina (Lig) y quitina (Qui), compuestos grasos (Twn), hidrólisis de proteínas (Gel) y urea (Ure), reducción de nitratos a nitritos (NO_2) y desnitrificación (N_2), solubilización de fosfatos (Pi) y mineralización de fósforo orgánico (Po) descritos en el Capítulo I.

4.3.10. Análisis Estadístico

Se realizaron análisis de varianza de dos vías (ANOVA) y test de Tukey (HSD, $\alpha = 0,05$) como prueba a posteriori para determinar diferencias entre las medias de las variables físicoquímicas en las diferentes zonas del gradiente y épocas del año. La prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis fue utilizada para aquellos datos que no cumplieron con los supuestos del ANOVA. Se realizó un análisis de componentes principales basado en una matriz de correlación, como técnica de ordenación para definir las variables ambientales más influyentes en el gradiente de inundación.

A fin de determinar el efecto de las variables físicoquímicas sobre la actividad microbiana se realizaron correlaciones lineales simples con una significación del 5%. Adicionalmente, se realizó un análisis canónico de redundancia (RDA) a fin de determinar la influencia de las variables ambientales sobre las variables microbiológicas. Para los análisis se utilizaron los paquetes estadísticos STATISTICA 7.0 (StatSoft Inc., 2004), PAST (Hammer y Harper, 2001) y CANOCO 4.5 (Braak y Smilauer, 1997).

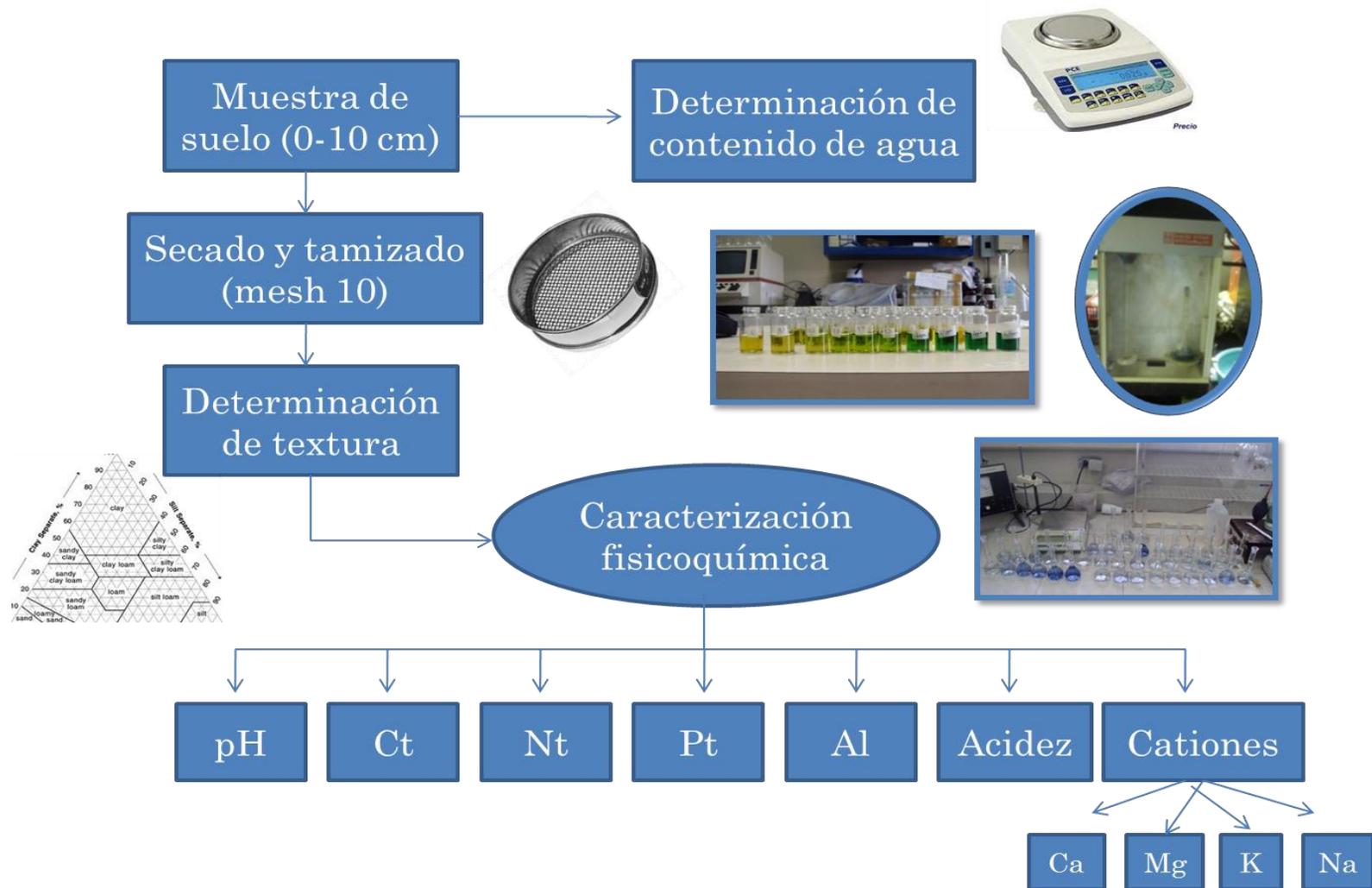


Fig. 30. Esquema metodológico para la caracterización físicoquímica del suelo del gradiente de inundación

4.4. Resultados

4.4.1. Textura

Se observó que existe un cambio de textura desde la zona más baja del gradiente (MAX) hasta la zona más elevada topográficamente (NF), definido por un aumento en el contenido de arena y una disminución en el contenido de arcilla (Tabla 8).

Tabla 8. Análisis de textura del suelo en las diferentes zonas del gradiente de inundación

Zona	Textura			
	%Arcilla	%Limo	%Arena	Clase textural
MAX	54,17 ± 1,44b	23,33 ± 2,89a	22,5 ± 2,5b	Arcilloso
MED	65 ± 2,5a	20,83 ± 1,44a	14,17 ± 2,89c	Arcilloso
MIN	21,67 ± 1,44c	20,83 ± 2,89a	57,5 ± 2,5a	Franco-arcillo-arenoso
NF	18,33 ± 2,89c	20 ± 2,5a	61,67 ± 1,44a	Franco arenoso

Media ± desviación estándar seguido de letras diferentes en la misma columna indican diferencias estadísticamente significativas (ANOVA, $p \leq 0,05$, $n=3$). MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada.

Se determinó que la zona MED presentó mayor porcentaje de arcilla respecto a las zonas MAX ($p=0,001426$), MIN y NF ($p=0,000231$). Las zonas MIN y NF presentaron mayor contenido de arena que las zonas MAX y MED ($p=0,000231$).

4.4.2. Parámetros fisicoquímicos

La Tabla 9 muestra la variación espacial de los parámetros fisicoquímicos determinados en el gradiente de inundación para las diferentes épocas de muestreo. De igual manera, la Figura 31 muestra la variación temporal de dichos parámetros en cada una de las zonas del gradiente estudiadas.

4.4.2.1. Humedad

En sequía (T1) el contenido de humedad fue mayor en las zonas MAX y MED que en las zonas MIN ($p=0,00124$) y NF ($p=0,00022$), lo cual se corresponde con el tipo de textura indicado en la Tabla 8, donde las zonas bajas con mayor contenido de arcillas retienen más agua que aquellas más elevadas y con predominio de arenas.

Se observa que en T2 (inicio de lluvias) la humedad del suelo en las zonas MAX, MED y NF no cambió significativamente ($p>0,05$), mientras que en la zona MIN la humedad del suelo aumentó ($p=0,00513$). En esta época se mantienen diferencias en el contenido de humedad de las zonas MAX y MED con NF ($p=0,00021$, Tabla 9).

Sin embargo, en T3 (época de inundación) las zonas MAX y MED permanecieron saturadas de agua, mientras que la zona MIN presentó un porcentaje de humedad de cerca del 50% de la capacidad de campo (Tabla 9), lo cual constituye un escenario diferente a la condición que presentaba el suelo en T1 y T2 ($p=0,00014$, Fig. 31). Asimismo, en la Figura 31 se observa que en la zona NF la humedad del suelo incrementó significativamente en T3 ($p=0,00014$).

4.4.2.2. pH

No se observaron diferencias significativas a lo largo del gradiente de inundación en las épocas T1 y T3 ($p>0,05$; Tabla 9). En T2 se encontraron diferencias significativas ($p=0,01039$) únicamente entre las zonas MAX y NF; en esta última zona, el pH del suelo fue menos ácido.

En cuanto al efecto de la estacionalidad, la Figura 31 muestra que en T3 el pH aumentó significativamente en las zonas MAX y MED ($p=0,01039$), mientras que en las zonas MIN y NF no se observaron cambios ($p>0,05$).

4.4.2.3. *Carbono orgánico total*

Se observó que en T1 la zona MED presentó valores de C_t significativamente más altos que las zonas MAX ($p=0,000143$), MIN ($p=0,000146$) y NF ($p=0,000143$), siendo la zona NF la que presentó la concentración más baja ($p=0,014789$) durante esta época del año (Tabla 9).

En T2 la variabilidad espacial de C_t mostró la misma tendencia que en T1 (Tabla 9), mientras que en T3 la zona MIN presentó valores de C_t similares a la zona MED ($p>0,05$) y mayores que las zonas MAX ($0,001041$) y NF ($0,000295$).

La Figura 31 muestra que en T2 el C_t aumentó significativamente en todas las zonas del gradiente y disminuyó en T3 ($p<0,05$). Es de hacer notar que el aumento del pH observado en T3 parece estar asociado con la disminución de C_t del suelo ($r=-0,65$; $p=0,02154$).

4.4.2.4. *Nitrógeno total*

En T1 no se observaron diferencias significativas en el contenido de N_t entre las zonas MAX y MED ($p>0,05$); sin embargo, la concentración de N_t en el suelo disminuyó significativamente hacia las zonas MIN ($p=0,00459$) y NF ($p=0,00022$). En T2 no se observaron cambios significativos en los valores de N_t en las zonas MAX, MED y MIN (Tabla 9), pero la zona NF presentó valores más bajos ($p=0,004591$). En T3 no se observó variabilidad espacial en la concentración de N_t a lo largo del gradiente ($p>0,05$).

No hubo variación significativa del N_t de T1 a T2 en ninguna de las zonas del gradiente, mientras que hacia T3 se observó una disminución del N_t desde T1 y T2 en las zonas MAX ($p=0,03381$) y MED ($p=0,025175$). La zona MIN no presentó cambios importantes en el N_t ($p>0,05$) con la estacionalidad,

mientras que en NF el N_t aumentó considerablemente ($p=0,036488$) desde T1 y T2 hacia T3 (Fig. 31).

4.4.2.5. Fósforo total

Se determinó que en T1 las zonas MAX y MED presentaron mayor contenido de P_t respecto a las zonas MIN (0,001643) y NF ($p=0,042956$; Tabla 9). Igualmente, la concentración de P_t en T2 fue similar en las zonas MAX, MED y MIN ($p>0,05$) y más baja en NF ($p=0,00406$), mientras que en T3 no se determinó variación espacial en el contenido de P_t (Tabla 9).

En la Figura 31 se puede observar que el contenido de P_t no cambió con la estacionalidad, no encontrándose diferencias estadísticamente significativas en la concentración de fósforo en las distintas épocas de muestreo ($p>0,05$).

4.4.2.6. Aluminio intercambiable

Se observó que en T1, la concentración de Al no presentó diferencias en las zonas MAX, MED y MIN ($p>0,05$; Tabla 9), mientras que en la zona NF se determinaron valores más bajos respecto a las demás zonas ($p=0,002797$). En T2 la concentración de Al en las zonas MAX y MED fue similar ($p>0,05$) y disminuye significativamente hacia MIN y NF ($p<0,05$; Tabla 9).

En cambio, en T3 se determinó que la concentración de Al fue más variable espacialmente (Tabla 9), encontrándose que la zona MED presentó mayor concentración que las zonas MAX ($p=0,009756$), MIN ($p=0,002399$) y NF (0,000143). Asimismo, las zonas MAX y MIN presentaron entre sí valores similares de Al, mientras que en la zona NF la concentración fue significativamente más baja ($p=0,00259$).

En la Figura 31 se muestra que en la zona MAX la concentración de Al no cambió con la estacionalidad, mientras que en la zona MED se incrementó la concentración de Al intercambiable en T3 ($p=0,006121$) respecto a T1 y T2.

Tabla 9. Propiedades físicoquímicas del suelo en las diferentes zonas de la planicie de inundación y en distintas épocas del año

Época	Zona	%H	pH	C _t g/kg	N _t g/kg	P _t g/kg	Al cmol/kg	H ⁺ cmol/kg	Ca cmol/kg	Mg cmol/kg	K cmol/kg	Na cmol/kg
T1	MAX	18,99 ± 1,3a	3,73 ± 0,12a	46,29 ± 3,22b	0,84 ± 0,25a	0,17 ± 0,05a	6,3 ± 2,57a	4,07 ± 0,76b	0,12 ± 0,06a	0,27 ± 0,16a	0,08 ± 0,04a	0,05 ± 0,01b
	MED	15,1 ± 1,44a	3,77 ± 0,15a	76,8 ± 6,19a	0,95 ± 0,4a	0,26 ± 0,04a	6,9 ± 0,7a	6,63 ± 1,15a	0,09 ± 0,01a	0,28 ± 0,04a	0,15 ± 0,04a	0,15 ± 0,01a
	MIN	8,82 ± 0,43b	4,07 ± 0,06a	48,67 ± 2,89b	0,51 ± 0,14b	0,13 ± 0,01b	4,17 ± 0,71a	1,57 ± 0,25c	0,06 ± 0,01a	0,04 ± 0,02b	0,04 ± 0,01b	0,04 ± 0,00b
	NF	6,82 ± 0,36b	3,93 ± 0,06a	32,68 ± 1,24c	0,14 ± 0,07c	0,08 ± 0,04b	2,03 ± 1,12c	1,13 ± 0,25c	0,14 ± 0,02a	0,28 ± 0,02a	0,09 ± 0,01a	0,02 ± 0,01b
T2	MAX	20,42±2,12a	3,5 ± 0,17b	64,88 ± 5,46b	0,56 ± 0a	0,19 ± 0,01a	4,9 ± 1,59a	4,2 ± 2,62a	0,09 ± 0,00a	0,21 ± 0,12a	0,04 ± 0,01b	0,05 ± 0,01b
	MED	17,79±2,59a	3,67± 0,06ab	91,1 ± 9,46a	0,82 ± 0,2a	0,23 ± 0,04a	6,83 ± 0,45a	7,17 ± 0,4a	0,09 ± 0,00a	0,30 ± 0,06a	0,22 ± 0,07a	0,16 ± 0,01a
	MIN	15,02±1,12a	3,93± 0,31ab	72,27 ± 5,07b	0,42 ± 0,07a	0,14 ± 0,02a	2,07 ± 0,15b	1,87 ± 0,21b	0,09 ± 0,00a	0,13 ± 0,07a	0,13 ± 0,05a	0,04 ± 0,01b
	NF	8,14 ± 0,53b	4,27 ± 0,29a	46,5 ± 0,9c	0,21 ± 0b	0,06 ± 0,03b	2,13 ± 1,27b	1,17 ± 0,15b	0,09 ± 0,00a	0,24 ± 0,01a	0,06 ± 0,02b	0,07 ± 0,02b
T3	MAX	100 ± 0a	4,27 ± 0,12a	23,29 ± 1,98b	0,28 ± 0,07a	0,15 ± 0a	7,1 ± 1,73b	4,13 ± 0,35b	0,06 ± 0,01b	0,05 ± 0,02d	0,02 ± 0,01c	0,03 ± 0,00b
	MED	100 ± 0a	4,13 ± 0,23a	43,7 ± 3,87a	0,44 ± 0,04a	0,17 ± 0,01a	11,43 ± 0,75a	6,73 ± 0,23a	0,06 ± 0,01b	0,17 ± 0,02c	0,08 ± 0,01b	0,05 ± 0,01b
	MIN	52,32±4,78b	3,8 ± 0,02a	49,2 ± 6,58a	0,44 ± 0,04a	0,1 ± 0,05a	6,5 ± 0,85b	1,67 ± 0,25c	0,30 ± 0,09a	0,29 ± 0,01b	0,20 ± 0,04a	0,10 ± 0,02a
	NF	39,43±5,34b	4,1 ± 0,46a	26,17 ± 0,6b	0,63 ± 0,07a	0,1 ± 0,02a	1,6 ± 0,7c	0,87 ± 0,72c	0,39 ± 0,06a	0,59 ± 0,05a	0,10 ± 0,00b	0,02 ± 0,00b

Media ± desviación estándar seguido de letras diferentes en la misma época indican diferencias estadísticamente significativas (ANOVA, p<0,05, n=3). MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación. %H, porcentaje de humedad. C_t, carbono total. N_t, nitrógeno total. P_t, fósforo total. Al, aluminio intercambiable. H⁺, acidez intercambiable. Ca, calcio intercambiable. Mg, magnesio intercambiable. K, potasio intercambiable. Na, sodio intercambiable.

Capítulo II. Efecto de los Cambios Físicoquímicos del Suelo sobre la Actividad Microbiana en el Gradiente de Inundación del Río Mapire

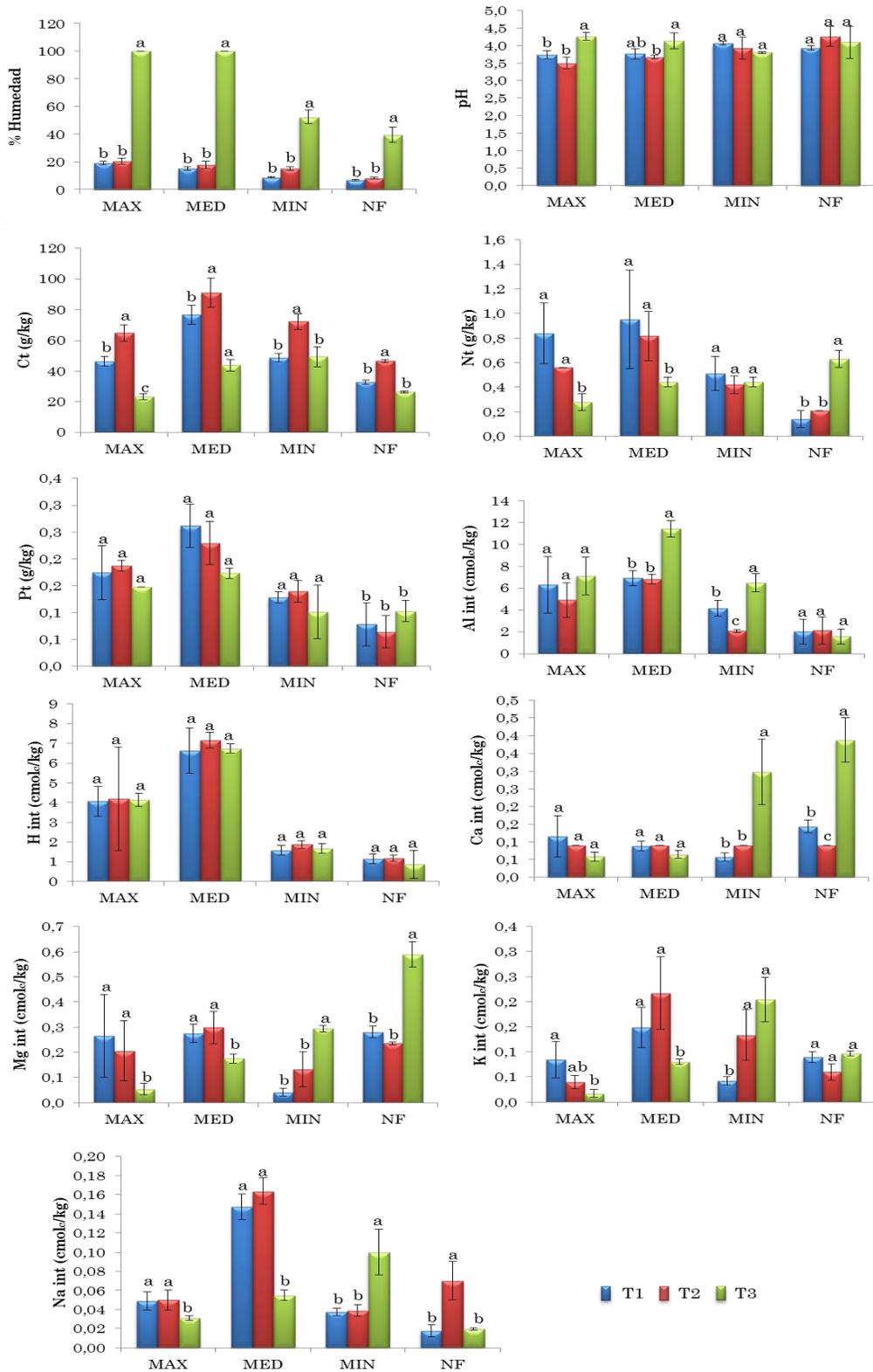


Fig. 31. Cambios en las propiedades físicoquímicas del suelo a lo largo del gradiente de inundación en las diferentes épocas del año. Letras diferentes en la misma zona indican diferencias estadísticamente significativas (ANOVA, p<0,05, n=3).

Asimismo, la concentración de Al intercambiable en la zona MIN disminuyó en T2 ($p=0,04561$) e incrementó en T3 ($p=0,00259$). Se determinó una correlación positiva entre el Al intercambiable y %H ($r=0,66$ $p=0,01859$).

4.4.2.7. Acidez intercambiable

En la Tabla 9 se observa que en T1 la zona MED presentó mayor concentración de H^+ respecto a las demás zonas del gradiente de inundación ($p<0,05$), seguido de la zona MAX ($p=0,02068$) y con menor contenido de H^+ las zonas MIN y NF ($p=0,00015$).

Igual tendencia se observó en T2, donde las zonas MAX y MED presentaron mayor concentración de acidez intercambiable respecto a las zonas MIN y NF ($p=0,022903$ y $p=0,000157$), mientras que en T3 la variabilidad espacial de la acidez intercambiable es similar que en T1, con mayor concentración de H^+ en la zona MED respecto a la zona MAX ($p=0,016848$), y baja concentración en las zonas MIN y NF ($p=0,025342$ y $p=0,010035$).

La Figura 31 muestra que el contenido de H^+ en las diferentes zonas del gradiente no cambió con la estacionalidad ($p>0,05$). Se determinó una correlación positiva entre H^+ y el aluminio intercambiable ($r=0,81$ $p=0,00156$), así como correlaciones positivas entre el Al intercambiable con el Pt ($r=0,58$ $p=0,0482$). De igual modo, se encontró correlación entre la H^+ intercambiable con el P_t ($r=0,89$ $p=0,00011$) y el N_t ($r=0,59$ $p=0,04530$).

4.4.2.8. Calcio intercambiable

No se observaron diferencias significativas en la concentración de Ca intercambiable en T1 y T2 en las diferentes zonas estudiadas ($p>0,05$), mientras que en T3 la concentración de este catión en las zonas MIN y NF fue mayor que en las zonas MAX ($p=0,032855$) y MED ($p=0,013848$).

En referencia a la estacionalidad, la Figura 31 muestra que no hubo diferencias importantes en el contenido de Ca en las diferentes épocas de muestreo en las zonas MAX y MED ($p > 0,05$). Sin embargo, se observó que en T3 la concentración de calcio aumentó significativamente desde MAX y MED hacia las zonas MIN ($p = 0,005295$) y NF ($p = 0,00652$). El Ca intercambiable presentó una correlación negativa con el H^+ intercambiable ($r = -0,61$; $p = 0,03356$).

4.4.2.9. *Magnesio intercambiable*

El Mg intercambiable mostró un patrón similar que el Ca intercambiable en T1 (Tabla 9), con la diferencia que en la zona MIN se determinó baja concentración de este elemento ($p < 0,05$). En T2 no se encontraron diferencias significativas en los valores de Mg intercambiable en las diferentes zonas del gradiente de inundación ($p > 0,05$), sin embargo en T3 la zona NF presentó mayor concentración de Mg que las zonas MAX ($p = 0,000443$), MED ($p = 0,007212$) y MIN ($p = 0,036368$), siendo las zonas MAX y MED las que presentaron más bajo contenido de magnesio intercambiable (Tabla 9).

La Figura 31 muestra que en T1 y T2 las concentraciones de Mg no cambiaron en las diferentes épocas de muestreo ($p > 0,05$). Sin embargo, en T3 la concentración de Mg disminuyó significativamente en las zonas MAX ($p = 0,03637$) y MED ($p = 0,042648$) e incrementó hacia MIN ($p = 0,011821$) y NF ($p = 0,00076$).

4.4.2.10. *Potasio intercambiable*

La Tabla 9 muestra que en T1 la zona MIN presentó valores de K menores a las zonas MAX, MED y NF ($p < 0,05$). En T2 la zona MED mostró la mayor concentración de K intercambiable respecto a las zonas MAX ($p = 0,00167$) y NF ($p = 0,001950$), tendencia que se mantuvo en T3 (Tabla 9).

El potasio intercambiable mostró una alta variabilidad temporal (Fig. 30). Se observó que en las zonas MAX, MED y NF no hay cambios significativos de T1 a T2 ($p > 0,05$) pero en la zona MIN se determinó un aumento en la concentración de K ($p = 0,004565$).

En T3 tampoco se determinaron diferencias en el K en las zonas MAX, MIN y NF (Fig. 31) mientras en la zona MED la concentración de K intercambiable disminuyó significativamente ($p = 0,001670$). Estos cambios en el K intercambiable del suelo parecen estar relacionados con los cambios en el contenido de carbono orgánico ($r = 0,6$ $p = 0,03746$).

4.4.2.11. Sodio intercambiable

No se encontraron diferencias significativas en el Na intercambiable en las zonas MAX, MIN y NF en T1 y T2 ($p > 0,05$; Tabla 9), mientras que la zona MED presentó los valores más altos de Na intercambiable en T1 ($p = 0,003491$) y T2 ($p = 0,001545$). En T3 la zona MIN presentó la concentración de sodio más elevada respecto a MAX ($p = 0,000303$), MED ($0,000428$) y NF ($0,000172$).

Respecto a la variabilidad temporal del sodio intercambiable, se determinó que no hubo diferencias significativas de T1 a T2 en las zonas MAX, MED y MIN, mientras que en NF se determinó un incremento del Na ($p = 0,002365$). En T3 se observó una disminución importante en el contenido de sodio en las zonas MAX ($p = 0,04458$), MED ($p = 0,000154$) y NF ($p = 0,001287$) mientras que en MIN la concentración de este elemento se incrementó ($p = 0,001670$).

Al igual que los demás cationes básicos, el Na intercambiable está altamente correlacionado con el carbono orgánico ($r = 0,80$ $p = 0,00165$), así como con el Nt ($r = 0,70$ $p = 0,01106$), el Pt ($r = 0,79$ $p = 0,00232$) y H^+ ($r = 0,75$ $p = 0,00495$).

4.4.3. Dinámica espacio-temporal de las propiedades físicoquímicas en el gradiente de inundación.

En función de las correlaciones entre las variables se realizó un Análisis de Componentes Principales como técnica de ordenación a fin de ilustrar las variables físicoquímicas que caracterizan a cada zona del gradiente (Fig. 32).

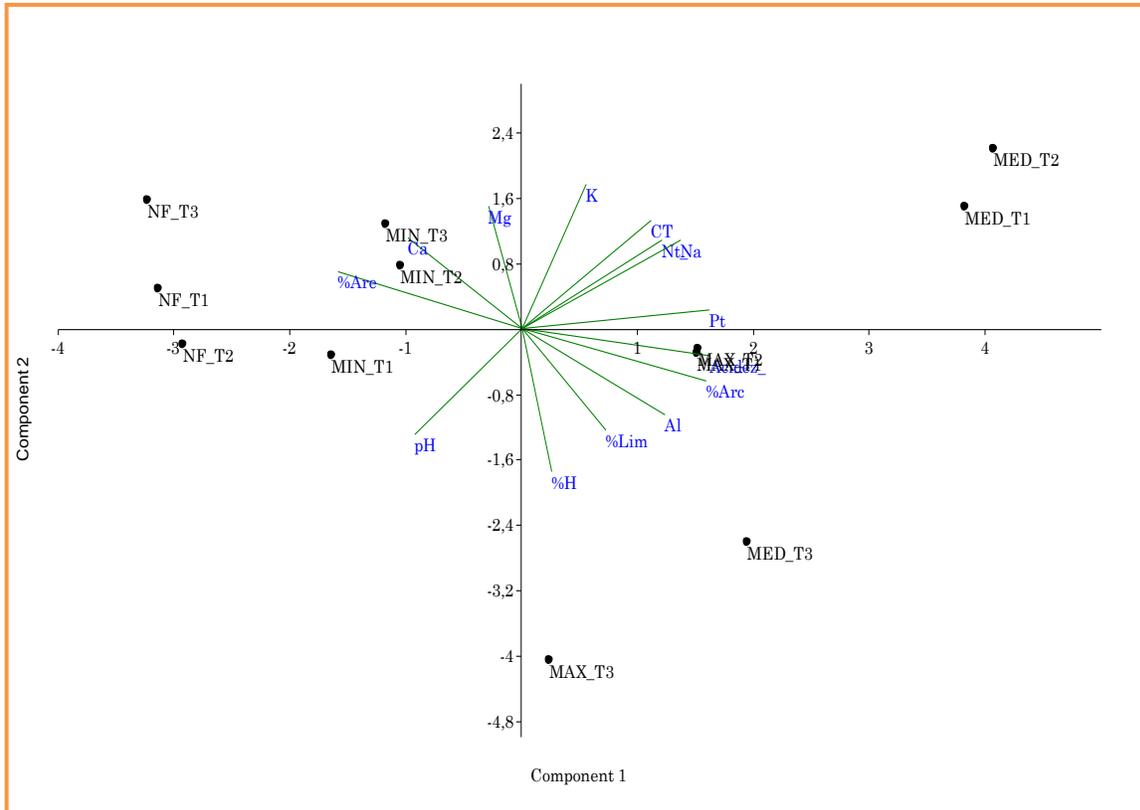


Fig. 32. Análisis de Componentes Principales de las variables físicoquímicas del gradiente de inundación del Río Mapire (71% de la varianza total explicada), CP1 (47,9%) y CP2 (23,1%). MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación. %Arc, porcentaje de arcillas. %Lim, porcentaje de limos. %Are, porcentaje de arenas. %H, porcentaje de humedad. Ct, carbono total. Nt, nitrógeno total. Pt, fósforo total. Al, aluminio intercambiable. Acidez, H^+ intercambiable. Ca, calcio intercambiable. Mg, magnesio intercambiable. K, potasio intercambiable. Na, sodio intercambiable.

El primer componente principal (CP1) está asociado con H^+ ($r=0,96$), Pt ($r=0,95$), % Arc ($r=0,94$), %Are ($r=-0,93$), Na ($r=0,81$), Al ($r=0,73$), Nt ($r=0,71$), Ct ($r=0,66$), Ca ($r=-0,58$) y pH ($r=-0,54$) y representa el 47,9% de la varianza de

los datos. El segundo componente principal (CP2) se correlaciona con K ($r=0,73$), %H ($r=-0,72$), Mg ($r=0,61$), %Lim ($r=-0,51$) y al igual que el CP1 se correlaciona con las variables pH ($r=-0,53$) y Ct ($r=0,55$) y representa el 23,1 de la varianza.

Se observa en la Figura 32 que se forma un gradiente espacial y temporal de variables físicoquímicas que permite separar cada zona de la planicie de inundación en las diferentes épocas de muestreo.

El gradiente inicia en T1, época en la cual la zona MAX se asocia con el cuadrante positivo del CP1 y en menor medida con el cuadrante negativo del CP2. Esta zona se caracteriza por presentar el mayor contenido de arcilla, limo y humedad respecto a las demás zonas del gradiente en esta época (Tabla 9 y Fig. 32). La zona MED en T1 es muy similar a la zona MAX; sin embargo, se diferencia de ésta última ya que presentó mayor contenido de carbono, nitrógeno y fósforo total.

El gradiente continúa en la zona MIN, asociada al cuadrante negativo de los CP. Esta zona se caracterizó por mayor contenido de arena, así como pH más elevado respecto a MAX y MED. Por estar en el cuadrante opuesto del componente principal, es evidente que en esta zona del gradiente los valores de Ct, Nt y Pt, así como el contenido de humedad son bajos. Finalmente la zona NF está definida principalmente por el menor contenido de humedad, y alta concentración de cationes calcio y magnesio intercambiables (Fig. 32).

Asimismo, se observa que la entrada de lluvias no varió en gran medida las condiciones físicoquímicas del suelo. Durante T2 la zona MAX no cambió (Tabla 9 y Fig. 32), mientras que en la zona MED incrementó la concentración de carbono, sodio y potasio intercambiables.

Durante la entrada de lluvias, la zona MIN se asoció mayormente con el cuadrante positivo del CP2, ya que en esta época se incrementó el contenido de carbono, magnesio y potasio intercambiables. De igual forma, las variables que influyen en el cambio de condiciones del suelo en la zona NF en T2 son el incremento en el pH y el Ct (Fig. 32).

El gradiente espacial es mucho más evidente durante la inundación, (Fig. 32), observándose que el contenido de humedad del suelo es la variable más importante. Las zonas MAX y MED, siguen siendo muy similares, con el mayor contenido de humedad, mientras que las zonas MIN y NF que no fueron inundadas se ubican en el extremo opuesto del eje de los componentes principales (Fig. 32).

Las zonas MAX y MED, que presentaron en T1 y T2 la mayor concentración de nutrientes, se comportaron en forma diferente durante la época de inundación, ya que el contenido de carbono, nitrógeno y fósforo total disminuyó significativamente mientras que el pH del suelo incrementó. Sin embargo, estas zonas aun durante la inundación son diferentes, ya que la zona MED particularmente contiene más carbono en el suelo que la zona MAX, y además presentó un incremento significativo de la concentración de aluminio intercambiable.

Por otra parte, las condiciones del suelo de la zona MIN en T3 mostraron un incremento en la concentración de aluminio, calcio y potasio intercambiable respecto a T2. Asimismo, la zona NF presentó en T3 un incremento en el contenido de nitrógeno total en el suelo, así como calcio y magnesio intercambiables, respecto a T1 y T2.

4.4.4. Efecto de las variables físicoquímicas del suelo sobre la actividad microbiana

En este estudio, la actividad microbiana se determinó a través de la estimación de la densidad de bacterias (aeróbicas y anaeróbicas) y hongos (unicelulares y filamentosos). Asimismo, se determinó para los microorganismos aislados la capacidad de utilizar diferentes sustratos como fuente de nutrientes y energía.

Se encontró que la densidad de hongos está estrechamente relacionada con la humedad del suelo y con el carbono total (Tabla 10). No se encontró correlación lineal entre las variables físicoquímicas del suelo y la densidad de bacterias aeróbicas y anaeróbicas ($p > 0,05$). Se encontró que el consumo de peptonas como fuente de carbono por los microorganismos está relacionado con el contenido de nitrógeno total (Tabla 10). De igual manera, la hidrólisis parcial de almidón realizada por la enzima α -amilasa estuvo influenciada directamente por el contenido de humedad del suelo y el aluminio intercambiable (correlación positiva, Tabla 10).

Sin embargo, la degradación de pectina y celulosa estuvo negativamente correlacionada con el contenido de humedad. También, la hidrólisis de proteínas se correlacionó positivamente con la concentración de calcio intercambiable, mientras que la degradación de compuestos lipídicos estuvo negativamente correlacionada con el carbono total (Tabla 10).

La Tabla 10 indica que la reducción de nitratos a nitritos estuvo negativamente correlacionada con el contenido de nitrógeno total, fósforo total, acidez y sodio intercambiables; mientras que la desnitrificación y la actividad de ureasa no parecieron estar relacionadas linealmente con ninguna de las variables físicoquímicas determinadas.

Tabla 10. Coeficientes de correlación lineal entre variables microbiológicas y variables fisicoquímicas

	%H	pH	Ct	Nt	Pt	Al	H ⁺	Ca	Mg	K	Na
Dens AE	0,42	0,15	-0,33	-0,17	-0,33	-0,09	-0,31	0,27	0,14	0,18	0,12
Dens AN	-0,04	-0,08	0,32	-0,07	-0,12	-0,23	-0,22	0,32	0,17	0,32	0,00
Dens H	0,69 p=0,013	0,32	0,58 p=0,047	0,11	-0,01	0,44	0,19	0,40	0,34	0,04	-0,15
Glu	-0,24	0,20	-0,09	-0,45	-0,51	-0,54	-0,53	0,19	0,06	-0,07	-0,40
Lac	-0,29	0,04	0,55	-0,20	-0,06	-0,19	-0,02	-0,29	-0,23	0,36	0,22
Pep	0,19	-0,21	0,08	0,58 p=0,0499	0,54	0,48	0,51	-0,07	0,07	0,13	0,38
α-ami	0,76 p=0,0039	0,01	-0,17	-0,02	0,11	0,76 p=0,004	0,40	0,12	0,02	0,10	0,02
β-ami	0,13	0,22	-0,01	-0,35	-0,10	0,31	0,14	-0,47	-0,42	-0,22	-0,18
Pec	-0,61 p=0,0347	-0,12	-0,06	-0,08	-0,17	-0,35	-0,29	-0,17	-0,08	-0,15	-0,20
Cel	-0,61 p=0,0345	-0,28	0,06	0,07	-0,14	-0,20	-0,21	-0,07	0,02	0,13	0,03
Lig	-0,42	-0,03	-0,17	0,15	-0,05	-0,10	-0,13	-0,12	-0,03	-0,15	-0,09
Qui	-0,35	0,08	-0,36	-0,09	-0,15	-0,31	-0,20	-0,22	-0,02	-0,50	-0,28
Gel	0,55	0,33	-0,40	-0,20	-0,39	0,18	-0,23	0,70 p=0,012	0,37	0,25	-0,03
Twn	0,01	0,35	-0,70 p=0,012	-0,21	-0,43	-0,37	-0,46	0,31	0,21	-0,34	-0,43
NO2	0,01	0,52	-0,46	-0,61 p=0,0359	-0,74 p=0,006	-0,47	-0,59 p=0,0422	0,29	0,20	-0,26	-0,64 p=0,026
N2	-0,21	-0,21	0,02	0,42	0,38	0,18	0,20	-0,18	-0,12	-0,07	0,24
Ure	-0,15	0,02	0,01	0,37	0,38	0,13	0,30	-0,31	-0,06	-0,08	0,21
Pi	0,37	0,44	-0,81 p=0,0015	-0,21	-0,48	-0,15	-0,42	0,69 p=0,013	0,46	-0,10	-0,41
Po	0,29	0,60 p=0,0398	-0,73 p=0,0072	-0,42	-0,70 p=0,011	-0,21	-0,57	0,45	0,15	-0,15	-0,60 p=0,0398

Coefficiente de correlación (r) simple. Se resaltan aquellas correlaciones con significación estadística ($p < 0,05$). %H, porcentaje de humedad. Ct, carbono total. Nt, nitrógeno total. Pt, fósforo total. Al, aluminio intercambiable. H⁺, acidez intercambiable. Ca, calcio intercambiable. Mg, magnesio intercambiable. K, potasio intercambiable. Na, sodio intercambiable. Dens AE, densidad de bacterias aeróbicas. Dens AN, densidad de bacterias anaeróbicas. Dens H, densidad de hongos. Glu, metabolismo de glucosa. Lac, metabolismo de lactosa. Pep, metabolismo de peptonas. α-ami, hidrólisis parcial de almidón. β-ami, hidrólisis completa de almidón. Pec, degradación de pectina. Cel, degradación de celulosa. Lig, degradación de lignina. Qui, degradación de quitina. Gel, degradación de proteínas. Twn, degradación de lípidos. NO2, reducción de nitratos a nitritos. N2, desnitrificación. Ure, mineralización de urea. Pi, solubilización de fosfatos. Po, mineralización de fósforo.

Otro proceso importante de actividad microbiana es la solubilización de fósforo inorgánico. Este proceso estuvo negativamente correlacionado con el carbono total; por el contrario, se relacionó positivamente con el contenido de calcio intercambiable (Tabla 10). De igual manera, la mineralización de fósforo estuvo positivamente relacionada con el pH, pero se relacionó negativamente con el contenido de carbono total, fósforo total y sodio intercambiable.

Con la finalidad de ampliar la información que suministra la correlación lineal simple, se realizó un análisis canónico que combina el análisis de ordenación multivariado con la regresión lineal múltiple (Fig. 33). Para el análisis se utilizaron el pH, contenido de humedad, carbono, nitrógeno y fósforo total, como variables físicoquímicas explicativas por ser las que muestran mayor heterogeneidad a lo largo del año (Fig. 31).

Estas variables se relacionaron con los descriptores de actividad microbiana a través del análisis de redundancia (RDA, Fig. 33), el cual permitió determinar que las variables físicoquímicas que explican significativamente los cambios en las variables microbiológicas del suelo son el carbono total ($p=0,022$) y el contenido de humedad ($p=0,045$).

La Figura 33 muestra gráficamente que el contenido de carbono total está relacionado con la degradación de compuestos orgánicos que indican mineralización de materia orgánica, como lignina, quitina, pectina, celulosa, y azúcares simples (glucosa y lactosa). Asimismo, se puede notar que la humedad influyó significativamente en la densidad fúngica, así como en la actividad de enzimas como α -amilasa, solubilización de fosfatos, actividad proteolítica y mineralización de fósforo.

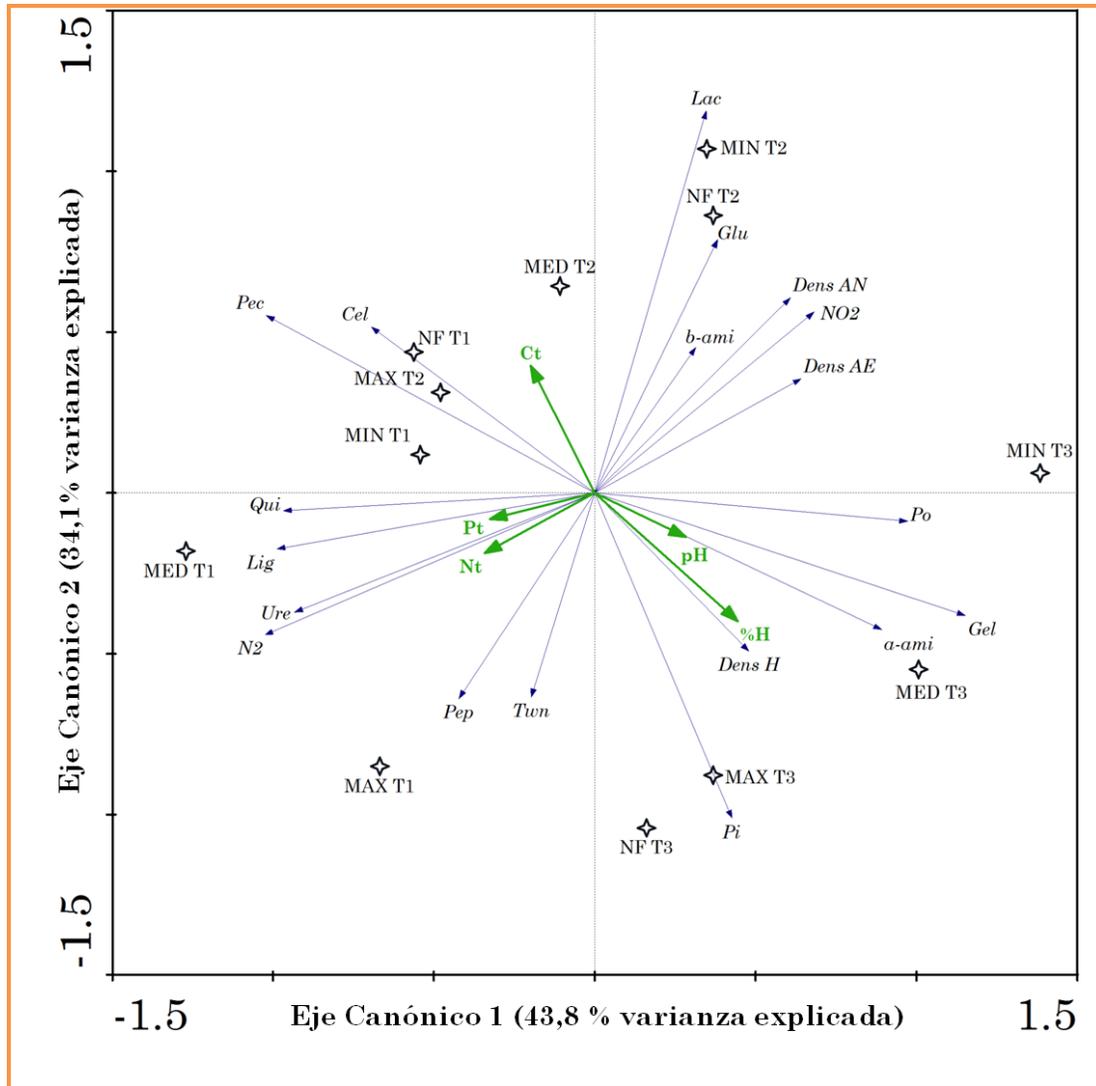


Fig. 33. Resultado (“Tri-plot”) del Análisis de Redundancia de los descriptores microbiológicos de la comunidad en función de las variables físicoquímicas a lo largo del gradiente de inundación del Río Mapire. MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación. %H, porcentaje de humedad. Ct, carbono total. Nt, nitrógeno total. Pt, fósforo total. Dens AE, densidad de bacterias aeróbicas. Dens AN, densidad de bacterias anaeróbicas. Dens H, densidad de hongos. Glu, metabolismo de glucosa. Lac, metabolismo de lactosa. Pep, metabolismo de peptonas. α -ami, hidrólisis parcial de almidón. b-ami, hidrólisis completa de almidón. Pec, degradación de pectina. Cel, degradación de celulosa. Lig, degradación de lignina. Qui, degradación de quitina. Gel, degradación de proteínas. Twn, degradación de lípidos. NO₂, reducción de nitratos a nitritos. N₂, denitrificación. Ure, mineralización de urea. Pi, solubilización de fosfatos. Po, mineralización de fósforo.

Se observa que aunque el fósforo y el nitrógeno no explicaron significativamente la actividad microbiana (por no estar relacionados

linealmente) mostraron influencia en procesos muy puntuales, tales como degradación de quitina, lignina, actividad ureasa, desnitrificación, uso de peptonas como fuente de carbono y actividad lipolítica. De igual manera, el pH influyó en la mineralización y la solubilización de fósforo, y la actividad enzimática de procesos como hidrólisis de almidón y proteínas (Fig. 33).

Adicionalmente, al observar la ubicación en la figura de los puntos que representan las zonas estudiadas en las distintas épocas de muestreo (Fig. 33) es evidente que existe un gradiente de condiciones físicoquímicas que diferencian a cada zona en las diferentes épocas del año.

Durante la fase de sequía (T1), la zona MAX se ubica en el tercer cuadrante de los ejes canónicos, donde se puede observar que estuvo más influenciada por el contenido de humedad que las demás zonas del gradiente; seguida por la zona MED que está definida por mayor contenido de nutrientes (Ct, Pt y Nt) y finalmente las zonas MIN y NF muy cercanas por ser más parecidas entre sí (cuarto cuadrante).

En la entrada de lluvias (T2), se observa que la zona MAX se ubica en el cuarto cuadrante, un punto muy alejado del que representa la misma zona en T1. Esto indica el cambio de las condiciones del suelo. En T2, en las zonas MAX y MED se incrementa el contenido de carbono orgánico total, mientras que las zonas MIN y NF siguen muy similares entre sí ubicándose en el primer cuadrante, diferentes a las zonas MAX y MED (Fig. 33).

Finalmente, durante la fase inundada (T3), el porcentaje de humedad es la variable que define el gradiente de inundación, observándose que las zonas MAX y MED en T3 se ubicaron en el segundo cuadrante, y las zonas MIN y NF se separaron, indicando que la humedad del suelo influyó de forma distinta en estas zonas (Fig. 33).

4.5. Discusión

El suelo es un sistema complejo en el cual los diferentes elementos bióticos y abióticos están relacionados entre sí y definen el comportamiento del sistema en un tiempo dado. En las planicies de inundación, el suelo está sometido a pulsos de inundación periódicos que modifican las condiciones físicoquímicas y microbiológicas del mismo en una dinámica espacio-temporal bastante particular.

Las diferencias en la topografía son muy ligeras, pero se traducen en un gradiente textural determinado por el incremento en el contenido de arenas desde la zona MAX más cercana al cauce del río hacia la zona NF más elevada topográficamente, lo que indica que las zonas MIN y NF son mejor drenadas que MAX y MED (Tabla 8). Este gradiente de textura en el suelo origina consecuentemente gradientes de humedad del suelo y en el contenido de nutrientes.

El gradiente de textura observado es producto de la secuencia de deposición de sedimentos en el gradiente topográfico de la planicie de inundación, en el cual los sedimentos gruesos son arrastrados por el avance de las aguas de inundación y depositados en las zonas más alejadas al cauce del río, mientras que los sedimentos finos son depositados por suspensión en las zonas más bajas adyacentes al canal (Allen, 1970; Miller *et al.*, 2001).

Los resultados muestran que el suelo de la planicie de inundación del río Mapire es bastante ácido ($\text{pH} < 5$), particularmente en las zonas MAX y MED, lo cual se atribuye a la concentración de Al^{+3} y H^+ intercambiables ya que estas iones son la principal fuente de acidez en el suelo (Brady y Weil, 2002).

Este aspecto está relacionado con la composición mineralógica del suelo de la planicie de inundación, pues, está constituido principalmente por arcillas

de tipo caolinita $[Al_2Si_2O_5(OH)_4]$ (Dezzeo *et al.*, 2000). La estructura de este aluminosilicato es atacada por los iones H^+ cuando éstos son adsorbidos en la superficie de las arcillas, liberando aluminio soluble en el proceso de hidrólisis (Adams, 1995; Brady y Weil, 2002), explicando la correlación positiva entre el aluminio intercambiable y el contenido de humedad.

Asimismo, la materia orgánica también constituye una fuente de acidez en el suelo, debido a que posee numerosos grupos ácidos a partir de los cuales se disocian iones H^+ (Stevenson, 1986, Brady y Weil, 2002). Adicionalmente, los ácidos orgánicos producto del metabolismo microbiano (ácido carbónico, carboxílico, fenólico, etc.) tienden a disminuir el pH (Alexander, 1980).

Estos aspectos explican los resultados obtenidos, puesto que la mayor concentración de iones H^+ se determinó en la zona MED, la cual presentó además la más alta concentración de carbono orgánico (Fig. 31). Sin embargo, se observó que durante la inundación hubo un ligero incremento en el pH de los suelos estudiados, atribuible a los cambios en el potencial redox en el suelo y a la reducción de Fe(III) a Fe (II) (Ponnamperuma, 1972).

Es de hacer notar que las zonas MIN y NF presentaron mayor concentración de Ca^{+2} y Mg^{+2} lo cual coincide con la baja concentración de H^+ (Fig. 32), ya que este ión interfiere con la adsorción de estos cationes (Brady y Weil, 2002). Igualmente, en las zonas MAX y MED se determinaron concentraciones bajas de estos iones (Fig. 32), lo cual se atribuye al elevado contenido de carbono orgánico, debido a que la materia orgánica del suelo forma complejos solubles con estos cationes, facilitando su pérdida por escorrentía (Adams, 1995).

En los bosques inundables son muy importantes los flujos horizontales desde y hacia el río (Neiff, 2004). Es relevante destacar que el aumento del pH observado en T3 parece estar asociado con la disminución del carbono orgánico

del suelo, tendencia que sugiere que en T2 se inició el proceso de mineralización de materia orgánica (Fig. 32).

De acuerdo con los resultados obtenidos, se encontró que el contenido de fósforo está relacionado con el contenido de materia orgánica (Fig. 32), particularmente en las zonas MAX y MED donde se registraron las mayores concentraciones de P, lo cual coincide con lo reportado por Fassbender y Bonermisza (1987) quienes establecen que en el trópico las mayores concentraciones de fósforo total están relacionadas con alto contenido de arcilla y materia orgánica.

Resulta interesante el hecho que no se encontraran diferencias significativas en la concentración de P en las tres épocas de muestreo (Tabla 9, Fig. 31), lo cual parece indicar que el balance de P en el suelo no sólo está asociado con la mineralización a partir de la materia orgánica, sino que otros procesos podrían estar involucrados en la dinámica de este elemento.

Chacón *et al.* (2004) sugieren que durante la inundación puede ocurrir liberación de P a partir del pool geoquímico por reducción microbiana de Fe(III) de los minerales. Esta podría ser una explicación satisfactoria para este aspecto, ya que se conoce que además de caolinita, el suelo estudiado contiene minerales como goetita [FeO₂H] y hematita [Fe₂O₃] (Dezzeo *et al.*, 2000).

En este sentido, la correlación positiva encontrada entre la concentración de fósforo total en el suelo y la concentración de acidez intercambiable (Tabla 10, Fig. 32) se atribuye a la adsorción de fosfatos en la superficie de óxidos no cristalinos de aluminio (López-Hernández, 1977; Chacón *et al.*, 2005). Durante la hidrólisis y disolución de minerales de aluminio inducido por los iones H⁺ ocurre liberación de fosfatos a la solución del suelo (Baldwin y Mitchell, 2000; Brady y Weil, 2002).

El bosque inundable de Mapire tiene mecanismos muy eficientes para la captura y utilización de nutrientes (Barrios y Herrera, 1994). En este sentido, la Figura 33 muestra que la actividad de solubilización microbiana de fósforo inorgánico se activa cuando disminuye el contenido de carbono total y fósforo total, indicando que existen mecanismos a través de los cuales, los microorganismos responden a las demandas de nutrientes en determinadas épocas del año.

El hecho de que la mineralización de fósforo orgánico por parte de bacterias y hongos aislados de la planicie de inundación estuviese negativamente correlacionada con la concentración de fósforo total (Tabla 10), indica que la actividad microbiana es determinante en la dinámica del fósforo en los suelos estudiados, aún durante la inundación.

De igual forma, el que la densidad de bacterias aeróbicas y anaeróbicas no estuviese afectada por variaciones en las propiedades físicoquímicas del suelo, se atribuye a la plasticidad que tienen las bacterias para adaptarse a diferentes condiciones. Sin embargo, la densidad de hongos sí estuvo influenciada por el contenido de humedad y el contenido de carbono orgánico en el suelo (Tabla 10).

En este sentido, Alexander (1980) plantea que el número de hongos en el suelo está correlacionado positivamente con la humedad y el contenido de materia orgánica. Los hongos son microorganismos heterotróficos, razón por la cual su abundancia y diversidad es determinada por la disponibilidad de sustratos carbonados oxidables para obtener nutrientes y energía.

Por otra parte, la humedad del suelo es un factor que favorece el establecimiento y desarrollo de estos microorganismos, por tanto, si no hay agua disponible en el suelo los hongos son incapaces de catalizar reacciones bioquímicas (Paul y Clark, 1996; Morton, 2005). La humedad del suelo

también favorece la actividad de microorganismos que mineralizan fósforo y nitrógeno (Fig. 33), en cambio se correlaciona negativamente con la degradación de polímeros estructurales como celulosa, lignina y quitina.

Este aspecto aunque parezca contradictorio tiene sentido, aun cuando la disponibilidad de agua es un factor esencial para la actividad microbiana, en suelos con alto contenido de arcilla, la humedad genera microzonas anóxicas, donde la hidrólisis de estos compuestos orgánicos complejos se hace ineficiente (Wagner y Wolf, 2005).

Los mayores valores de nitrógeno total fueron encontrados en las zonas MAX y MED, debido a que en estas zonas la cantidad de materia orgánica es mayor. Además el nitrógeno inorgánico en este tipo de suelos es menos susceptible a la pérdida por escorrentía respecto a suelos más arenosos debido a la adsorción en las arcillas (Paul y Clark, 1996).

La utilización de compuestos nitrogenados está relacionada con la disponibilidad de N (Fig. 33). Se determinó que la actividad de ureasas que indica mineralización de nitrógeno orgánico está estrechamente vinculada con la concentración de este elemento.

De igual forma, se observó que el uso de peptonas como fuente de energía (carbohidrato generado durante la hidrólisis de péptidos) está estrechamente relacionado con el contenido de nitrógeno, mientras que la hidrólisis de proteínas está correlacionada negativamente con N_t .

Los ciclos de nitrógeno y fósforo están determinados por las relaciones C:N y C:P, ya que las enzimas extracelulares responsables de la hidrólisis de compuestos orgánicos son inducibles (Alexander, 1980; Stevenson, 1986). En este sentido, la mineralización de fósforo orgánico es llevada a cabo por enzimas fosfatasas y su análogo para el nitrógeno son las proteasas (Wagner y Wolf, 2005). Estas exoenzimas son sensibles a la acidez y principalmente son

inducidas por una deficiencia del sustrato en la solución del suelo (Stevenson, 1986; Silva y Basso, 1993).

Autores como Balasooriya (2008), Mentzer (2006), Bossio y Scow (1995) indican que la humedad del suelo es el factor determinante en la actividad y composición de la comunidad microbiana del suelo. Los resultados encontrados en este trabajo coinciden parcialmente con los mencionados autores.

Se pudo determinar que la humedad del suelo y el contenido de carbono orgánico total son los principales factores que determinan la actividad microbiana, sin embargo, estas variables por sí mismas no explican todos los cambios que ocurren en el gradiente de inundación. Las variables físicoquímicas del suelo afectan la actividad microbiana de forma compleja, y las comunidades microbianas responden ante los cambios en el ambiente manteniendo su actividad a lo largo del hidroperíodo.

Los resultados de este trabajo coinciden con lo reportado por Yu y Ehrenfeld (2010) quienes concluyen en su estudio que la profundidad de la lámina de agua en concordancia con otros factores del suelo determinan las diferencias en las comunidades microbianas en los humedales.

Asimismo, Lowell *et al.* (2009) reporta que la heterogeneidad del hábitat en la forma de diferencias espaciales en las propiedades químicas y el contenido de nutrientes en el suelo, determina la composición de la comunidad microbiana en las planicies de inundación.

4.6. Conclusiones

- La planicie de inundación del Río Mapire presenta un gradiente espacial de condiciones físicoquímicas determinadas principalmente por el alto contenido de arcilla en la zona topográficamente más baja (zonas MAX y MED) y arena en la zona más elevada (zonas MIN y NF).
- Las variables físicoquímicas generan un gradiente temporal de condiciones determinado principalmente por la humedad y el carbono orgánico total, y en menor medida por el fósforo total, nitrógeno total y pH.
- Las relaciones entre las diferentes variables físicoquímicas del suelo sobre las variables microbiológicas no son lineales, de lo que se deduce que la interacción entre factores bióticos y abióticos es muy compleja, y la comunidad microbiana mantiene la actividad a pesar de la heterogeneidad espacio-temporal del suelo.
- La biogeoquímica del bosque responde a cambios en la disponibilidad de nutrientes, donde la mineralización de compuestos carbonados ocurre principalmente durante la entrada de lluvias (T2), mientras que durante la fase de inundación se activan otros mecanismos de liberación de macronutrientes como solubilización de fósforo, hidrólisis mineral y activación de maquinaria enzimática como fosfatasas, amilasas, proteasas, y uso de aceptores de electrones alternativos al oxígeno para satisfacer las demandas de nutrientes y energía.

CAPÍTULO III

PARTICIPACIÓN DE LA COMUNIDAD MICROBIANA EN LA BIOGEOQUÍMICA DEL BOSQUE INUNDABLE

5.1. Resumen

Durante la época lluviosa, la desembocadura del Río Mapire se transforma en un sistema complejo de planicie de inundación debido al aumento del nivel de agua en este río como consecuencia del efecto de represamiento causado por el Río Orinoco. En esa región, el bosque ribereño presenta zonas con intensidad de inundación variable, y diferencias espaciales en la textura del suelo y contenido de humedad como consecuencia del gradiente topográfico en sentido perpendicular al cauce del río. Este trabajo estuvo orientado a determinar el papel que juegan los microorganismos del suelo en los procesos biogeoquímicos que ocurren a lo largo del gradiente de inundación. Las muestras se colectaron en tres épocas del año (sequía, inicio de lluvias e inundación) siguiendo un muestreo sistemático en 4 puntos del gradiente, definidos por la intensidad de la inundación: zona máxima inundación (MAX); zona de inundación media (MED); zona de mínima inundación (MIN) y zona nunca inundada (NF). Se determinaron parámetros fisicoquímicos (carbono soluble y de la fracción ligera, nitrato, amonio, fósforo disponible e iones ferrosos) y grupos microbianos de interés (bacterias metanogénicas, nitratadoras, sulfatoreductoras y ferrosas). Los aspectos fisicoquímicos y microbiológicos se asociaron con los ciclos biogeoquímicos del carbono, nitrógeno y fósforo a través de correlaciones lineales y análisis de componentes principales (CP). Los resultados indican que la biogeoquímica del bosque está regulada por factores que influyen en la actividad microbiana. Se encontró que en la estructura comunitaria se establecen procesos sucesionales como respuesta a la disponibilidad de sustratos para la mineralización. El ciclo del nitrógeno no estuvo afectado por la inundación, sin embargo, la nitrificación podría haber sido limitada por la acidez del suelo. En todas las épocas del año la disponibilidad de fósforo en el suelo estuvo predominantemente determinada por la solubilización microbiana y la mineralización. Se concluye que la interacción entre los ciclos es bastante compleja y está determinada por las relaciones entre los grupos funcionales de la comunidad microbiana.

5.2. Introducción

El término ciclos biogeoquímicos está referido a la circulación de un elemento por varios estados de oxidación en el ambiente, es decir, los movimientos cíclicos que forman los elementos debido a la actividad de organismos vivos en el estrato geológico y que incluyen un cambio químico (Paul y Clark, 1996). La importancia ecológica de estos procesos se puede enfocar en la disponibilidad de nutrientes para los niveles tróficos superiores.

En general, la actividad microbiana y los procesos que conllevan a transformaciones geoquímicas pueden agruparse en dos categorías principales: a) Mineralización, se refiere a la conversión de una forma orgánica de un elemento a su estado inorgánico y b) Inmovilización, consiste en la conversión de un elemento o nutriente inorgánico a un compuesto orgánico complejo como resultado de la asimilación del elemento por la célula microbiana (Alexander, 1980).

Desde un punto de vista ecológico, la mineralización significa que los microorganismos disminuyen la complejidad bioquímica del ecosistema, ya que un compuesto orgánico puede ser *mineralizado* hasta sus elementos constituyentes; mientras que la inmovilización incrementa su complejidad. Ambos procesos combinados constituyen un ciclo biogeoquímico (Alexander, 1980; Atlas y Bartha, 2002).

La descomposición de la materia orgánica en el suelo es el proceso principal que da inicio a los ciclos biogeoquímicos. La materia orgánica constituye la fracción del suelo que incluye tanto organismos vivos (biomasa microbiana) como residuos muertos de animales y vegetales en diferentes estados de descomposición y sustancias sintetizadas microbiológicamente y/o químicamente (Brady y Weil, 2002; Carballas, 2004).

En tal sentido, es muy compleja y está constituida por un amplio rango de compuestos químicos carbonados, tales como: carbohidratos, fenoles, monómeros y dímeros de lignina, alcanos y alquenos, ácidos grasos saturados e insaturados, n-alquil mono, di y tri ésteres, n-alquil bencenos, metil naftalenos, metil fenantrenos y compuestos diversos de nitrógeno como aminoácidos, péptidos, proteínas, aminoazúcares, amidas, aminas, ácidos nucleicos, entre otros (Carballas, 2004).

En la materia orgánica pueden identificarse dos compartimientos que de acuerdo con su composición, presentan dinámicas muy particulares. Dichos compartimientos han sido identificarlos como fracción activa (biomasa microbiana), fracción lenta (fracción ligera) y fracción pasiva (materia orgánica humificada) (Sollins *et al.* 1984).

A través de la mineralización de las fracciones activas y lentas de la materia orgánica se reciclan los nutrientes tales como nitrógeno, fósforo, azufre y dióxido de carbono esenciales para las plantas y los microorganismos (Montagnini y Jordan, 2002); destacando la importancia del proceso de descomposición realizado por la microbiota del suelo, como un proceso clave en el funcionamiento del ecosistema.

De esta forma, la actividad microbiana constituye un vínculo de unión entre los procesos de producción primaria y secundaria, propiciando la reintroducción de compuestos inorgánicos en el sistema y produciendo biomasa microbiana susceptible a servir como alimento a organismos detritívoros (Álvarez, 2005).

En este sentido, este capítulo tiene como objetivo identificar en líneas generales, los procesos biogeoquímicos en los cuales participan los microorganismos bacterianos y fúngicos aislados en el gradiente de inundación en las distintas épocas del año.

5.3. Materiales y Métodos

Las muestras fueron secadas a temperatura ambiente, tamizadas (mesh 10) y homogeneizadas a fin de tomar una fracción representativa para los diferentes análisis (Fig. 34).

5.3.1. Análisis fisicoquímicos del suelo

5.3.1.1. Carbono soluble

El carbono soluble (Cs) se determinó por el método de oxidación húmeda (Walkley y Black, 1934). Se tomó una muestra de 10 g de suelo y se agitó con 15 ml de agua destilada, posteriormente se tomó una alícuota de 10 ml a la cual se añadió 0,49 g de $K_2Cr_2O_7$ y 20 ml de H_2SO_4 concentrado, finalmente se tituló con solución ferrosa 0,5N. La concentración de Cs se expresa en g Cs/kg de suelo.

5.3.1.2. Fracción ligera de la materia orgánica

La fracción ligera de la materia orgánica se determinó mediante separación física utilizando agua como medio de separación (Anderson e Ingram, 1993). Para ello se tomaron 250 g de suelo y se colocó en un envase con 1 litro de agua destilada, se agitó vigorosamente durante 15 min y se recogió la fracción orgánica por diferencia de densidad. El carbono de la fracción ligera (C_{fl}) se cuantificó por el método de oxidación completa (Walkley y Black, 1934). La concentración de C_{fl} se expresa en g C_{fl} /kg de suelo.

5.3.1.3. Nitrato

El ión nitrato (NO_3^-) se extrajo con una solución de $CaCl_2$ 0,01M (Anderson e Ingram, 1993). El nitrato se cuantificó por colorimetría mediante la técnica de nitración con ácido salicílico al 5% (p/v) en ácido sulfúrico concentrado y se determinó la absorbancia a 410 nm en solución básica de

NaOH 4M (Keeney y Nelson, 1982). La concentración de amonio se expresa como mg NO_3^- /kg de suelo.

5.3.1.4. Amonio

El amonio (NH_4^+) se extrajo con una solución de CaCl_2 0,01M (Anderson e Ingram, 1993) y se cuantificó por colorimetría. El amonio en solución es tratado en medio básico con salicilato de sodio y nitropusiato de sodio para desarrollar el color y se agrega sal sódica hidratada del ácido dicloroisocianídrico para prevenir la precipitación de los hidróxidos (Verdouw, 1978). Se determinó la absorbancia a 690 nm. La concentración de amonio se expresa en mg NH_4^+ /kg de suelo.

5.3.1.5. Fósforo disponible

El fósforo disponible o fósforo lábil del suelo se extrajo utilizando una resina de intercambio aniónico (Tiessen y Moir, 1993). El fosfato en las resinas se desorbió con una solución de H_2SO_4 0,1M y se determinó colorimétricamente por método de molibdato-ácido ascórbico según Murphy y Riley (1962). La concentración de fósforo disponible se expresa como mg $\text{PO}_4^{=}$ /kg de suelo.

5.3.1.6. Iones ferrosos

Los iones de Fe(II) se extrajeron con solución de HCl 0,5N (Chao y Zhou, 1983) y se cuantificaron mediante el método colorimétrico de la ferrozina (Stookey, 1970). En este método las formas oxidadas de hierro disponibles para reducción microbiana son reducidas a Fe(II) utilizando hidrocloreuro de hidroxilamina en medio ácido (Lovley y Phillips, 1987). Se determinó la absorbancia a 562 nm y la concentración de Fe(II) se expresa en mg Fe(II)/kg de suelo.

5.3.2. Análisis microbiológico

Se estimó la densidad de bacterias sulfatoreductoras, bacterias metanogénicas, bacterias reductoras de hierro y nitradoras, mediante la técnica del número más probable (NMP) en serie de 5 tubos.

Para los inóculos, las bacterias del suelo se activaron en medio líquido utilizando solución salina (NaCl 0,85%). Se tomó una alícuota de 50 g de suelo en 450 ml de solución salina y se agitó durante 8h a temperatura ambiente. A partir de esta solución se tomaron las alícuotas para la determinación de NMP.

5.3.2.1. Densidad de bacterias metanogénicas

Para determinar la densidad de bacterias metanogénicas mediante la técnica de NMP se utilizó medio de cultivo base para anaerobios el cual contiene los siguientes componentes (g/l): 10 ml de solución de oligoelementos (Baltch *et al.*, 1979), 1 g de cloruro de amonio, 0,3 g de fosfato dipotásico, 0,3 g de fosfato potásico, 0,2 g de cloruro de magnesio, 2 g de cloruro de sodio, 0,1 g de cloruro de calcio, 0,1 g de cloruro de potasio, 1 g de extracto de levadura y 1 g de peptona (Ravott *et al.*, 1995). Este medio base se colocó en tubos de ensayo a razón de 9 ml por tubo.

Con el fin de detectar la presencia de bacterias metanogénicas, el medio descrito anteriormente se suplementó con acetato de sodio al 15% colocando tubos Durham invertidos y una capa de 3 mm de parafina estéril para generar condiciones de anaerobiosis. Los tubos de ensayo se incubaron a temperatura ambiente durante 60 días. La formación de gas en los tubos Durham indica formación de metano a partir del acetato (Fernández *et al.*, 2006).

5.3.2.2. Densidad de bacterias nitradoras

La densidad de bacterias nitradoras se determinó mediante la técnica de NMP, empleando el medio para nitradoras descrito por Garassini (1962).

El medio de cultivo contiene (g/l) 0,5 g de sulfato de amonio, 1 g de carbonato de calcio y 50 ml de una solución de sales (por cada litro: 5 g de fosfato dipotásico, 2,5 g de sulfato de magnesio, 2,5 g de cloruro de sodio, 0,05 g de sulfato ferroso, 0,05 g de sulfato de manganeso y 2,5 g de carbonato de calcio) en 950 ml de agua destilada. Los tubos fueron incubados durante 21 días a temperatura ambiente. La presencia de nitratos en el medio se determinó agregando difenilamina sulfúrica (coloración azul).

5.3.2.3. Densidad de bacterias reductoras de hierro

La cuantificación de bacterias ferrosas se realizó igualmente a través de la técnica de NMP, utilizando el medio base para anaerobios (Ravott *et al.*, 1995), suplementado con acetato de sodio al 15% y citrato de hierro al 10%. Se colocó una capa de 3 mm de parafina para generar condiciones de anaerobiosis y los tubos de ensayo se incubaron durante 30 días a temperatura ambiente. La reducción del Fe(III) a Fe(II) en el medio se determinó por el cambio de coloración de amarillo a transparente (Fernández *et al.*, 2006).

5.3.2.4. Densidad de bacterias sulfatoreductoras

La densidad de bacterias sulfatoreductoras (BSR) se determinó por NMP utilizando una modificación del método de Baars (1930). El medio de cultivo utilizado se preparó disolviendo los siguientes componentes en agua destilada (g/litro): 0,5 g de fosfato dipotásico, 1 g de cloruro de amonio, 0,5 g de cloruro de calcio, 0,5 g sulfato de sodio, 2 g de sulfato de magnesio y 5 g de lactato de sodio al 50%. A esta solución se le agregó solución ferrosa ((NH₄)₂SO₄.FeSO₄.6H₂O) al 1% en una proporción de 5 ml por cada 100 ml de medio. Los tubos de ensayo se incubaron en oscuridad y a temperatura ambiente durante 14 días. La presencia de BSR se detectó por la precipitación de sulfuro ferroso (FeS) color negro.

5.3.2.5. Actividad sulfatoreductora de las bacterias aisladas

La capacidad de reducir sulfatos de las bacterias heterotróficas aeróbicas y anaeróbicas aisladas se determinó utilizando Agar Kliger (MacFaddin, 2004), en el cual la reducción de sulfato se determinó por la formación en el medio de un precipitado de FeS. Se expresa como frecuencia relativa (N° cepas positivas a la prueba respecto al total de cepas).

5.3.3. Análisis Estadístico

Se realizaron análisis de varianza de dos vías (ANOVA) y test de Tukey (HSD, $\alpha = 0,05$) como prueba a posteriori para determinar diferencias entre las medias de las variables fisicoquímicas en las diferentes zonas del gradiente y épocas del año. La prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis fue utilizada para aquellos datos que no cumplieron con los supuestos del ANOVA. Se realizaron correlaciones lineares simples con una significación del 5% con la finalidad de determinar la influencia de las variables fisicoquímicas del suelo sobre los parámetros de actividad microbológica.

Adicionalmente, se realizaron análisis de componentes principales (PCA) basados en una matriz de correlación, como técnica de ordenación que relacionó las variables químicas y microbiológicas vinculadas a cada ciclo biogeoquímico en el gradiente de inundación en las diferentes épocas de muestreo. Para los análisis se utilizaron el paquete estadístico STATISTICA 7.0 (StatSoft Inc. 2004) y PAST (Hammer y Harper, 2001).

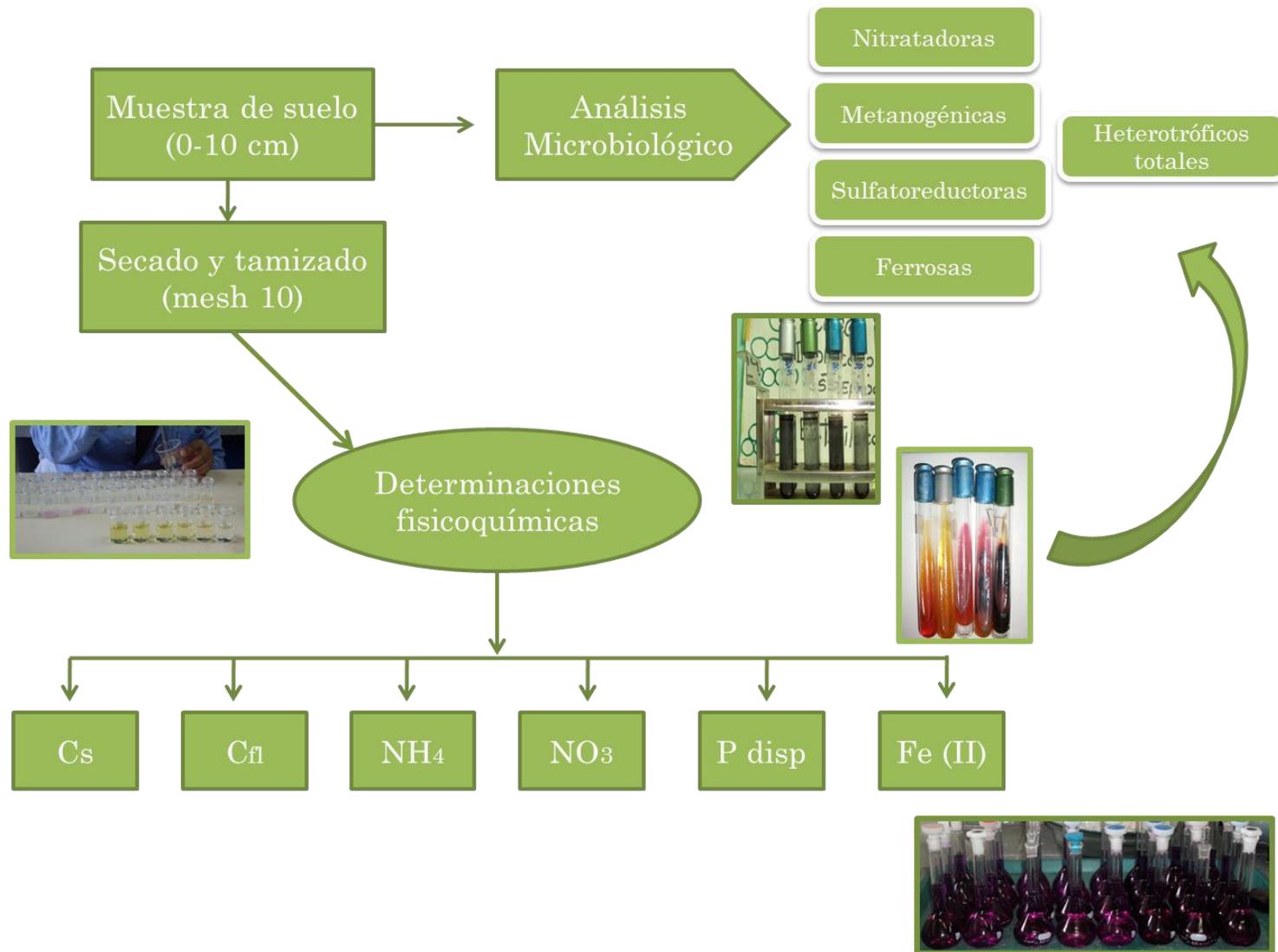


Fig. 34. Esquema metodológico para relacionar aspectos biogeoquímicos en el gradiente de inundación

5.4. Resultados

5.4.1. Análisis fisicoquímico del suelo

La Tabla 11 muestra la variación espacial de los parámetros fisicoquímicos determinados en el gradiente de inundación para las diferentes épocas de muestreo. Adicionalmente, la Figura 35 representa la dinámica temporal de dichos parámetros en cada una de las zonas del gradiente estudiadas.

5.4.1.1. Carbono soluble

Durante sequía (T1) el C_s presentó valores más bajos en la zona MAX respecto a las zonas MED ($p=0,031730$), MIN ($p=0,004049$) y NF ($p=0,00159$). En la época de inicio de lluvias (T2) la mayor concentración de C_s se determinó en la zona MIN y la más baja la zona MAX ($p=0,002771$). En inundación (T3) el carbono soluble fue más heterogéneo espacialmente, encontrándose la mayor concentración en las zonas MED y MIN respecto a la zona MAX ($p=0,004049$) y NF ($p=0,000143$).

La Figura 35 muestra que en T2 hubo la mayor concentración en las zonas MAX ($p=0,045299$) y MIN ($p=0,03173$) respecto a T1, mientras que en las zonas MED y NF no se registraron diferencias ($p>0,05$). En T3 la concentración de C_s fue similar a T1, salvo en la zona NF donde se determinó que el C_s presentó valores más bajos ($p=0,000145$).

5.4.1.2. Carbono de la fracción ligera

En T1 la zona MAX presentó la mayor cantidad de carbono de la fracción ligera respecto a las demás zonas del gradiente ($p<0,05$; Tabla 11), mientras que en T2 las zonas MAX y MED presentaron alta concentración de C_{fl} respecto a la zona MIN ($p=0,040228$) y NF ($p=0,000906$).

Tabla 11. Dinámica de nutrientes en las diferentes zonas del suelo del gradiente de inundación

Época	Zona	C _s (g/kg)	C _n (g/kg)	N-NO ₃ (mg/kg)	N-NH ₄ (mg/kg)	P _{disp} (mg/kg)	Fe (II) (mg/kg)
T1	MAX	0,82 ± 0,12b	7,35 ± 1,82a	183,32 ± 15,28a	23,37 ± 6,13a	4,56 ± 0,71ab	35,84 ± 7,36a
	MED	1,13 ± 0,02a	3,71 ± 0,41b	157,86 ± 97,22a	6,77 ± 2,71c	6,49 ± 1,37a	15,68 ± 2,39b
	MIN	1,20 ± 0,08a	3,28 ± 1,01b	96,75 ± 20,37a	12,80 ± 2,92b	2,73 ± 0,34bc	12,44 ± 1,62b
	NF	1,24 ± 0,15a	1,63 ± 0,32b	0,00 ± 0,00b	4,75 ± 3,60c	5,81 ± 1,03ab	3,11 ± 0,33c
T2	MAX	1,12 ± 0,20b	9,27 ± 2,84ab	217,27 ± 132,82a	9,06 ± 3,07bc	16,23 ± 2,90a	32,69 ± 5,32a
	MED	1,39 ± 0,11ab	12,54 ± 7,28a	0,00 ± 0,00b	13,44 ± 1,19b	10,08 ± 0,85b	15,74 ± 2,63b
	MIN	1,51 ± 0,00a	5,08 ± 1,94b	0,00 ± 0,00b	29,78 ± 0,81 ^a	4,10 ± 1,81c	11,29 ± 2,26b
	NF	1,24 ± 0,03ab	1,74 ± 0,43bc	0,00 ± 0,00b	8,52 ± 1,82c	4,44 ± 0,34c	3,21 ± 0,20c
T3	MAX	0,91 ± 0,02b	0,87 ± 1,00a	67,90 ± 28,96c	2,76 ± 0,57 ^a	1,89 ± 0,85c	21,58 ± 4,19a
	MED	1,29 ± 0,02a	0,93 ± 0,33a	162,95 ± 71,29b	3,30 ± 0,15 ^a	8,03 ± 0,17b	14,21 ± 4,94ab
	MIN	1,02 ± 0,10ab	3,94 ± 1,41a	35,65 ± 5,09c	4,98 ± 0,74 ^a	22,79 ± 0,44a	17,34 ± 2,32ab
	NF	0,62 ± 0,10bc	1,82 ± 0,44a	585,61 ± 68,51a	9,33 ± 6,97 ^a	3,59 ± 0,51c	10,30 ± 5,28b

Media ± desviación estándar seguido de letras diferentes en la misma época indican diferencias estadísticamente significativas (ANOVA, p ≤ 0,05, n=3). T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación. MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada.

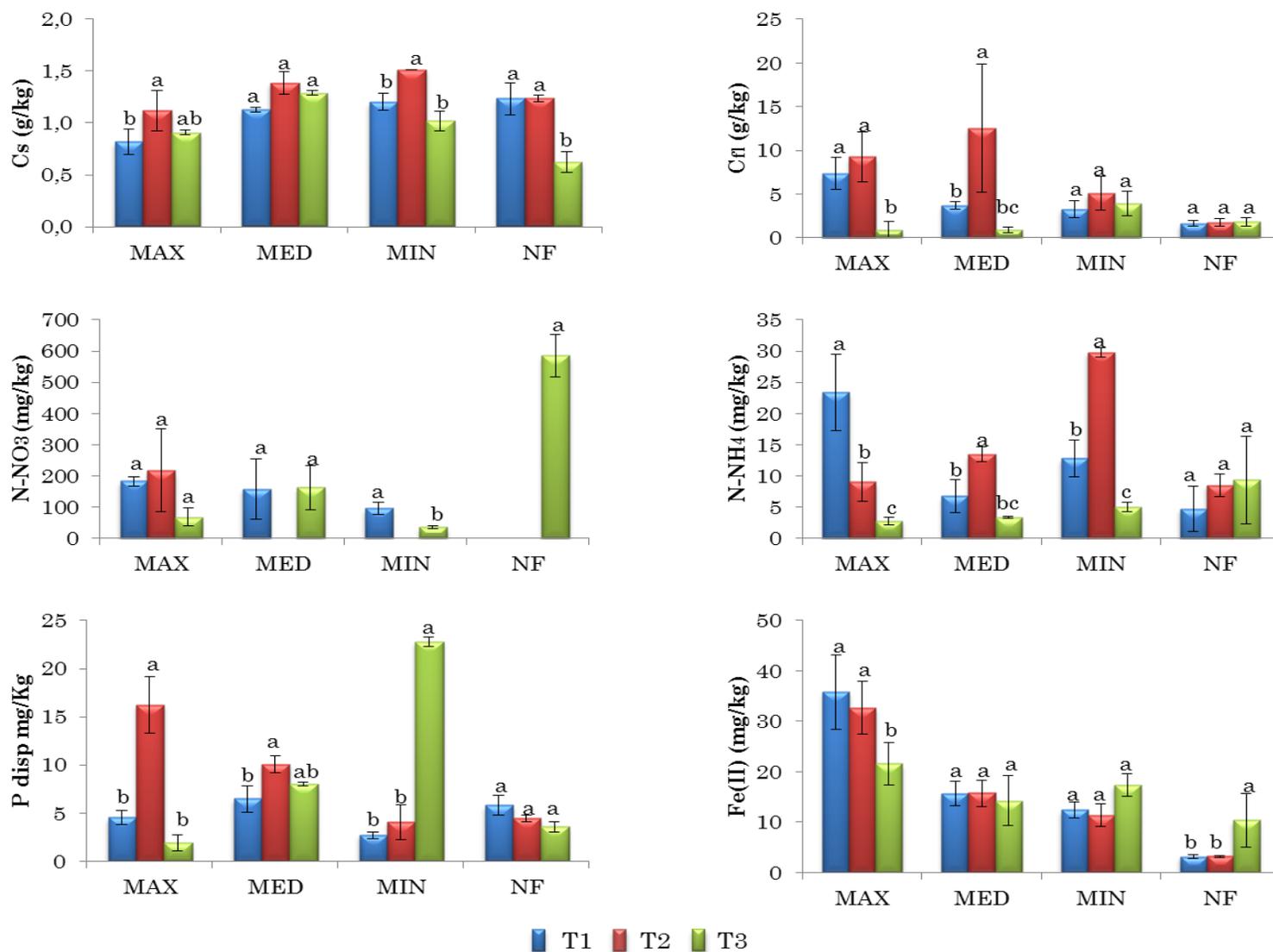


Fig. 35. Dinámica espacio-temporal de los nutrientes del suelo. Letras diferentes en la misma zona indican diferencias estadísticamente significativas (ANOVA, $p \leq 0,05$, $n=3$).

En T3 no se determinaron diferencias significativas en el contenido de C_{fl} en las diferentes zonas del gradiente de inundación (Tabla 11). Se determinó que en la zona MAX no hubo cambio en la concentración de T1 a T2 (Fig. 35), sin embargo, en T3 disminuyó el contenido de C_{fl} ($p=0,014131$).

En la zona MED hubo un incremento en el C_{fl} de T1 a T2 ($p=0,008631$), mientras que en T3 disminuyó notablemente (Fig. 35, $p=0,000411$). En las zonas MIN y NF no se determinaron cambios significativos en el contenido de C_{fl} en las diferentes épocas de muestreo.

5.4.1.3. Nitrato

El contenido de nitrato en las zonas MAX, MED y MIN no mostró diferencias significativas ($p>0,05$) en T1, mientras que en la zona NF este nutriente estuvo ausente (Tabla 11). En T2 sólo se detectó la presencia de nitrato en el suelo de la zona MAX; en cambio durante T3 la zona NF presentó la mayor concentración respecto a las zonas MAX, MED y MIN ($p=0,000143$).

En la zona MAX no hubo variaciones estacionales significativas en la concentración de nitrato en el suelo ($p>0,05$; Fig. 35). Similar comportamiento se observó en la zona MED, en la cual el nitrato estuvo ausente en T2, sin embargo la concentración de este nutriente en T1 y T3 no presentó diferencias significativas ($p>0,05$).

Igualmente, en la zona MIN el nitrato no se detectó en T2, sin embargo en T3 se determinó a concentración más baja respecto a T1 ($p=0,000143$). En NF el nitrato estuvo presente sólo en T3 (Fig. 35), en una concentración más elevada que en las demás zonas del gradiente de inundación ($p=0,000143$).

5.4.1.4. Amonio

La Tabla 11 muestra que en T1, la zona MAX presentó la mayor concentración de amonio respecto a las demás zonas del gradiente

($p=0,000143$), seguido de la zona MIN con una concentración mayor que las zonas MED ($p=0,003574$) y NF ($p=0,002708$).

En T2 las zonas MAX y NF presentaron la concentración más baja respecto a las zonas MED ($p=0,027187$) y MIN ($p=0,000143$), siendo en esta última donde se determinó la mayor concentración de amonio (Tabla 11). En T3 no se encontraron diferencias estadísticamente significativas a lo largo del gradiente de inundación ($p>0,05$).

En la zona MAX el contenido de amonio en el suelo disminuyó desde T1 a T2 ($p=0,000143$) y de T2 a T3 ($p=0,000197$) (Fig. 35), mientras que en la zona MED la concentración de amonio incrementó en T2 ($p=0,001119$) y luego disminuyó en T3 ($p=0,000143$). Igual tendencia presentó la zona MIN donde el amonio incrementó de T1 a T2 ($p=0,000143$) y luego disminuyó en T3 ($p=0,000234$). La zona NF no presentó diferencias temporales en el contenido de amonio en el suelo (Fig. 35).

5.4.1.5. Fósforo disponible

La Tabla 11 muestra que existe poca variabilidad espacial de este nutriente en T1, la zona MED presentó un contenido de P_{disp} ligeramente más elevado que la zona MIN ($p=0,030439$) pero similar al contenido de P_{disp} de las zonas MAX y NF ($p>0,05$).

Sin embargo, en T2 la tendencia fue diferente, la zona MAX presentó valores más elevados de P_{disp} respecto a la zona MED ($p=0,000212$), MIN y NF ($p=0,000143$), seguido de la zona MED que mostró concentraciones mayores que las zonas MIN ($p=0,000254$) y NF ($p=0,000422$, Tabla 11). En cambio, durante T3 la distribución del P_{disp} cambió, incrementando de la zona MAX a la zona MED ($p=0,000213$) y de MED a MIN ($p=0,000143$), disminuyendo notablemente en la zona NF ($p=0,000670$).

Se observó que en la zona MAX el P_{disp} incrementó de T1 a T2 y disminuye en T3 ($p=0,000143$); y similar tendencia se determinó en la zona MED, con incremento del P_{disp} en T2 (0,044607), concentración que se mantuvo sin cambio en T3 (Fig. 35). La zona MIN presentó valores similares de P_{disp} en T1 y T2, incrementando significativamente en T3 ($p=0,000143$), mientras que en la zona NF el contenido de P_{disp} no presentó cambios en las diferentes épocas.

5.4.1.6. Iones ferrosos

La Tabla 11 muestra en T1 un gradiente de concentración de iones ferrosos desde la zona MAX, con mayor concentración de estos iones respecto a las zonas MED ($p=0,00019$), MIN ($p=0,000145$) y NF ($p=0,000143$). Igualmente, en T2 se mantuvo la misma tendencia, con mayores valores de Fe(II) en la zona MAX, seguido de las zonas MED ($p=0,000862$), MIN ($p=0,000158$) y menor concentración en NF ($p=0,000143$).

En T3 se determinó que la zona MAX sigue manteniendo mayor contenido de iones ferrosos y la zona NF la menor concentración (Tabla 11, $p=0,02148$). Es notable en todas las épocas de muestreo las zonas MED y MIN presentaron valores similares del contenido de iones ferrosos ($p>0,05$).

No se determinaron diferencias en el contenido de iones Fe(II) en ninguna de las zonas del gradiente estudiadas en T1 y T2 (Fig. 35), sin embargo, en T3 la concentración de Fe(II) disminuyó en la zona MAX ($p=0,000798$), mientras que en la zona NF incrementó ($p=0,002314$). Las zonas MED y MIN no presentaron cambios significativos en ninguna de las épocas.

5.4.2. Análisis microbiológico

5.4.2.1. Bacterias metanogénicas

La densidad de bacterias metanogénicas heterotróficas en las diferentes zonas del gradiente de inundación se muestran en Tabla 12. Se determinó que durante T1 la zona NF presentó mayor densidad de metanogénicas respecto a la zona MAX ($p=0,00191$), mientras que en las zonas MED y MIN no se detectó presencia de estas bacterias.

Tabla 12. Densidad de bacterias metanogénicas heterotróficas en cada zona del gradiente por temporada

Zona	Densidad (NMP/ g suelo)		
	Bacterias metanogénicas		
	T1	T2	T3
MAX	60 ± 28,3 b	220 ± 28,3 c	180 ± 0 b
MED	0 ± 0 c	25200 ± 9616,7 a	40 ± 0 c
MIN	0 ± 0 c	1240 ± 0 b	300 ± 0 a
NF	150 ± 14,1 a	1240 ± 0 b	210 ± 14,1 b

Media ± desviación estándar seguido de letras diferentes en la misma columna indican diferencias estadísticamente significativas (ANOVA, $p \leq 0,05$, $n=3$). MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación.

En T2 la abundancia de metanogénicas aumentó significativamente, en todas las zonas del gradiente de inundación (Tabla 12), particularmente en la zona MED la cual presentó una densidad mayor que las demás áreas estudiadas ($p < 0,05$), seguida de las zonas MIN y NF ($p=0,000216$) y finalmente la zona MAX con la menor densidad para ésta época ($p=0,00019$).

En T3 la densidad disminuye nuevamente en las zonas MED, MIN y NF (Tabla 12; $p < 0,05$) mientras que en la zona MAX la abundancia de metanogénicas se mantiene similar a T2.

5.4.2.2. *Bacterias nitrificadoras*

Se determinó que las bacterias nitrificadoras no se expresaron en las zonas MAX y MED (Tabla 13) durante T1, mientras que la zona MIN presentó una alta densidad de nitrificadoras respecto a NF ($p=0,000173$). Durante T2 se observó un incremento en la densidad respecto a T1 (Tabla 13), excepto en la zona MIN que disminuyó significativamente ($p=0,000173$). En esta época, la zona MAX presentó la mayor densidad de nitrificadoras respecto a MED ($0,000173$), MIN ($p=0,000388$) y NF ($p=0,000173$), seguido de la zona MIN ($p=0,000173$).

Tabla 13. Densidad de bacterias nitrificadoras en cada zona del gradiente por temporada

Zona	Densidad (NMP/ g suelo)		
	Bacterias nitrificadoras		
	T1	T2	T3
MAX	0 ± 0 c	610 ± 42,4 a	40 ± 0 b
MED	0 ± 0 c	60 ± 28,3 b	40 ± 0 b
MIN	1360 ± 113,1 a	310 ± 42,4 c	10800 ± 0 a
NF	90 ± 14,1 b	100 ± 28,3 b	28 ± 20,3 b

Media ± desviación estándar seguido de letras diferentes en la misma columna indican diferencias estadísticamente significativas (ANOVA, $p \leq 0,05$; $n=3$). MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación.

Durante T3 se determinó un incremento de la densidad de nitrificadoras en la zona MIN mientras que en la zona MAX disminuyó (Tabla 13; $p=0,000173$). No se encontraron diferencias en la densidad entre las zonas MAX, MED y NF ($p>0,05$) en cambio la zona MIN presentó la mayor densidad de nitrificadoras respecto a las demás zonas del gradiente ($p=0,000173$).

5.4.2.3. *Bacterias ferrosas*

Se determinó un gradiente en la abundancia de bacterias reductoras de hierro (ferrosas) en T1 (Tabla 14), la zona MAX presentó la mayor

densidad de ferrosas que disminuyó a la zona MED ($p=0,000284$), MIN ($p=0,005293$) y NF ($p=0,000221$).

Tabla 14. Densidad de bacterias reductoras de hierro heterotróficas en cada zona del gradiente por temporada

Zona	Densidad (NMP/ g suelo)		
	Bacterias ferrosas		
	T1	T2	T3
MAX	48000 ± 0 a	5900 ± 1555,6 a	590 ± 70,7 c
MED	25200 ± 9616,7 b	600 ± 84,9 d	380 ± 56,6 c
MIN	9700 ± 1555,6 c	3900 ± 707,1 a	7000 ± 0 a
NF	740 ± 84,9 d	1640 ± 339,4 c	3000 ± 565,7 b

Media ± desviación estándar seguido de letras diferentes en la misma columna indican diferencias estadísticamente significativas (ANOVA, $p \leq 0,05$; $n=3$). MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación.

La densidad de ferrosas fue más baja en todas las zonas durante T2 (Tabla 14; $p < 0,05$), manteniéndose la zona MAX con mayor abundancia de bacterias ferrosas y la zona MED con menor densidad ($p=0,000132$). Asimismo, en T3 la densidad disminuyó en las zonas MAX y MED ($p=0,0002$), mientras que en las zonas MIN y NF incrementó la abundancia de ferrosas ($p=0,03551$), siendo estas áreas las que presentaron la mayor densidad respecto a MAX y MED ($p < 0,05$).

5.4.2.4. Bacterias sulfatoreductoras

Se observó un gradiente de abundancia de bacterias sulfatoreductoras durante T1 (Tabla 15), en el cual la zona NF presentó valores de densidad más bajos respecto a MAX ($p=0,003645$), MED ($p=0,028253$) y MIN ($p=0,000193$). Se determinó un aumento en la densidad de sulfatoreductoras en la zona MAX durante T2 ($p=0,000193$) y una disminución significativa en MIN ($p=0,000345$).

Asimismo, durante T2 se observó un gradiente de densidad que va desde la zona MAX con mayores valores de abundancia ($p < 0,05$) hasta la zona NF con menor densidad ($p = 0,000173$).

Tabla 15. Densidad de bacterias sulfatoreductoras heterotróficas en cada zona del gradiente por temporada

Zona	Densidad (NMP/ g suelo)		
	Bacterias sulfatoreductoras		
	T1	T2	T3
MAX	210 ±42,4 ab	480 ±56,6 a	90 ±14,1 c
MED	170 ±14,1 b	110 ±42,4 b	120 ±28,3 c
MIN	310 ±42,4 a	80 ±0 b	670 ±14,1 b
NF	40 ±0 c	28 ±20,3 c	32000 ±0 a

Media ± desviación estándar seguido de letras diferentes en la misma columna indican diferencias estadísticamente significativas (ANOVA, $p \leq 0,05$, $n=3$). MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación.

La tendencia es diferente en T3 (Tabla 15), en la zona MAX la densidad disminuyó significativamente ($p = 0,000173$), mientras que se determinaron incrementos importantes en la densidad de sulfatoreductoras en las zonas MIN ($p = 0,000174$) y NF ($p = 0,000069$). Espacialmente se determinó un gradiente de densidad desde la zona NF con mayores valores ($p < 0,03$) seguido de la zona MIN y menores densidades en las zonas MED y MAX.

5.4.2.5. Actividad sulfatoreductora de bacterias aisladas

Durante T1 la zona MAX presentó mayor porcentaje de bacterias capaces de reducir sulfatos, seguida de las zonas MIN y NF, la zona MED mostró la menor frecuencia. En T2 se observó un gradiente de frecuencia de la zona MAX hasta la zona MIN, encontrándose en NF un aumento en el porcentaje de bacterias sulfatoreductoras respecto a las demás zonas del gradiente. Se determinó que durante T3 que las zonas NF y MIN presentaron mayor porcentaje de bacterias sulfatoreductoras respecto a las zonas MAX y MED (Tabla 16).

Tabla 16. Actividad sulfatoreductora de bacterias aeróbicas y anaeróbicas aisladas del gradiente de inundación en cada zona del gradiente por temporada

Zona	Frecuencia relativa (%)		
	Producción de H ₂ S		
	T1	T2	T3
MAX	17	18	14
MED	8	14	5
MIN	12	12	26
NF	12	33	28

MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación.

En relación a las variaciones temporales de la frecuencia de bacterias reductoras de sulfato por cada zona, se determinó que la zona MAX presentó mayor porcentaje de estas bacterias en T1 y T2 disminuyendo en T3; mientras que la zona MED incrementó la frecuencia de estas bacterias en T2 disminuyendo nuevamente en T3. La zona MIN mantuvo igual porcentaje de bacterias reductoras de sulfatos en T1 y T2 con un incremento de la frecuencia en T3; mientras que la zona NF presentó mayor porcentaje de sulfatoreductoras en T2, con una ligera disminución en T3 (Tabla 16).

5.4.3. Aspectos biogeoquímicos

En esta sección se hace énfasis en aquellos procesos de los ciclos biogeoquímicos del carbono, nitrógeno y fósforo que ocurren en el suelo.

5.4.3.1. Ciclo del carbono

La Figura 36 representa el resultado del análisis de componentes principales que correlaciona las variables fisicoquímicas y microbiológicas vinculadas con el ciclo del carbono en el suelo. El primer componente principal (CP1) está asociado con Twn ($r=-0,88$), Qui ($r=-0,81$), Lac ($r=0,68$), C_t ($r=0,71$), C_s ($r=0,68$), Lig ($r=-0,65$) Met ($r=0,61$), Glu ($r=0,33$) y representa el 35,39% de la varianza de los datos.

En T1 las zonas MAX, MED MIN y NF se caracterizaron por presentar bajos contenidos de carbono (total, soluble y fracción ligera), sin embargo, presentaron mayor frecuencia de utilización de sustratos como celulosa, pectina, lignina, quitina y lípidos. De acuerdo al análisis, en las zonas MAX y MED se determinó mayor frecuencia de utilización de quitina y lípidos, mientras que las zonas MIN y NF se caracterizaron por mayor consumo de pectina, celulosa y lignina (Fig. 36).

Durante T2, el incremento de carbono en el suelo, particularmente en las zonas MAX y MED, favoreció el aumento de la densidad de bacterias metanogénicas, asociadas con el C_{fl} ($r=0,7$; $p=0,010602$). De igual modo, la concentración de C_s se asocia con el consumo de carbohidratos como glucosa y lactosa ($r=0,087$; $p=0,000244$) y almidón ($r=0,58$; $p=0,049866$).

Durante la inundación (T3), se determinó que la frecuencia de utilización de sustratos disminuyó. Las zonas MAX y NF se caracterizaron por presentar alta frecuencia de utilización de lípidos, mientras que en las zonas MED y MIN predominó la hidrólisis parcial de almidón (Fig. 36).

5.4.3.2. Ciclo del nitrógeno

La Figura 37 muestra la relación C:N en las diferentes zonas del gradiente de inundación. Se determinó que en T1 la zona MAX mostró la menor relación C:N y la zona NF la más alta ($p=0,027868$). Asimismo, la relación C:N incrementó de T1 a T2 en las zonas MAX ($p=0,03381$) y MIN ($p=0,04233$).

Durante T2 el valor de C:N en la zona NF fue mayor que en las demás zonas del gradiente ($p=0,019445$). Durante la época de inundación la tendencia cambió, encontrándose que la relación C:N en la zona NF disminuyó significativamente respecto a las zonas MAX, MED y MIN (Fig. 37; $p=0,03947$).

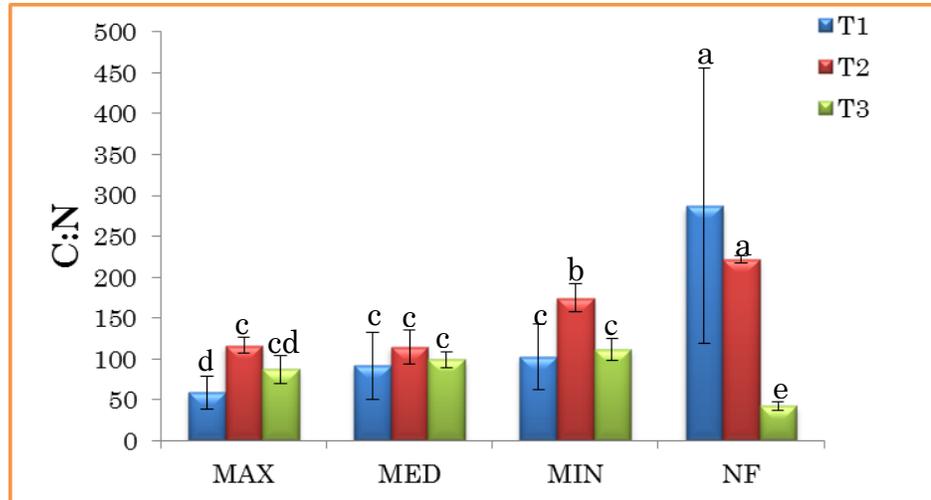


Fig. 37. Relaciones C:N del gradiente de inundación en las diferentes épocas de muestreo. Letras diferentes indican diferencias significativas.

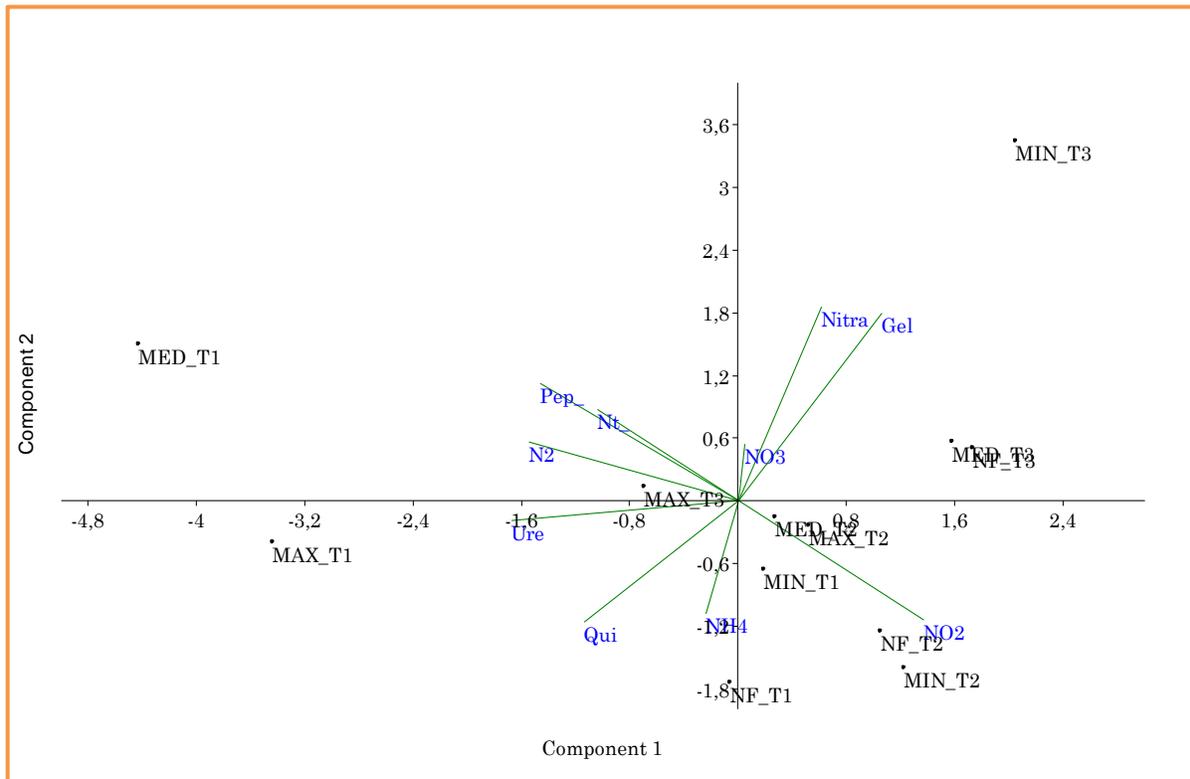


Fig. 38. Análisis de Componentes Principales de las variables fisicoquímicas y microbiológicas asociadas al ciclo del nitrógeno en el gradiente de inundación del Río Mapire (60,98% de la varianza total explicada), CP1 (40,49%) y CP2 (20,49%). MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación. N_t, nitrógeno total. NO₃, nitrato. NH₄, amonio. Nitra, densidad de bacterias nitratadoras. Pep, metabolismo de peptonas. Gel, degradación de proteínas. NO₂, reducción de nitratos a nitritos. N₂, denitrificación. Ure, mineralización de urea. Qui, degradación de quitina.

La Figura 38 representa el análisis de componentes principales de las variables fisicoquímicas y microbiológicas asociadas al ciclo del nitrógeno. El CP1 está correlacionado principalmente con Ure ($r=-0,93$), N_2 ($r=-0,86$), Pep ($r=-0,81$), NO_2 ($r=0,76$), Qui ($r=-0,63$), N_t ($r=-0,58$), Gel ($r=0,59$) y representa el 40,49% de la varianza de los datos. El CP2 está asociado con Nitra ($r=0,73$), NH_4 ($r=-0,43$), NO_3 ($r=0,21$) y al igual que el CP1 se relaciona con Gel ($r=0,71$) y Pep ($r=0,44$). El CP2 representa el 20,49% de la varianza.

El análisis de componentes principales de la Figura 38 muestra que durante T1 en la zona MAX predomina el amonio así como la alta frecuencia de hidrólisis de urea por parte de la comunidad microbiana, mientras que en la zona MED presentó mayor contenido de nitrógeno total y por ende, para esta época el uso de peptonas como fuente de carbono y la denitrificación fueron los procesos muy frecuentes.

La zona MIN se caracterizó por mayor frecuencia de reducción de nitratos a nitritos, y se diferenció de la zona NF porque esta presentó alta frecuencia de degradación de quitina y ausencia de nitrato (Fig. 38). Se determinó una correlación positiva entre el uso de peptonas y la hidrólisis de urea ($r=0,77$; $p=0,003592$) y con la denitrificación ($r=0,68$; $p=0,015481$). También se observó correlación entre la degradación de quitina con mineralización de urea ($r=0,7$; $p=0,0115$) y con el potencial de denitrificación ($r=0,58$; $p=0,0496$).

Durante T2, las zonas MAX y MED fueron muy similares, presentando alto contenido de nitrato en el suelo, mayor densidad de nitratadoras, degradación de proteínas y reducción de nitratos a nitritos (Fig. 38). Se determinó correlación lineal positiva entre la degradación de proteínas y la densidad de nitratadoras ($r=0,66$; $p=0,019494$).

Las zonas MIN y NF en cambio, se caracterizaron por presentar alto contenido de amonio en el suelo, mayor frecuencia de reducción de nitratos a nitritos, mineralización de quitina y urea respecto a las demás zonas del gradiente en esta época (Fig. 38).

La Figura 38 muestra que durante T3 el ciclo del nitrógeno en el gradiente de inundación cambia. La zona MAX presentó alto contenido de nitrógeno asociado con el metabolismo de peptonas, elevada frecuencia de denitrificación y mineralización de urea y quitina. Las zonas MED y NF se asocian con reducción de nitratos a nitritos, degradación de proteínas y alto contenido de nitratos en el suelo durante esta época, mientras que la zona MIN presentó la mayor densidad de bacterias nitratadoras, contenido de nitrato en el suelo y alta frecuencia de degradación de proteínas (Fig. 38).

5.4.3.3. *Ciclo del Fósforo*

No se determinaron diferencias significativas en los valores de C:P en las diferentes zonas durante T1 (Fig. 39). Sin embargo, durante T2 se determinó la mayor C:P en la zona NF ($p=0,02011$), mientras que en T3, la zona MAX presentó una relación C:P más baja respecto a las demás zonas del gradiente de inundación ($p=0,027868$). No se observaron variaciones importantes en la C:P con la estacionalidad, excepto en T3 donde la C:P disminuyó en la zona MAX (Fig. 39; $p=0,049661$).

Se observó que durante la fase de sequía las zonas MAX y MED presentaron valores de C:P mayores a 200 pero menores a 300, lo cual sugiere que hay un equilibrio entre mineralización e inmovilización del fósforo en estas zonas, contrario a las zonas MIN y NF que presentaron valores de C:P mayores a 300 indicando predominio de mineralización en estas zonas del gradiente.

El predominio de la inmovilización sobre la mineralización del fósforo también se observó durante la entrada de lluvias en todas las zonas del

gradiente, ya que la C:P fue superior a 300, indicando baja fertilidad en el suelo. Sin embargo, durante la inundación se determinó en la zona MAX una baja relación C:P sugiriendo mayor mineralización; las zonas MED y NF presentaron equilibrio entre los dos procesos mientras que la zona MIN indicó inmovilización predominantemente.

Debido a su influencia en el ciclo del fósforo se incorporó la actividad de bacterias reductoras de hierro y sulfatoreductoras, así como la concentración de iones de Fe(II). En el análisis de componentes principales realizado a las variables vinculadas al ciclo del fósforo (Fig. 40), el CP1 representa el 41,47% de la varianza de los datos y se asocia con P_t ($r=0,84$), P_o ($r=-0,81$), P_i ($r=-0,77$), BSR ($r=-0,66$), Al ($r=0,69$), H_2S ($r=-0,67$), Fe[III] ($r=0,51$). El CP2 se relaciona con Ferr ($r=0,82$) y P_{disp} ($r=-0,43$), y al igual que el CP1 se correlaciona con Fe[III] ($r=0,68$) representando el 20,14% de la varianza.

De acuerdo a la Figura 40 durante T1 la zona MAX se caracterizó por la mayor densidad de bacterias ferrosas y contenido de Fe(II), y se diferenció de la zona MED en que esta última presentó mayor contenido de fósforo, total y disponible. La zona MIN se ubicó cerca del origen de los componentes principales, indicando que no está relacionada con ninguna variable en particular, mientras que la zona NF se asoció con mineralización de fósforo orgánico y contenido de fósforo disponible en el suelo.

Durante T2, la zona MAX se caracterizó por mayor contenido de Fe (II), P_t y P_{disp} respecto a las zonas MED y MIN, mientras que NF se relacionó con reducción de sulfato, densidad de sulfatoreductoras, mineralización y solubilización de P. En T3 la mineralización de fósforo orgánico, la solubilización del fósforo inorgánico, la densidad de sulfatoreductoras y ferrosas y el contenido de Fe(II) caracterizaron a la zona MAX. La zona MED se correlacionó negativamente con estos procesos, en cambio se asoció con P_{disp} y P_t (Fig. 40).

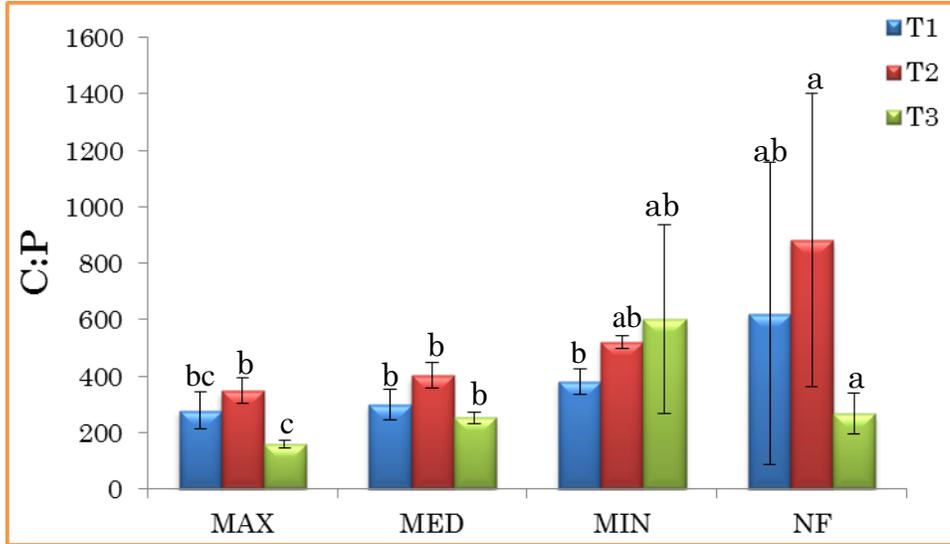


Fig. 39. Relaciones C:P del gradiente de inundación en las diferentes épocas de muestreo. Letras diferentes indican diferencias significativas.

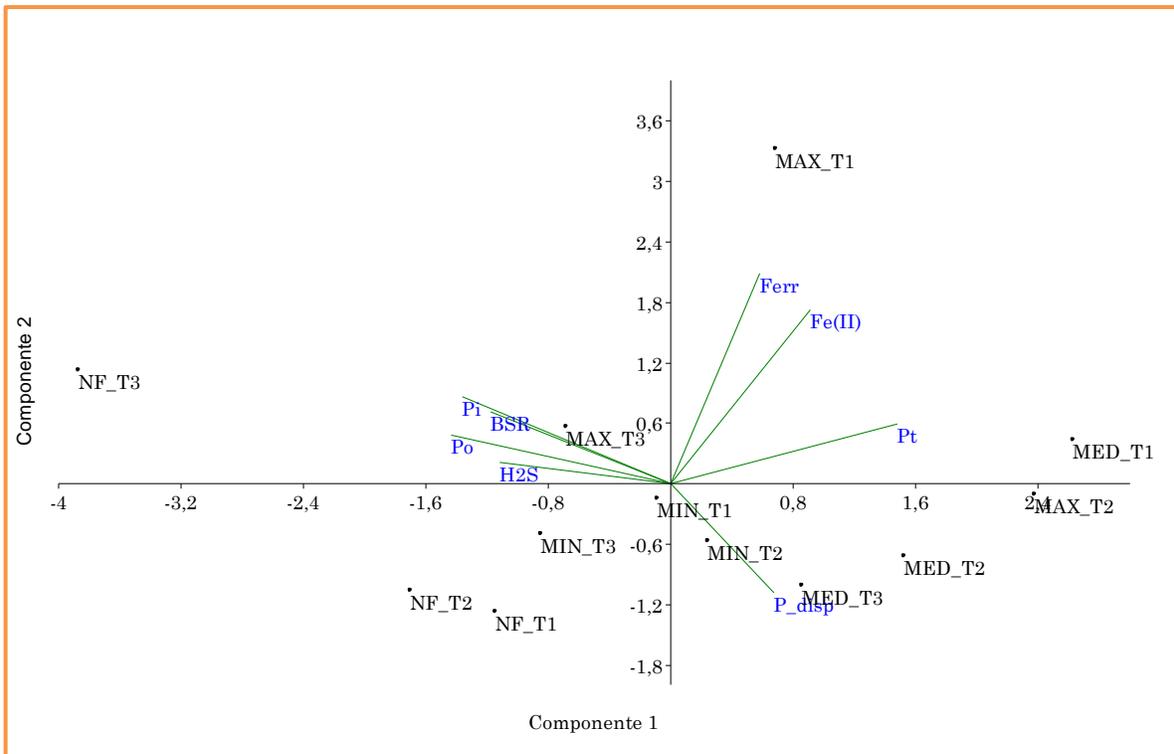


Fig. 40. Análisis de Componentes Principales de las variables fisicoquímicas y microbiológicas asociadas al ciclo del fósforo en el gradiente de inundación del Río Mapire (61,61% de la varianza total explicada), CP1 (41,47%) y CP2 (20,14%). MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación. Pt, fósforo total. P_{disp}, fósforo disponible. Fe(II), iones ferrosos. BSR, densidad de bacterias sulfatoreductoras. Ferr, densidad de bacterias ferrosas. Pi, solubilización de fosfatos. Po, mineralización de fósforo. H₂S, reducción de sulfato.

La zona MIN en T3 se caracterizó por estar relacionada con el P_{disp} así como con la frecuencia de reducción de sulfatos y mineralización de fósforo orgánico. La zona NF se correlacionó con mineralización y solubilización de fósforo, reducción de sulfato y densidad de bacterias reductoras de sulfatos (Fig. 40).

Se determinaron correlaciones positivas entre la densidad de bacterias ferrosas con la concentración de iones ferrosos ($r=0,6$; $p=0,037538$) y la densidad de bacterias sulfatoreductoras con la frecuencia de solubilización de fósforo inorgánico ($r=0,62$; $p=0,03085$).

5.4.3.4. *Interacción entre los ciclos*

Se observó que el metabolismo de algunos grupos microbianos, así como algunas propiedades fisicoquímicas del suelo puede favorecer o interferir en la actividad de otros grupos. Las Tablas 17 y 18 muestran los coeficientes de correlación lineal simple obtenidos entre las variables fisicoquímicas y microbiológicas del suelo en el gradiente de inundación, asociadas a los ciclos biogeoquímicos del carbono, fósforo y nitrógeno.

La concentración de carbono soluble esta negativamente correlacionada con la concentración de nitrato, la solubilización de fósforo y con la densidad de bacterias sulfatoreductoras. Asimismo, el metabolismo de la glucosa se correlacionó negativamente con la utilización de peptonas como fuente de carbono y energía. En cuanto a la interacción con el ciclo del nitrógeno, el metabolismo de glucosa se relacionó significativamente con la reducción de nitratos a nitritos, y se determinó correlación negativa con la mineralización de urea, la denitrificación y la densidad de bacterias ferrosas (Tabla 17).

Tabla 17. Correlación (r) entre variables asociadas a los ciclos del carbono, nitrógeno y fósforo

	C _s	C _{fl}	Met	Glu	Lac	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Twn
NO ₃	-0,74 p=0,0061	-0,13	-0,26	0,04	-0,50	0,15	-0,30	-0,18	-0,29	-0,05	0,19
NH ₄	0,23	0,44	0,13	0,12	0,38	-0,43	-0,15	0,12	0,22	0,06	-0,07
Nitra	-0,37	-0,42	-0,17	-0,04	-0,05	0,35	-0,15	-0,19	0,07	-0,14	-0,07
Pep	-0,10	-0,02	-0,11	-0,97 p=2x10 ⁻⁷	-0,60	0,16	-0,38	-0,17	0,05	0,25	0,29
Gel	0,06	-0,37	-0,10	0,09	-0,05	0,60 p=0,0372	-0,07	-0,51	-0,38	-0,38	0,00
NO ₂	-0,27	-0,08	-0,28	0,82 p=0,0011	0,36	0,02	0,39	0,12	-0,05	-0,12	0,02
N ₂	-0,18	-0,14	-0,15	-0,64 p=0,0265	-0,56	-0,23	-0,15	0,48	0,50	0,73 p=0,0066	0,34
Ure	0,23	0,18	0,11	-0,71 p=0,0098	-0,43	-0,32	-0,19	0,33	0,37	0,62 p=0,0308	0,47
P _{disp}	-0,36	0,52	-0,04	-0,11	0,04	0,64 p=0,024	0,31	-0,06	0,11	-0,13	-0,52
Fe(II)	0,23	-0,55	-0,31	-0,52	-0,52	0,22	-0,31	-0,23	-0,09	-0,05	0,02
Pi	-0,78 p=0,0027	-0,50	-0,23	-0,03	-0,61 p=0,0345	0,11	-0,38	-0,05	-0,06	0,14	0,77 p=0,0036
Po	-0,38	0,24	-0,20	0,31	-0,12	0,09	0,02	0,08	0,11	0,17	0,55
H ₂ S	-0,36	-0,21	-0,10	0,19	-0,11	-0,18	-0,47	-0,26	-0,14	-0,24	0,34
BSR	-0,64 p=0,0241	-0,41	-0,16	0,31	-0,26	-0,03	-0,39	-0,18	-0,30	-0,15	0,29
Ferr	-0,25	-0,13	-0,26	-0,67 p=0,0167	-0,49	-0,13	-0,27	0,26	0,48	0,59 p=0,045	0,32

C_s, carbono soluble. C_{fl}, carbono de la fracción ligera. Met, densidad de bacterias metanogénicas. Glu, metabolismo de glucosa. Lac, metabolismo de lactosa. a-ami, hidrólisis parcial de almidón. b-ami, hidrólisis completa de almidón. Pec, degradación de pectina. Cel, degradación de celulosa. Lig, degradación de lignina. Twn, degradación de lípidos. NO₃, nitrato. NH₄, amonio. Nitra, densidad de bacterias nitradoras. Pep, metabolismo de peptonas. Gel, degradación de proteínas. NO₂, reducción de nitratos a nitritos. N₂, denitrificación. Ure, mineralización de urea. P_{disp}, fósforo disponible. Fe(II), iones ferrosos. BSR, densidad de bacterias sulfatoreductoras. Ferr, densidad de bacterias ferrosas. Pi, solubilización de fosfatos. Po, mineralización de fósforo. H₂S, reducción de sulfato.

Tabla 18. Correlación (r) entre variables asociadas a los ciclos del nitrógeno y fósforo

	NO ₃	NH ₄	Nitra	Pep	Gel	NO ₂	N ₂	Ure	Qui
P _{disp}	-0,21	-0,46	0,60 p=0,0396	0,01	0,36	-0,22	0,00	-0,33	-0,43
Fe(II)	0,19	0,22	0,04	0,50	0,22	-0,57	0,26	0,12	0,08
Pi	0,47	-0,37	0,20	0,13	0,56	0,25	0,08	0,10	0,22
Po	0,18	0,07	0,17	-0,23	0,44	0,60 p=0,0383	-0,25	-0,15	0,06
H ₂ S	0,23	-0,05	0,34	-0,22	0,44	0,32	-0,34	-0,35	0,03
BSR	0,88 p=0,0002	-0,06	-0,10	-0,14	0,45	0,45	-0,24	-0,21	-0,11
Ferr	0,14	0,42	-0,05	0,74 p=0,0061	0,36	-0,57	0,68 p=0,0149	0,66 p=0,0206	0,48

NO₃, nitrato. NH₄, amonio. Nitra, densidad de bacterias nitratadoras. Pep, metabolismo de peptonas. Gel, degradación de proteínas. NO₂, reducción de nitratos a nitritos. N₂, denitrificación. Ure, mineralización de urea. Qui, degradación de quitina. P_{disp}, fósforo disponible. Fe(II), iones ferrosos. BSR, densidad de bacterias sulfatoreductoras. Ferr, densidad de bacterias ferrosas. Pi, solubilización de fosfatos. Po, mineralización de fósforo. H₂S, reducción de sulfato.

Asimismo, el consumo de lactosa parece estar negativamente correlacionado con la solubilización de fosfatos, mientras que la actividad de α -amilasas podría estar favorecida por el fósforo disponible y la degradación de proteínas. No se determinó interacción entre β -amilasas, degradación de pectina y celulosa con ningún otro proceso, en cambio la degradación de lignina podría favorecer la denitrificación, la mineralización de urea y la densidad de bacterias ferrosas. De igual forma, la degradación de lípidos se relaciona con la solubilización de fosfatos (Tabla 17).

En referencia a la interacción entre el ciclo del nitrógeno y el fósforo, la Tabla 18 indica que la concentración de nitratos está altamente correlacionada con la densidad de bacterias sulfatoreductoras. Asimismo, se observó que el metabolismo de peptonas se correlacionó positivamente con la densidad de bacterias ferrosas, y estas bacterias se asociaron con la mineralización de urea y la denitrificación. También se determinó correlación entre la reducción de nitratos a nitritos y la mineralización de fósforo orgánico.

5.5. Discusión

En los ecosistemas, las tasas de reciclado de nutrientes (C, N, P) son controladas a una escala global, por los microorganismos, ya sea de forma directa mediante degradación hidrolítica de compuestos orgánicos, o indirecta modificando la retención o movimientos de los nutrientes.

En este sentido, el metabolismo microbiano es crucial en los ciclos biogeoquímicos, pues, son responsables de una parte importante del metabolismo aerobio y de todo el metabolismo anaerobio. Así, los factores que regulan la abundancia, distribución, tasa de crecimiento y respiración de estos microorganismos son, en general, los factores que controlan las funciones claves del ecosistema (Cole, 1999).

5.5.1. *Ciclo del carbono*

El ciclo del carbono inicia con la fijación del CO₂ atmosférico por parte de las plantas y su transformación en biomasa vegetal. En el suelo, la descomposición de los residuos orgánicos para la mineralización de los nutrientes que serán asimilados nuevamente por los productores primarios constituye el cierre del ciclo del carbono.

En la planicie de inundación del Río Mapire existe un gradiente de condiciones fisicoquímicas que influyen en la descomposición de materia orgánica en el suelo. Bastardo (1981) establece que en suelos inundables la materia orgánica depositada en el compartimiento suelo constituye el principal reservorio de nutrientes en este tipo de ecosistemas, debido a tres factores característicos: biestacionalidad (sequía e inundación extremas), suelo mal drenado y la inexistencia de un aporte alóctono de nutrientes.

De acuerdo con Swift (1976), Stevenson (1986), Bastardo (1991) y Paul y Clark (1996), el proceso de descomposición de la materia orgánica inicia con el

metabolismo de sustratos orgánicos solubles, inmediatamente disponibles para el ataque microbiano, seguido de la utilización de productos orgánicos intermediarios de esta primera etapa, que son utilizados por una amplia variedad de microorganismos produciendo más biomasa microbiana. En la etapa final, son mineralizados los polímeros estructurales complejos, más resistentes al ataque microbiano.

Con base en los resultados obtenidos, se propone un esquema (Fig. 41) que representa la sucesión microbiana involucrada en la dinámica de descomposición de materia orgánica en la planicie de inundación del Río Mapire. Se observó que durante la sequía hay deficiencia de carbono lábil, por lo que la materia orgánica acumulada durante este período permite la expresión de gremios celulíticos, pectinolíticos, lignolíticos, quitinolíticos y lipolíticos, favoreciendo la descomposición de polímeros estructurales tal como se muestra en la Figura 36.

Una explicación para este patrón durante la sequía es que la vegetación pierde sus hojas como un mecanismo adaptativo para evitar la evapotranspiración excesiva (Fernández *et al.*, 1999) y esta hojarasca tiende a acumularse ya que déficit hídrico limita la actividad microbiana (Bastardo, 1983; Banach *et al.* 2009).

La hojarasca contiene alto contenido de compuestos estructurales que son aprovechados por aquellos grupos microbianos (bacterias y hongos) con la capacidad de utilizar estos compuestos (Smart y Jackson, 2009) y en consecuencia, ocurre predominancia de estos gremios.

Se determinó que en las zonas MIN y NF predominan los gremios celulolíticos, pectinolíticos y lignolíticos, mientras que en las zonas MAX y MED fueron más frecuentes los quitinolíticos y lipolíticos.

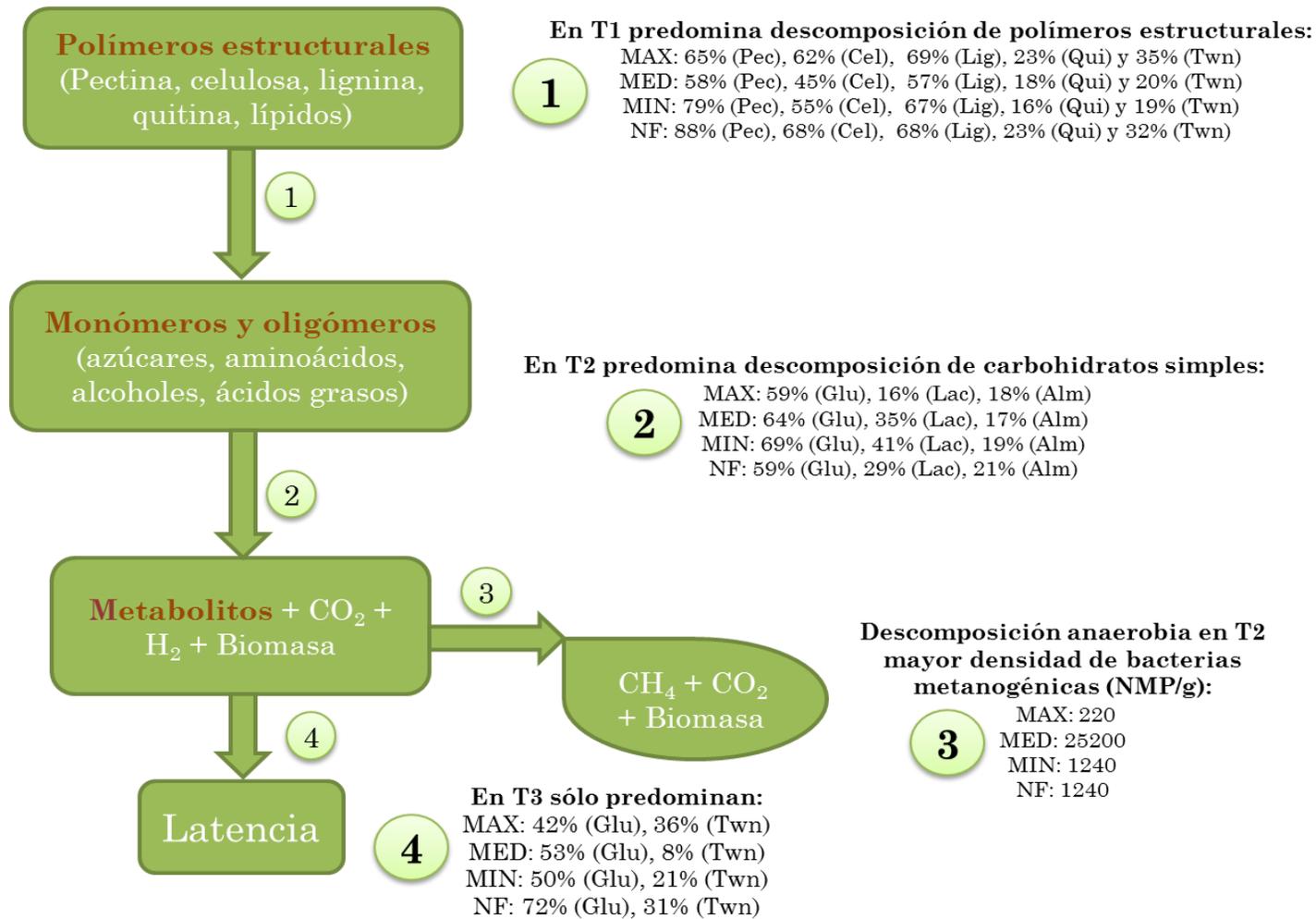


Fig. 41. Esquema que describe la dinámica de descomposición de materia orgánica en la planicie de inundación del Río Mapire. MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación.

Estas variaciones espaciales en la distribución de los gremios podrían ser consecuencia de las diferencias en la textura del suelo. Las zonas MIN y NF presentan mayor contenido de arenas y por tanto un espacio poroso en el suelo que permite mayor difusión de oxígeno, mientras que las zonas MAX y MED presentan una textura más arcillosa, lo cual influye en la disponibilidad de oxígeno y en la actividad de las exoenzimas involucradas (Alexander, 1980; Paul y Clark, 1996).

Durante la entrada de lluvias se observó un incremento de la materia orgánica (soluble y particulada), disponible para el ataque microbiano, que permitió la expresión de alta frecuencia de gremios que participan en el metabolismo de carbohidratos simples tales como glucosa, lactosa y almidón (Fig. 36).

El aumento en el contenido de carbono orgánico disponible se atribuye al incremento de la biomasa microbiana y su actividad, como consecuencia del cambio en la condición de humedad del suelo, el lavado de nutrientes de la hojarasca (Bastardo, 1991), así como lisis de células microbianas por shock osmótico producto del rehumedecimiento del suelo (Qiu y McComb, 1996; Rees *et al.*, 2006). La vegetación del bosque también incrementa su actividad, incorporando a la solución del suelo exudados radicales y hojarasca que sirven como sustrato para los microorganismos (Stoeckel y Miller-Goodman, 2001).

En cuanto al metabolismo anaeróbico (metanogénesis), se determinó que las bacterias metanogénicas estuvieron presentes en todas las zonas del gradiente, lo cual es común, ya que se ha reportado que una baja densidad de bacterias metanogénicas cultivables pueden encontrarse en suelos bien drenados (Peters y Conrad, 1995). Inesperadamente, la mayor densidad de bacterias metanogénicas se cuantificó en la entrada de lluvias (T2), y aunque no se tiene una explicación para este resultado, es importante mencionar el aspecto metodológico, pues el método utilizado en este trabajo sólo permite

detectar la presencia de un grupo de metanogénicas quimiorganotróficas (fermentativas), mientras que aquellas bacterias metanogénicas autotróficas no fueron determinadas en este estudio, y también tienen un papel relevante en el metabolismo anaeróbico en los ecosistemas de humedal.

Las bacterias metanogénicas fermentativas mantienen relaciones sintróficas con otros microorganismos, tales como bacterias heterotróficas facultativas que durante oxidación incompleta de compuestos orgánicos, liberan metabolitos intermediarios, tales como piruvato, formato, alcoholes entre otros, así como H₂ y CO₂. Adicionalmente, las bacterias acetogénicas realizan la degradación de estos metabolitos, generando al grupo acético (CH₃-COOH) como producto. El acetato es utilizado como sustrato por las metanogénicas quimiorganotróficas, y como aceptores de electrones utilizan CO₂ y H₂ (Madigan *et al.*, 2003).

En este sentido, la densidad de metanogénicas se correlacionó positivamente con la mayor acumulación de carbono disponible en el suelo ($r=0,7$); coincidiendo con lo reportado por Hornibrook *et al.* (1997) quienes establecen que la distribución espacial de bacterias metanogénicas fermentativas está determinada por la disponibilidad de carbono lábil.

Estos aspectos podrían explicar la mayor densidad de estas bacterias durante la entrada de lluvias y no durante la inundación, debido a que la lámina de agua disuelve la mayor parte del carbono soluble, interfiriendo en la actividad de heterotróficas y acetogénicas. Asimismo, durante la inundación las bacterias metanogénicas podrían ubicarse en las capas más profundas del suelo, razón por la cual pudieron ser subestimadas durante T3.

Al final del hidropériodo, se determinó que la comunidad microbiana del suelo mantiene su actividad, aunque predomina uso de carbohidratos simples y lípidos. La predominancia de estos gremios se debió posiblemente a la

liberación de estos compuestos del protoplasma durante la lisis celular en el periodo de inundación, mientras que la hidrólisis de polímeros complejos disminuyó por el exceso de humedad.

Resultados similares a este trabajo son reportados por Fierer *et al.* (2003), quienes indican que no son los pulsos de inundación los que definen la actividad microbiana, sino más bien la disponibilidad de sustratos en el suelo, debido a que la heterogeneidad de la hojarasca en el suelo garantiza variedad de sustratos para la actividad microbiana. De acuerdo con los resultados obtenidos, se propone que los pulsos de inundación determinan la disponibilidad de fuentes de carbono y esto a su vez influye en los patrones de estructuración comunitaria.

De igual forma, los procesos sucesionales que se establecen en la comunidad durante la descomposición de la materia orgánica, coinciden con lo indicado por Bastardo (1991) en estudios de dinámica de descomposición de la materia orgánica vegetal en las sabanas inundables de Mantecal, Edo. Apure. En su estudio, el autor establece que en la etapa inicial de descomposición predominan bacterias que utilizan carbohidratos solubles, luego aquellas capaces de descomponer compuestos estructurales del material vegetal (gremios celulolíticos y pectinolíticos).

En este estudio, los resultados obtenidos indican que la dinámica del carbono en el bosque inundable del Río Mapire obedece a los cambios en la disponibilidad de sustratos para los microorganismos, debido a la fluctuación de la lámina de agua y la textura del suelo.

5.5.2. *Ciclo del nitrógeno*

El ciclo del nitrógeno comprende una serie de transformaciones que involucran compuestos orgánicos, inorgánicos y volátiles. En el suelo, la mineralización de compuestos orgánicos nitrogenados genera las formas

inorgánicas que serán asimiladas como nutrientes por otros organismos y las plantas.

En otras palabras, el recambio entre las formas orgánicas e inorgánicas del nitrógeno (mineralización-inmovilización) es parte importante del ciclo del nitrógeno y es dirigida por la comunidad microbiana heterotrófica del suelo (Alexander, 1980). Así, la mineralización de nitrógeno y la nitrificación en el suelo, son de particular importancia en la regulación de los procesos del ciclo del nitrógeno en ecosistemas forestales (Barrios y Herrera, 1994).

De acuerdo a lo establecido por Yao *et al.* (1999) en la mayoría de los humedales el nitrógeno total del suelo es mejor indicador de sustancias orgánicas disponibles que el carbono total. Adicionalmente, en estudios en fertilidad de suelos se utiliza la relación C:N como indicador de la direccionalidad entre los procesos de mineralización o inmovilización del ciclo del nitrógeno. Mientras más baja es la relación C:N mayor será el grado de mineralización de materia orgánica y la calidad edáfica es alta. En cambio, una alta relación C:N sugiere baja fertilidad, hay predominio de inmovilización sobre la mineralización (Stevenson, 1986; Paul y Clark, 1996).

Las relaciones C:N determinadas en las diferentes zonas del gradiente de inundación del Río Mapire en las diferentes épocas de muestreo fueron muy elevadas, demostrando la baja fertilidad del suelo del bosque y predominio de la inmovilización de las formas inorgánicas del nitrógeno (Fig. 37).

Los elevados valores de C:N y la baja concentración de amonio en el suelo no sugieren que la mineralización no sea importante, sino más bien, indica una rápida inmovilización por parte de los microorganismos y las plantas (Rosswall, 1982). Adicionalmente, la pérdida de nitrógeno por lixiviación podría influir en los elevados valores de C:N, puesto que durante la entrada de lluvias no se detectó nitrato en las zonas MED, MIN y NF (Fig. 35).

Los valores de C:N reportados en este trabajo no coinciden con los indicados en Barrios y Herrera (1994), aunque estos autores suponen que la baja relación C:N que encontraron pudo ser producto de una sobreestimación de nitrógeno total o bien una subestimación del carbono en los suelos estudiados. Aun cuando la concentración de nitrato en el suelo en las diferentes zonas del gradiente fue mayor que la concentración de amonio, la densidad de nitrificadoras autótrofas (Tabla 13) no se correspondió con la concentración de nitrato (Tabla 11). Las bacterias nitrificadoras son organismos muy difíciles de cultivar, ya que son bacterias con requerimientos nutricionales muy particulares, razón por la cual pudieron ser subestimadas durante las determinaciones.

Diversos autores plantean que la acidez del suelo ($\text{pH} < 4$) limita de forma significativa la actividad de bacterias nitrificantes autótrofas (Stevenson, 1986), en tanto que la nitrificación heterotrófica tiene más relevancia en suelos ácidos (Rosswall, 1982; Myrold, 2005).

Por otra parte, la literatura indica que la concentración de amonio en el suelo es un factor determinante para la actividad de bacterias nitrificantes en el compartimiento suelo (Stevenson, 1986; Paul y Clark, 1996). Este aspecto explica la correlación determinada entre la densidad de bacterias nitrificadoras con la actividad proteolítica de bacterias heterotróficas, ya que las proteínas son la principal fuente de nitrógeno orgánico en el suelo y durante su degradación se libera principalmente amonio, el cual sirve de sustrato para las bacterias nitrificadoras (Atlas y Bartha, 2002; Myrold, 2005).

El hecho que la concentración de nitrato sea mayor que la de amonio se atribuye a que la inmovilización de nitrógeno en forma de nitrato por parte de los microorganismos heterotróficos y las plantas es menor que la inmovilización de amonio, ya que esta es la forma más adecuada para la síntesis de aminoácidos (Alexander, 1980; Rosswall, 1982).

Con base en el análisis de ordenación mostrado en la Figura 38, se propone un esquema que representa la participación de la comunidad microbiana heterotrófica en la dinámica del nitrógeno de la planicie de inundación del Río Mapire (Fig. 42). De acuerdo con este esquema, durante la sequía predominó la mineralización del nitrógeno orgánico, posiblemente por la acumulación de hojarasca sobre el suelo durante esta época, lo cual favorece la actividad de la comunidad microbiana heterotrófica liberando formas inorgánicas del nitrógeno.

Sin embargo, la frecuencia de bacterias denitrificantes determinada a lo largo del gradiente de inundación fue menor del 30% en sequía y más baja en entrada de lluvias e inundación. Este resultado se atribuye a que las bacterias denitrificantes son sensibles a la acidez, y el nitrato generado en la capa superficial del suelo (0-10 cm) difunde a las capas más profundas donde la disponibilidad de oxígeno es menor y se favorece más la reducción de nitrógeno (Hefting *et al.*, 2004).

Con respecto a esto último, se observó que en T1 el potencial de denitrificación se expresó sólo en las zonas MAX y MED. Este resultado se explica por la textura fina de las zonas bajas del gradiente, donde se forman micrositios anóxicos donde la demanda biológica de oxígeno sobrepasa el abastecimiento (Myrold, 2005). En estos microambientes se favorece la reducción de nitratos a N_2 debido al uso de nitrato como aceptor de electrones alternativo (Hefting *et al.*, 2004).

Al descomponerse la materia orgánica, se libera nitrógeno inorgánico en forma de amonio, el cual es sustrato para la nitrificación (Alexander, 1980), razón por la cual durante la entrada de lluvias se observó poca variabilidad en la densidad de bacterias nitrificantes autotróficas (Fig. 42).

En T1 predominó la mineralización de materia orgánica, amonificación:

- 1** MAX: 70% (Pep), 35% (Ure), 23% (Qui)
 MED: 77% (Pep), 42% (Ure), 18% (Qui)
 MIN: 24% (Pep), 19% (Ure), 16% (Qui)
 NF: 30% (Pep), 26% (Ure), 23% (Qui)

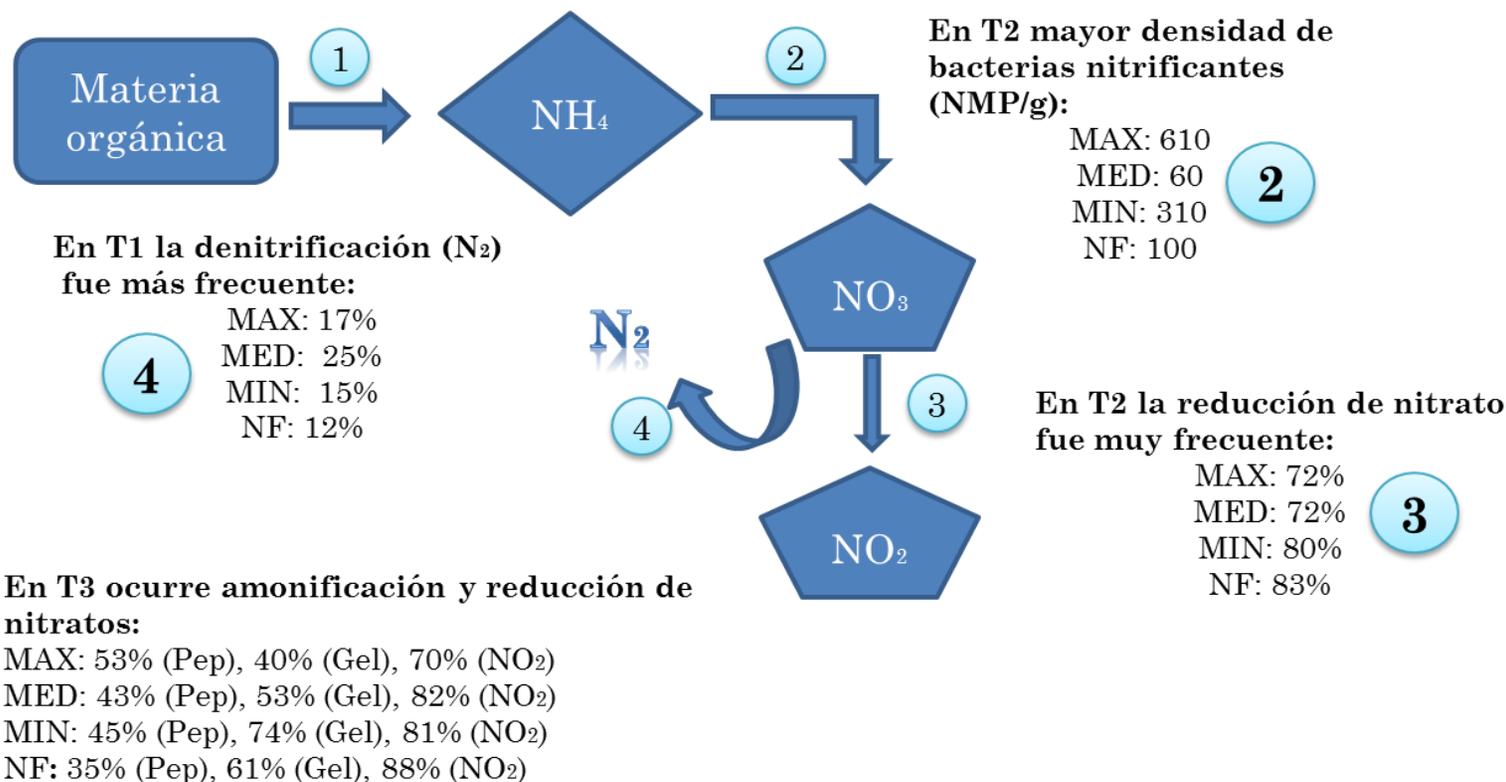


Fig. 42. Esquema que describe la dinámica del nitrógeno en la planicie de inundación del Río Mapire. MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación.

Asimismo, el incremento en la frecuencia de nitrato respiración en T2 y T3 se atribuye a que durante la entrada de lluvias se activa la descomposición acelerada de la materia orgánica en el suelo, la cual es llevada a cabo tanto por microorganismos aerobios como anaerobios, y el uso de nitrato como aceptor de electrones es un proceso que energéticamente es casi tan eficiente como el uso del oxígeno (Rosswall, 1982). Adicionalmente, el nitrito acumulado puede ser sujeto a reducción hasta amonio haciéndolo disponible para la inmovilización microbiana (Madigan *et al.*, 2003).

Sin embargo, en T3 se observó presencia de nitrato en mayor concentración que amonio, lo cual indica que aún durante la inundación existe una zona aerobia en el suelo donde la nitrificación puede ocurrir. Este resultado coincide con lo reportado por Barrios y Herrera (1994) quienes encontraron nitrificación en la capa superficial del suelo del bosque inundable (0-10 cm), y lo atribuyen al intercambio de oxígeno con la columna de agua.

De acuerdo con el esquema de la Figura 42, durante la inundación también se determinó alta frecuencia de actividad proteolítica y degradación de peptonas, indicando que la mineralización de nitrógeno no es afectada de forma significativa por el pulso de inundación, al menos en la capa superficial del suelo. Este resultado coincide con lo establecido por Myrold (2005) y Alexander (1980), quienes indican que la mineralización puede ocurrir tanto en ambientes aeróbicos como en ambientes con baja tensión de oxígeno.

Barrios y Herrera (1994) en su estudio del ciclo del nitrógeno en el bosque inundable concluyen que existe una sincronización entre la captura de nitrógeno por las plantas y la máxima tasa de nitrificación y amonificación. Esta hipótesis parece comprobarse en este trabajo, ya que se determinó que durante la entrada de lluvias la densidad de microorganismos (bacterias y hongos) incrementó significativamente, aumentando la demanda de nitrógeno.

Adicionalmente, en entrada de lluvias la producción primaria de los árboles en el bosque también incrementa (Fernández *et al.*, 1999), lo cual explica la rápida inmovilización de las formas inorgánicas del nitrógeno en esta época. Durante la inundación, la densidad microbiana así como la actividad fotosintética de las plantas no disminuye, por lo que la demanda de nitrógeno tampoco decrece, lo cual explica que la mineralización de nitrógeno orgánico y la nitrificación sigan ocurriendo bajo la lámina de agua.

De acuerdo a los resultados obtenidos, la dinámica del nitrógeno en el bosque inundable depende de diversos factores en el suelo, particularmente aquellos que afectan la actividad microbiana, tales como pH, humedad y la textura del suelo.

5.5.3. Ciclo del fósforo

Este es un ciclo sedimentario, que incluye transformaciones químicas y microbiológicas. Los microorganismos llevan a cabo un cierto número de transformaciones, tales como, alteración de la solubilidad de compuestos inorgánicos de fósforo, mineralización de compuestos orgánicos para la liberación de fósforo inorgánico y asimilación de fósforo disponible en la biomasa microbiana (Alexander, 1980).

Diversos autores indican que el fósforo es un nutriente limitante en bosques tropicales, ya que la mayor parte se encuentra adsorbido en la superficie de óxidos/hidróxidos de hierro y aluminio (López-Hernández, 1977; Parfitt, 1989). Sin embargo, en bosques estacionalmente inundables el fósforo no limita la producción primaria ya que puede ser liberado del pool geoquímico cuando el suelo es inundado (Young y Ross, 2001; Chacón *et al.*, 2008).

Si se relacionan los valores de P_t con el P_{disp} determinados en la planicie de inundación del Río Mapire, se observa que éste último es casi 20 veces más

bajo, indicando que el fósforo podría estar ocluido en la fracción mineral del suelo y/o en forma orgánica. Este aspecto coincide con lo establecido por Paul y Clark (1996) acerca de la baja concentración de fósforo disponible en la solución del suelo, debido a que su disponibilidad depende de las reacciones de fijación del ión ortofosfato con las arcillas y óxidos de hierro y aluminio, así como la inmovilización de fósforo por parte de las plantas y su retorno al suelo en la hojarasca.

De forma análoga al ciclo del nitrógeno, la relación C:P se usa como indicador del proceso predominante en el ciclo del fósforo, sea mineralización si el valor de C:P es menor a 200 e inmovilización si la C:P es mayor a 300 (Stevenson, 1986). De acuerdo a estos índices, la inmovilización parece ser el proceso dominante en el gradiente de inundación, dado que los valores de C:P fueron superiores a 300. Sólo en la zona MAX en época de inundación, se observó que la C:P fue menor a 200, indicando predominio de mineralización de P, siendo un resultado esperado si se toma en cuenta que durante la inundación el P_{disp} y el carbono total disminuyen por lavado o disolución en la columna de agua (Fierer *et al.*, 2003).

Chacón *et al.* (2008) sugieren que la inundación influye en la dinámica del fósforo en la zona más arcillosa (MAX), mientras que la zona más arenosa (MIN) no presentó variaciones con la estacionalidad. Asimismo, Chacón *et al.* (2005) proponen que el fósforo adherido a los óxidos de hierro y aluminio, es la principal fuente de fósforo disponible en el gradiente de inundación del Río Mapire y plantean que la biodisponibilidad del fósforo incrementa en las zonas bajas del gradiente, como resultado del proceso de disolución mineral de óxidos de Fe(III).

En referencia a estos aspectos y basado en los resultados de análisis de ordenación mostrado en la Figura 40, se propone un esquema que representa la

dinámica espacio-temporal del fósforo (Fig. 43). En el esquema se observa que las zonas MAX y MED presentaron un comportamiento diferente a las zonas MIN y NF respecto a los procesos que las caracteriza, debido a las diferencias en la textura del suelo entre las zonas.

Al respecto, Parfitt (1989) plantea que la capacidad de las arcillas para retener y adsorber fósforo es influenciada por su composición mineralógica, y Dezzeo *et al.* (2000) identificaron arcillas de tipo goetita y hematita en el suelo de las zonas bajas de la planicie de inundación del Río Mapire (MAX y MED), ambos tipos de arcilla son óxidos de hierro con alta afinidad por los iones ortofosfato.

De acuerdo con el esquema de la Figura 43, la hipótesis referida a la liberación de P_{disp} del pool geoquímico se cumplió en T1 y T2, pues, se observó mayor concentración de P_{disp} asociada a la reducción de Fe(III) y actividad sulfatoreductora en las zonas bajas del gradiente (Fig. 40), lo cual se atribuye a que estas zonas presentaron mayor contenido de carbono orgánico.

En este sentido, Lovley y Phillips (1987) establecen que la actividad de bacterias ferrosas es inducida por la disponibilidad de carbono, ya que durante la degradación de la materia orgánica se generan electrones que pueden ser transferidos al Fe(III), reduciéndolo durante la respiración. Al igual que la reducción de Fe(III), la reducción de sulfato también es favorecida por el contenido de materia orgánica, debido a que las bacterias sulfatoreductoras son importantes en la descomposición de compuestos orgánicos en ambientes de baja tensión de oxígeno (Stevenson, 1986; Atlas y Bartha, 2002).

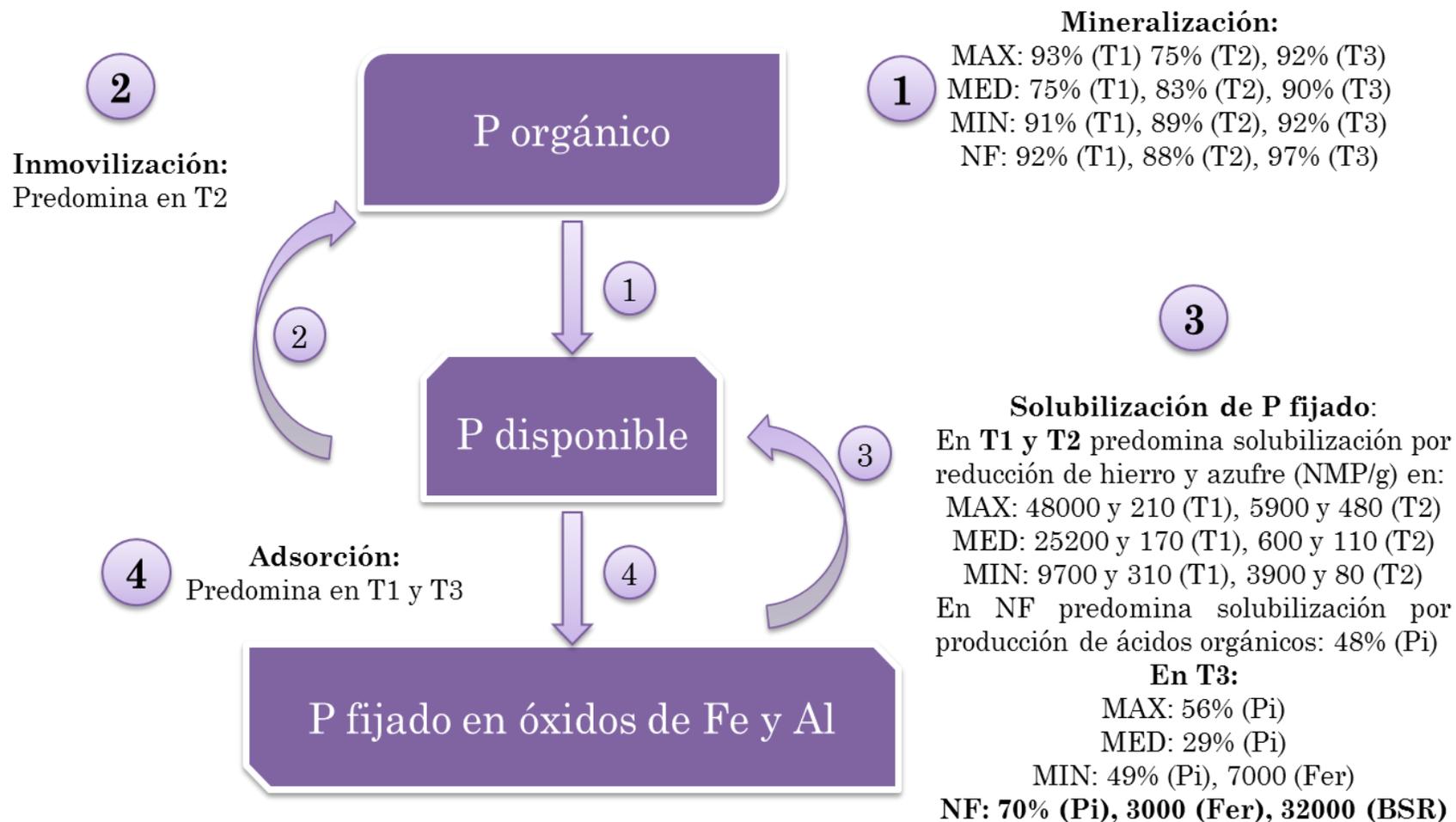


Fig. 43. Esquema que describe la dinámica del fósforo en la planicie de inundación del Río Mapire. MAX, zona máxima inundación. MED, zona de inundación media. MIN, zona de mínima inundación. NF, zona no inundada. T1, sequía. T2, inicio de lluvias. T3, inundación.

Los resultados del análisis de componentes principales (Fig. 40) muestran que la concentración de P_{disp} no está correlacionada linealmente con la reducción de sulfatos o hierro. Esto se puede explicar, porque el fosfato liberado a la solución del suelo podría estar sujeto a reacciones secundarias que enmascaran su solubilización.

El Fe(II) producido por la reducción de los óxidos férricos puede experimentar transformaciones químicas, como por ejemplo, los oxihidróxidos férricos pueden ser reducidos a un complejo coloidal de hidróxido ferroso (Ponnamperuma, 1972). Esta reacción podría afectar la concentración de P en solución, ya que el complejo formado tiene una mayor área de superficie que el compuesto férrico original, incrementando la capacidad de adsorción de P (Holdford y Patrick, 1979).

Durante la época lluviosa (T3) la zona MAX presentó baja concentración de P_{disp} respecto a las otras zonas del gradiente, atribuyéndose esta concentración a que gran parte del fósforo disponible podría haber sido disuelto en la lámina de agua. De acuerdo con los resultados obtenidos, la concentración de P_{disp} en la zona MAX está asociado no sólo a la reducción de Fe(III) de las arcillas, sino también a la mineralización de fósforo orgánico y la reducción de SO_4^- , tal como se muestra en la Figura 40.

El fósforo orgánico puede ser mineralizado como subproducto durante la descomposición de la materia orgánica o por la acción de exoenzimas específicas (fosfatasas) que son reguladas por la demanda de este nutriente (Stevenson, 1986; Paul y Clark, 1996). En suelos ácidos, enzimas inespecíficas denominadas fosfatasas ácidas catalizan la ruptura hidrolítica del fósforo orgánico del enlace éster (C-O-P) (Nannipieri *et al.*, 1983).

En este trabajo la hidrólisis de inositol hexafosfato (fitina) por las bacterias y hongos aislados de las diferentes zonas del gradiente de inundación

se utilizó como indicador del potencial de mineralización de fósforo orgánico en el suelo. En los suelos forestales, la mayor parte del P orgánico proviene de restos vegetales en forma de inositol hexafosfato, ya que éste compuesto sirve a las células vegetales como molécula de almacenamiento de nutrientes minerales (P, Mg, K, Ca, Mn, Ba y Fe) en hojas, tallos y semillas (Alexander, 1980).

Entonces, la mineralización convierte el inositol hexafosfato a ortofosfatos disponibles en la solución del suelo. Este proceso está mediado por enzimas de tipo fosfatasas, que son exoenzimas producidas por microorganismos si la disponibilidad de P es baja (inducibles) y son liberadas a la solución del suelo (Stevenson, 1986).

Los resultados indican que la mineralización de fósforo orgánico no es afectada por la estacionalidad, aunque Stevenson (1986) establece que la alternancia entre rehumedecimiento y secado en el suelo incrementa la mineralización de fósforo orgánico. Sin embargo, se observó que durante T2 la frecuencia de utilización de inositol es más baja respecto a T1 y T3, particularmente en las zonas MED y MIN; atribuible a una inhibición de la actividad de la fosfatasa, debido a que estas zonas presentaron para esta época una concentración de P_{disp} más elevada respecto a las otras zonas.

Respecto a la mineralización de P orgánico en el bosque inundable, Chacón *et al.* (2005) determinaron la actividad de fosfatasas ácidas (APA) en diferentes zonas del gradiente durante sequía, encontrando que diversos factores afectan la actividad enzimática en las diferentes zonas. Los resultados de este trabajo no son comparables con los de estos autores, sin embargo, sí se demostró que la actividad de la fosfatasa podría estar regulada principalmente por la deficiencia de fósforo disponible en el suelo.

Asimismo, la Figura 43 muestra que en la zona NF el P_{disp} proviene predominantemente de la solubilización de fósforo inorgánico, por actividad de bacterias sulfatoreductoras y a través de la producción de ácidos inorgánicos. Con respecto a este último proceso, la solubilización ocurre durante la fermentación de la materia orgánica, en cuyo proceso se producen ácidos de bajo peso molecular que acidifican los alrededores de la célula incrementando la solubilidad del fosfato (Rashid *et al.*, 2004). Muchos microorganismos heterotróficos presentan esta capacidad, solubilizando el ion ortofosfato unido a los minerales del suelo mediante la producción de ácidos orgánicos tales como ácido glucónico, cítrico, oxálico, láctico, succínico, entre otros (Pikovskaya, 1948).

Otro mecanismo por el cual los ácidos orgánicos actúan es por competencia con el fósforo por los sitios de adsorción cuando se encuentran en su forma aniónica, modificando la carga superficial del adsorbente liberando el fósforo asociado (Rodríguez y Fraga, 1999). En muchos casos el ácido forma complejos con los iones metálicos (Ca^{+2} , Fe^{+3} y Al^{+3}) dejando de PO_4^{2-} libre (Rashid *et al.*, 2004).

La baja concentración de ion ortofosfato durante T3 en la solución del suelo en las zonas no inundadas, puede atribuirse a su pérdida por lixiviación debido a las precipitaciones durante esta época y/o la rápida inmovilización por las plantas y los microorganismos, ya que este proceso predomina en todas las zonas del gradiente para esta época.

En resumen, la dinámica espacio-temporal del fósforo en el suelo de la planicie de inundación del Río Mapire depende de la interacción de procesos microbiológicos que permiten la liberación de fosfato a partir de las fracciones mineral y orgánica del suelo.

5.5.4. Interacción entre los ciclos de C, N y P

Los resultados ponen en evidencia interacciones entre los diferentes procesos microbianos, lo cual define la variabilidad espacial y temporal de los mismos en el gradiente de inundación. En este sentido, el ciclo del carbono, particularmente la descomposición de materia orgánica, está estrechamente relacionado con los procesos del ciclo del nitrógeno y del fósforo.

Se encontró que el contenido de carbono soluble se correlaciona negativamente con la concentración de nitrato en el suelo (Tabla 17), lo cual coincide con lo reportado por Sollins *et al.* (1984), quienes establecen que los cambios en los sustratos carbonados del suelo pueden influir en la dinámica del nitrógeno inorgánico debido a la importancia del carbono lábil en la inmovilización de N.

De igual manera, los cambios en el contenido de carbono lábil interfieren en procesos tales como solubilización de fósforo inorgánico y sulfatorreducción, ya que tanto la solubilización de fósforo inorgánico como el uso de sulfato como aceptor de electrones en la respiración ocurren durante la hidrólisis de compuestos orgánicos (Madigan *et al.*, 2003; Rashid *et al.*, 2004).

Asimismo, la solubilización de fósforo inorgánico está estrechamente vinculada con la degradación de lípidos, lo cual se atribuye a que durante la descomposición de compuestos lipídicos en el suelo se producen ácidos grasos que favorecen el mecanismo de solubilización de P (Rashid *et al.*, 2004).

La correlación negativa entre el uso de peptonas y el uso de carbohidratos tiene una explicación bioquímica; debido a que la utilización de peptonas como fuente de carbono ocurre cuando hay una deficiencia de carbohidratos disponibles (Madigan *et al.*, 2003). En este sentido, Schimel (1986) establece que una disminución en el carbono disponible podría explicar un rápido recambio de N y su pérdida por denitrificación. Esto se pone en

evidencia en las correlaciones negativas entre el metabolismo de glucosa con la degradación de urea y el potencial de denitrificación determinados en este trabajo (Tabla 17).

De igual manera, la hidrólisis de polímeros orgánicos, tales como celulosa y lignina requiere de una maquinaria enzimática compleja, la cual depende de la disponibilidad de nutrientes esenciales (N y P) para la síntesis de material celular. Así, la degradación de lignina es llevada a cabo por un conjunto de enzimas, entre las cuales están las peroxidasas cuya síntesis es promovida por limitación de nitrógeno, por lo que la degradación de lignina parece tener como objetivo principal el acceso a los componentes nitrogenados de la madera (Schlegel, 1993).

Este aspecto podría explicar la correlación de la degradación de lignina con procesos del ciclo del nitrógeno tales como actividad de ureasas y reducción de nitrato. La relación entre la degradación de lignina con la densidad de bacterias ferrosas se atribuye a que el Fe(II) producido por estas bacterias podría ser utilizado como cofactor de las peroxidasas durante la depolimerización de la lignina (Goodell, 2003), ya que el ión metálico permite a la enzima atacar enlaces C-H altamente estables (Schlegel, 1993).

En cuanto al ciclo del fósforo, Alexander (1980) establece que la mineralización de fósforo es más rápida en condiciones que favorecen la amonificación, lo cual podría explicar la correlación entre Po y la reducción de nitratos a nitritos (Tabla 18), ya que el nitrito en ambientes ácidos es reducido rápidamente a amonio por vía asimilatoria (Schlegel, 1993; Madigan *et al.*, 2003).

Asimismo, la correlación entre la densidad de nitratadoras y el fósforo disponible es un resultado esperado, ya que la limitación de fósforo interfiere en la nitrificación (Rosswall, 1982). De igual forma, la concentración de nitrato

en el suelo estuvo vinculada con la densidad de bacterias sulfatoreductoras (Tabla 18), el cual es un efecto inesperado, debido a que la sulfato-reducción, específicamente el H_2S , inhibe la nitrificación (Joye y Hollibaugh, 1995). Sin embargo, esta correlación podría atribuirse a la condición ácida de los suelos estudiados, donde la nitrificación heterotrófica tiene gran relevancia, y no hay evidencia de influencia del H_2S en este proceso.

Asimismo, la densidad de bacterias ferrosas estuvo correlacionada con la hidrólisis de urea, el metabolismo de peptonas y la reducción de nitratos, atribuible al papel de los compuestos orgánicos como donadores de electrones durante la respiración de estas bacterias (Alexander, 1980; Lovley y Phillips, 1986).

Estas interacciones entre los ciclos del carbono, nitrógeno y fósforo revelan la complejidad de los diferentes procesos químicos y microbiológicos que se llevan a cabo en el sistema suelo, los cuales son claves para el funcionamiento del ecosistema.

5.6. Conclusiones

- La textura del suelo y la fluctuación de la lámina de agua definen la dinámica del carbono, generando patrones espacio-temporales en el contenido de carbono total, soluble y de la fracción ligera.
- La disponibilidad de sustratos carbonados en las diferentes épocas genera cambios sucesionales en la comunidad microbiana heterotrófica del suelo que son determinantes en el proceso de descomposición de la materia orgánica.
- El metabolismo anaeróbico (sulfatorreducción, reducción férrica y metanogénesis) en el suelo de la planicie de inundación juega un papel relevante en la descomposición de materia orgánica a lo largo del año y podría estar influenciado por la disponibilidad de carbono lábil.
- El ciclo del nitrógeno no es afectado de forma significativa por la inundación, más bien está regulado por los factores que afectan la actividad microbiana, tales como disponibilidad de sustratos y la textura del suelo.
- La nitrificación heterotrófica parece tener especial relevancia en este sistema, debido a que la nitrificación autotrófica podría estar limitada por la condición de acidez en el suelo.
- La inmovilización de amonio por la comunidad microbiana podría ser mayor que la inmovilización de nitrato, ya que el amonio es una forma más apropiada para la síntesis de proteínas, además, como un mecanismo de conservación de nitrógeno, la acumulación de nitritos durante la respiración anaeróbica, promovería la reducción hasta amonio por vía asimilatoria.
- La actividad enzimática involucrada en la mineralización de fósforo en la planicie de inundación parece estar regulada por la

disponibilidad de este elemento en el suelo y no por la fluctuación de la lámina de agua.

- La solubilización de fósforo por reducción férrica y sulfatorreducción es determinada por la disponibilidad de sustratos orgánicos, mientras que la solubilización a través producción de ácidos orgánicos garantiza la disponibilidad de fósforo durante la inundación.
- El ciclaje de carbono y nitrógeno en el bosque inundable depende de la descomposición de la hojarasca, mientras que el ciclaje de fósforo está asociado tanto a la materia orgánica como a la solubilización mineral de este elemento.
- La ocurrencia de los diferentes procesos que involucran la movilización de nutrientes en el bosque inundable depende de la interacción entre los diferentes grupos funcionales en la comunidad, lo que conlleva a una compleja relación entre los diferentes ciclos biogeoquímicos.

6. CONSIDERACIONES FINALES

El funcionamiento de un ecosistema depende de la interacción de los factores bióticos y abióticos, por lo tanto, procesos tales como productividad primaria y biogeoquímica en ecosistemas terrestres y acuáticos dependen en última instancia del crecimiento y muerte de poblaciones microbianas o de las enzimas endógenas y exógenas que éstas producen (Tiedje *et al.*, 1999).

En este sentido, este trabajo abordó la caracterización espacio-temporal de la estructura funcional de las comunidades microbianas asociadas a la planicie de inundación del Río Mapire, estableciendo relaciones entre la actividad fúngica y bacteriana con los diferentes parámetros fisicoquímicos del suelo y la dinámica de nutrientes de este ecosistema de humedal. Basado en las hipótesis planteadas, este apartado integra los resultados más significativos discutidos en los tres capítulos que estructuran el estudio.

La caracterización del suelo permite afirmar que la planicie de inundación constituye un mosaico edáfico, en el cual existen una gran cantidad de nichos diferentes que favorecen el establecimiento de una gran variedad de microorganismos cuya distribución depende de las condiciones fisicoquímicas y la disponibilidad de sustratos.

Este mosaico edáfico está caracterizado por un gradiente de fertilidad, el cual es consecuencia de la acidez del suelo, que afecta la movilización de nutrientes tales como calcio, magnesio, potasio, nitrógeno y, principalmente fósforo, cuya dinámica depende de la disolución de complejos minerales de hierro y aluminio, proceso estrechamente relacionado con el potencial redox en la solución del suelo (López-Hernández, 1977). Asimismo, la acidez del suelo interfiere en la actividad de ciertos grupos microbianos, como las bacterias nitrificadoras autotróficas, las cuales son muy sensibles al pH del medio, y en consecuencia se afecta la movilización de nitrógeno.

En referencia a este gradiente edáfico, Rosales (1988) determinó que los cambios en la fertilidad del suelo definen el tipo de vegetación que se establece, identificando en el gradiente de inundación dos tipos de vegetación, *várzea* e *igapó*, caracterizadas por mayor y menor fertilidad respectivamente. El gradiente de inundación correspondiente al área de estudio pertenece al bosque de igapó, por tanto, la baja fertilidad del suelo y el carácter oligotrófico de las aguas de inundación (Vegas-Vilarrúbia y Herrera, 1993) hacen de la planicie de inundación del Río Mapire un ecosistema que podría considerarse como un sistema cerrado, sin entradas ni salidas importantes, ya que la cantidad de sedimentos transportada por el Río Mapire aun en épocas de descarga alta es muy baja tal como sugieren los resultados de Vegas-Vilarrúbia (1988).

En otras palabras, los nutrientes son reciclados constantemente, ya que entran al suelo en forma de hojarasca senescente durante la época seca, las plantas pierden sus hojas debido al estrés hídrico como un mecanismo adaptativo de la vegetación para evitar la excesiva transpiración foliar (Fernández *et al.*, 1999). Esta hojarasca es descompuesta por la comunidad microbiana del suelo, siendo gran parte de estos nutrientes incorporados nuevamente a las plantas para la formación de hojas nuevas durante la entrada de lluvias.

Asimismo la vegetación de la zona muestra adaptaciones morfológicas para sobrevivir a la época de inundación prolongada, presentando en las ramas raíces adventicias, que permiten la respiración de la planta en aquellas zonas donde la duración de la inundación es mayor (Rosales, 1988). Esta estrategia de evasión para la inundación desarrollada por la vegetación podría tener influencia en la comunidad microbiana del suelo, ya que la respiración de la planta, así como su metabolismo (fotosíntesis) no se detiene durante la época lluviosa (Fernández *et al.*, 1999).

Autores tales como Stoeckel y Miller-Goodman (2001), Gutknecht *et al.* (2006), Balasooriya *et al.* (2008) y Yu y Ehrenfeld (2010) establecen que la vegetación es uno de los factores que influyen en la estructura de la comunidad microbiana. De esta manera, los exudados radicales así como el carbono soluble proveniente del agua de inundación, podrían ser una fuente de carbono factible para los microorganismos que habitan las cercanías de la raíz (Stoeckel y Miller-Goodman, 2001; Gutknecht *et al.*, 2006). Esta podría ser una explicación satisfactoria para el hecho de que aún bajo la lámina de agua exista alta diversidad funcional microbiana y los procesos biogeoquímicos sigan ocurriendo.

Los resultados obtenidos en este trabajo apoyan la hipótesis planteada, al demostrar que la hidrología y la disponibilidad de fuentes de carbono son las variables abióticas que más influyen en los patrones de estructuración comunitaria. Esta conclusión concuerda con lo planteado por Mentzer *et al.* (2006) quienes establecen que la respuesta de las comunidades microbianas a los cambios en la hidrología de los humedales depende de la disponibilidad de nutrientes. De igual manera, Unger *et al.* (2009) concluyeron que la inundación afecta la disponibilidad de nutrientes y fuentes de carbono, influyendo directamente sobre la estructura de la comunidad microbiana del suelo.

Existen controversias en este aspecto, en este sentido autores como Fierer *et al.* (2003) en estudios de diversidad microbiana en suelos sometidos inundación, concluyeron que la disponibilidad de fuentes de carbono y no la anaerobiosis es la causa de los cambios en los patrones de estructuración comunitaria, mientras que Bossio *et al.* (2006) establecen en su estudio que la condición de aireación y no la disponibilidad de carbono *per se* fue responsable de los cambios en la estructura comunitaria.

En la planicie de inundación del río Mapire el suelo en las zonas bajas es de textura arcillosa, lo cual favorece una rápida saturación del suelo y la

formación de microambientes anóxicos (Qiu y McComb, 1996) que permiten el establecimiento y actividad de microorganismos anaeróbicos (bacterias heterotróficas, levaduras y bacterias metanogénicas, ferrosas, etc.) previo a la época de inundación. En este sentido, los resultados de esta investigación apoyan lo establecido por Davidsson *et al.* (1997) que el régimen hidrológico es un factor clave el cual influye en la condición de aireación del suelo en los humedales.

Adicionalmente, la textura fina del suelo en las zonas más bajas del gradiente de inundación permite mayor retención de materia orgánica (Langer y Rinklebe, 2009). Esto favorece la actividad de organismos saprófitos y por esta razón se consideró que la mayor diversidad fúngica determinada durante la época seca en las zonas MAX y MED, estuvo asociada al elevado contenido de materia orgánica lábil en estas zonas.

Sin embargo, durante el inicio de lluvias, el proceso de descomposición de materia orgánica se acelera, y la rápida saturación del suelo en las zonas bajas dificulta la difusión de oxígeno (Miller *et al.*, 2001), y como consecuencia se incrementa el uso de aceptores de electrones alternativos, por ejemplo, reducción de nitratos a nitritos por la comunidad bacteriana para satisfacer la demanda de energía durante la respiración.

En relación a esto último, Chenu y Stotzky (2002) sugieren que grupos microbianos adaptados a valores extremos de potencial hídrico en suelos, pueden persistir protegidos en biopelículas en los agregados del suelo o en partículas de arcilla. Este aspecto podría ser aplicable a la condición de inundación, y explicar que la actividad de microorganismos aeróbicos tales como bacterias nitrificadoras y hongos filamentosos no se detenga totalmente durante esta época del año.

El enfoque es por tanto multivariado; por un lado está la fluctuación anual de la lámina de agua sobre el suelo, la cual influye en las condiciones de aireación debido a la textura del suelo, y por otro lado, está la disponibilidad de sustratos que son fuente de carbono y energía para la actividad microbiana. En relación con este último aspecto, una de las hipótesis de este trabajo planteó que la disponibilidad de materia orgánica es el factor que dirige el ciclaje de nutrientes en este ecosistema y determina la diversidad funcional.

Basado en estudios de descomposición microbiana, Bastardo (1991) sugiere que la utilización de un determinado sustrato por los microorganismos conduce a un proceso sucesional que depende de la capacidad para atacar este sustrato, y está relacionado con la actividad enzimática y la afinidad al mismo. Este planteamiento sustenta los resultados encontrados en este trabajo, ya que se determinó que ocurren cambios sucesionales en la comunidad microbiana, los cuales fueron dependientes del tipo sustrato disponible en el suelo.

Tal como se mencionó anteriormente, durante la sequía ocurre acumulación de hojarasca senescente, la cual actúa como fuente primaria de sustratos solubles, ya que con las primeras lluvias ocurre lavado del mantillo liberando sustratos de alto valor calórico (Bastardo, 1991) que son utilizados por los microorganismos para procesos metabólicos y de crecimiento.

La sucesión inicia con el establecimiento de bacterias y hongos capaces de utilizar compuestos solubles como azúcares y proteínas, seguido de gremios que utilizan los compuestos estructurales de la materia orgánica. Los resultados obtenidos indican que en la comunidad existe complementariedad de funciones entre los diversos grupos microbianos estudiados, bacterias aeróbicas, anaeróbicas y hongos, cuya distribución de gremios es influenciada directamente por la disponibilidad de sustratos en el suelo.

Así, la degradación de compuestos estructurales de la materia orgánica tales como celulosa, lignina y pectina fue realizada principalmente por bacterias anaeróbicas y hongos, mientras que la degradación de quitina fue llevada a cabo en su totalidad por bacterias aeróbicas y hongos filamentosos, mientras que la degradación de carbohidratos solubles fue más frecuente en bacterias anaeróbicas, y las bacterias aeróbicas fueron más eficientes en degradar proteínas y lípidos.

La disponibilidad de sustratos también es influenciada por el ambiente fisicoquímico del suelo y la disponibilidad de agua (Bastardo, 1991; Unger *et al.*, 2009; Lowell *et al.*, 2009). El estrés hídrico ya sea por déficit o exceso determina la expresión de ciertos grupos microbianos, lo cual se refleja en los patrones de estructuración comunitaria. Por esta razón, el comportamiento de los microorganismos fue diferente en cada zona del gradiente estudiado, ya que las variables fisicoquímicas generan efectos distintos sobre los componentes de la comunidad.

Sin embargo, el funcionamiento general del ecosistema depende de procesos puntuales en los cuales intervienen los microorganismos, en otras palabras, de su diversidad funcional. De acuerdo con la hipótesis planteada, se esperaba mayor diversidad funcional en las zonas intermedias del gradiente respecto a los extremos, no obstante, los resultados obtenidos no apoyan esta hipótesis.

Durante la sequía, la comunidad microbiana, constituida por bacterias aeróbicas, anaeróbicas y hongos, presentó una diversidad funcional más elevada en la zona MAX respecto a las demás zonas del gradiente, en tanto que durante la entrada de lluvias el índice de diversidad funcional fue mayor en la zona MIN. Finalmente durante la inundación, la zona MAX nuevamente presentó mayor diversidad funcional.

La diversidad funcional de la comunidad microbiana parece responder a la condición oligotrófica del medio, así como a la variación de la humedad del suelo en las diferentes épocas de año. Al igual que la comunidad vegetal, en aquellas áreas de menor fertilidad y más propensas a déficits hídricos en época de sequía (por ejemplo, la zona NF) y, por otro lado, impredecibles en términos de la duración de cortos períodos de inundación (por ejemplo, la zona MIN), son áreas de baja diversidad (Rosales, 1988) y como consecuencia, la diversidad microbiana muestra la misma tendencia.

Rosales (1988) y Barrios y Herrera (1994) plantean que la fluctuación de la sequía y la inundación es más estable en la zona más baja de gradiente (zona MAX). En este trabajo se propone que el déficit hídrico en esta zona es menos intenso, ya que el nivel freático es más elevado por su cercanía al cauce del río, lo que permite que las especies tanto vegetales como microbianas desarrollen estrategias adaptativas para la evasión a la condición de inundación y baja tensión de oxígeno.

En tal sentido, la inundación no puede considerarse como un factor de perturbación del sistema, sino más bien es el conjunto de factores físicos y químicos del suelo que interactúan definiendo condiciones ambientales bajo las cuales se desarrolla la comunidad. Así, la dinámica de nutrientes es determinada por factores ambientales específicos que conjuntamente determinan la heterogeneidad espacio-temporal del sistema suelo.

Como un ejemplo de ello, la movilización de nitrógeno particularmente el proceso de nitrificación, fue afectada por la acidez del suelo y la baja tensión de oxígeno. De acuerdo con los resultados obtenidos, la concentración de nitrato en el suelo y la densidad de bacterias nitrificantes no coincidieron, indicando que el nitrato en el suelo no proviene exclusivamente de la actividad de la población de bacterias nitrificantes; sino más bien sugiere que podría estar ocurriendo

nitrificación heterotrófica, tal como lo establecen Rosswall (1982) y Paul y Clark (1996).

Por otra parte, la importancia relativa de especies vegetales de la familia Leguminosae en el bosque (De Andrade, 1998) sugiere que la fijación simbiótica de nitrógeno podría ser una entrada importante de este elemento al sistema. La fijación simbiótica, unido con la amonificación que ocurre durante la descomposición de materia orgánica podrían ser los mecanismos de movilización de nitrógeno menos afectados por los cambios estacionales del suelo y sustentarían los requerimientos del bosque inundable.

Además del nitrógeno, la disponibilidad de fósforo en este suelo es muy baja (Chacón *et al.*, 2008), sin embargo, la comunidad microbiana y vegetal presentan mecanismos que les permiten superar esta limitación. Las plantas presentan asociaciones simbióticas con hongos micorrízicos que les facilitan la captación de este elemento en el suelo (De la Rosa, 1988). De igual manera, las bacterias y los hongos del suelo presentaron capacidad de solubilizar fósforo inorgánico y mineral.

Los resultados de esta investigación muestran que la actividad de mineralización de fósforo y solubilización incrementa cuando la concentración de fósforo total es más baja. Este último aspecto es de particular relevancia en la planicie de inundación, ya que trabajos anteriores (Chacón *et al.*, 2005; 2008) han demostrado que la principal fuente de fósforo en este sistema proviene de la fracción mineral del suelo.

Asimismo, como un complemento para estas funciones propias de bacterias y hongos saprófitos, también la actividad de bacterias reductoras de hierro y sulfatoreductoras es clave, puesto que incrementan la disponibilidad de fosforo en la solución del suelo. Esta liberación de fósforo ocurre durante la descomposición de la materia orgánica, en la cual se utilizan como aceptores de

electrones iones férricos y sulfato respectivamente, liberando el fósforo adherido como consecuencia de la reducción de estos aceptores (Lovley y Phillips, 1987).

A pesar de que las condiciones fisicoquímicas del suelo, tales como acidez, estatus nutricional, y particularmente la disponibilidad de oxígeno interfieren en el establecimiento de diferentes géneros fúngicos y bacterianos, las equivalencias funcionales de tipo hongo-levadura, bacteria-hongo y bacteria-bacteria, sugieren que aunque la diversidad taxonómica disminuye, la diversidad funcional se mantiene y garantiza el ciclaje de nutrientes a lo largo del hidropériodo. Como un aspecto común en todas las zonas del gradiente, la comunidad de bacterias aeróbicas mostro mayor diversidad funcional y mayor diversidad de sustratos durante la sequía, mientras que la comunidad fúngica mostro mayor diversidad funcional durante la entrada de lluvias.

Merece la pena destacar, que la comunidad fúngica evidencia la complejidad del sistema suelo en la planicie de inundación, puesto que la expresión de géneros fúngicos cambia a lo largo del hidropériodo, particularmente en la época lluviosa, en la cual la zona MAX presentó una comunidad fúngica representada mayormente por levaduras, realizando descomposición de sustratos orgánicos y solubilización de fósforo mineral; funciones que en época seca eran llevadas a cabo por hongos filamentosos.

El análisis del componente fúngico permitió comprobar la importancia del enfoque funcional en el estudio de la ecología microbiana de un ecosistema. La evaluación de la diversidad microbiológica en suelos no solo debe estar basada en la cuantificación e identificación de los microorganismos involucrados, sino que también, se hace indispensable investigar su papel funcional, en términos de capacidades enzimáticas y procesos metabólicos.

En conclusión, el suelo de la planicie de inundación del Río Mapire presenta una heterogeneidad edáfica determinada espacialmente por variaciones en la textura del suelo y, temporalmente, por la variación estacional en el contenido de agua y de carbono. Estos factores actúan en conjunto con otros aspectos fisicoquímicos en determinar la estructura funcional de las comunidades microbianas, las cuales interactúan con otros organismos y con la vegetación, constituyendo entonces un vínculo entre producción primaria y ciclos biogeoquímicos que garantizan el flujo de energía en este ecosistema.

La resolución espacial y temporal es un componente esencial para entender las contribuciones relativas de la comunidad microbiana en el funcionamiento del ecosistema, y de aquellos parámetros fisicoquímicos del suelo que influyen positiva o negativamente en la actividad de los microorganismos.

Con la finalidad de ampliar la información aquí presentada y esclarecer aspectos cruciales de la ecología de los microorganismos que habitan en la planicie de inundación del Río Mapire, se recomienda realizar estudios que, con una mayor resolución a través de técnicas moleculares, bioquímicas y analíticas, profundicen en procesos particulares tales como dinámica de nutrientes y diversidad microbiana.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Adams, M. (1995). Fundamentos de químicas de suelos. Colección Estudios, Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
2. Alexander, M. (1980). Introducción a la Microbiología del Suelo. AGT Editor S.A. Mexico.
3. Allen, J.R.L. (1970). Studies in fluvial sedimentation: a comparison of fining-upward cyclothems, with special reference to coarse member composition and interpretation. *Journal of Sedimentary Petrology* 40: 298 – 323.
4. Alvarez, S. (2005). La descomposición de materia orgánica en humedales: La importancia del componente microbiano. *Ecosistemas* 14(2): 17 – 29.
5. Anderson, J. y Ingram J.S. (1993). Tropical Soil Biology and Fertility: A Handbook of Methods. CAB International. Wallingford. UK.
6. Antía, A. (1995). Estudio Ecológico de las comunidades microbianas heterotróficas de un suelo en condiciones naturales y sometido a manejo agrícola. Tesis Doctoral. Postgrado en Ecología. Facultad de Ciencias de la UCV. Caracas, D.C.
7. Anupam, B. (2003). Mycorrhizae in wetlands: a review. *International Journal of Management* 4: 34 – 40.
8. Atlas, R. y Bartha, R. (2002). Ecología microbiana y Microbiología Ambiental. 4ta Edición. Editorial Addison Wesley. España.
9. Baars, J. (1930). Over sulfaat reductieve door Bacterien. Dissertation, W.D. Meinema, N.V. Delft. Holland.

10. Balasooriya, W.K., Deneff, K., Peters, J., Verhoest, N.E. y Boeckx, P. (2008). Vegetation composition and soil microbial community structural changes along a wetland hydrological gradient. *Hydrology and Earth Systems Science Discussion*. 4: 3869 – 3907.
11. Baldwin, D.S. y Mitchell, A.M. (2000). The effects of drying and reflooding on the sediment and soil nutrient dynamics of lowland river-floodplain systems: a synthesis. *Regulated Rivers Research and Management* 16: 457 – 467.
12. Baltch, W.E., Fox, G.E., Magrum, L.J., Woese, C.R. y Wolfe R.S. (1979). Methanogens: reevaluation of unique biological group. *Microbiological Reviews* 43: 260 – 296.
13. Banach, A.M., Banach, K., Visser, E.J.W., Stepniewska, Z., Smits, A.J. M., Roelofs, J.G.M. y Lamers, L.P.M. (2009). Effects of summer flooding on floodplain biogeochemistry in Poland; implications for increased flooding frequency. *Biogeochemistry* 92: 247–262.
14. Barrios, E. y Herrera, R. (1994). Nitrogen cycling in a Venezuelan tropical seasonally flooded forest: Soil nitrogen mineralization and nitrification. *Journal of Tropical Ecology*. 10(3): 399 – 416.
15. Bastardo, H. (1981). Actividad microbiana durante la descomposición de gramíneas en sabanas inundables. *Acta Biológica Venezuelica* 11(2): 149 – 168.
16. Bastardo, H. (1983). Los microorganismos y su importancia en el proceso de descomposición. Trabajo de Ascenso. Universidad Central de Venezuela.

17. Bastardo, H. (1991). Balance de nutrientes en una sabana inundable durante la descomposición de tres especies de gramíneas. Trabajo de Ascenso. Universidad Central de Venezuela.
18. Begon, M., Townsend, C.R. y Harper, J.L. (2006). ECOLOGY: From Individuals to Ecosystems. 4th Edition. Blackwell Publishing Ltd. USA.
19. Besemer, K., Moeseneder, M. Arrieta, J.M. Herndl, G.J. y Peduzzi, P. (2005). Complexity of Bacterial Communities in a River-Floodplain System (Danube, Austria). *Applied and Environmental Microbiology* 71(2): 609–620.
20. Boon, P.I., Virtue, P. y Nichols, P.D. (1996). Microbial consortia in wetland sediments: a biomarker analysis of the effects of hydrological regime, vegetation and season on benthic microorganisms. *Marine and Freshwater Research* 47: 27–41.
21. Bossio, D.A. y Scow, K.M. (1995). Impact of carbon and flooding on the metabolic diversity of microbial communities in soils. *Applied Environmental Microbiology* 61: 4043–4050.
22. Bossio, D.A., Fleck, J.A., Scow, K.M., Fujii, R., 2006. Alteration of soil microbial communities and water quality in restored wetlands. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 1223–1233.
23. Braak C.J. y Smilauer, P. (1997). Canoco for Windows version 4.51. Biometris - Plant Research International. Wageningen, The Netherlands.
24. Brady, N.C y Weil, R.R. (2002). The Nature and properties of Soils. 13th Edition. Prentice Hall, USA.
25. Carballas, M.T. (2004). La material orgánica del suelo y el cambio climático global. Discurso de Ingreso, Academia de Farmacia de Galicia. Imprenta Universitaria. Santiago de Compostela.

26. Carbón, J. y Schubert, C. (1994). Late Cenozoic history of the eastern Llanos of Venezuela: geomorphology and stratigraphy of the Mesa Formation. *Quaternary International* 21: 91–100.
27. Chacón, N., Dezzeo, N., Rangel, M. y Flores, S. (2008). Seasonal changes in soil phosphorus dynamics and root mass along a flooded tropical forest gradient in the lower Orinoco River, Venezuela. *Biogeochemistry* 87:157–168.
28. Chacón, N., Dezzeo, N. (2004). Phosphorus fractions and sorption processes in soil samples taken in a forest-savanna sequence of the Gran Sabana in southern Venezuela. *Biology and Fertility of Soils* 40: 14 – 19.
29. Chacón, N., Dezzeo, N., Muñoz, B. y Rodríguez, J. M. (2005). Implications of soil organic carbon and the biogeochemistry of iron and aluminum on soil phosphorus distribution in flooded forest of the lower Orinoco River, Venezuela. *Biogeochemistry* 73: 555 – 566.
30. Chacón, N., Flores, S. y González, A. (2006). Implications of iron solubilization on soil phosphorus release in seasonally flooded forests of the lower Orinoco River, Venezuela. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 1494 – 1499.
31. Chacón, N., Silver, W., Dubinsky, E. y Cusack, D. (2006). Iron reduction and soil phosphorus solubilization in humic tropical forest soils: the roles of labile carbon pools and an electron shuttle compound. *Biogeochemistry* 78: 67 – 84.
32. Chakrabarty, A. N., Sati, A. y Pramanik, M.K. (1970). The Hydrolysis of Tween 80 by Vibrios and Aeromonads. *Journal of Applied Bacteriology* 33: 397 – 402.

33. Chanway, C.P., Turkington, R. y Holl, F.B. (1991). Ecological implications of specificity between plants and rhizosphere microorganisms. *Advance Ecology Research* 21: 122 – 170.
34. Chao, T. T., and L. Zhou. (1983). Extraction techniques for selective dissolution of amorphous iron oxides from soils and sediments. *Soil Science Society of America Journal* 47: 225 – 232.
35. Chenu, C. y Stotzky, G. (2002). Interaction between microorganisms and soil particles. An Overview. En: Huang, P.M., Bollag, J.M. y Senesi, N. (Eds.). *Interactions Between Soil Particles and Microorganisms*. John Wiley & Sons, Chichester, UK, pp. 1–29.
36. Cole, J.J. (1999). Aquatic Microbiology for ecosystem scientists: new and recycled paradigms in ecological microbiology. *Ecosystems* 2: 215-225.
37. Coles, J.R. y Yavitt, J.B. (2004). Linking below ground carbon allocation to anaerobic CH₄ and CO₂ production in a forested peat land, New York State. *Geomicrobiology Journal* 21: 445 – 455.
38. Comisión de Plan Nacional de Aprovechamiento de los Recursos Hidráulicos (COPLANARH). (1974). Estudios Geomorfológicos de los Llanos Orientales. Ministerio de Agricultura y Cría, Publicación 38, Caracas.
39. Dade H.A. y J. Gunnell. 1969. Classwork with Fungi. CMI, Kew.
40. Davidsson, T.E., Stepanauskas, R. y Leonardson, L. (1997). Vertical patterns in nitrogen transformations during infiltration in two wetland soils. *Applied Environmental Microbiology* 63: 3648 – 3656.
41. Day, F.P. (1983). Effects of flooding on leaf litter decomposition in microcosms. *Oecologia* 56: 180 – 184.

42. Day, P.R. (1965). Particle fractionation and particle size analysis. En: Black, C.A. (ed). *Methods of soils analysis*. Part 1. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin. pp 545 – 567.

43. De Andrade, Z. (1990). Efectos de la inundación sobre las asociaciones simbióticas micorriza-va y Rhizobium-Leguminosa durante el primer año de vida de *Acosmium Nitens* (vog) Yakoul, especie arborea de un bosque estacionalmente inundable del Río Mapire, Bajo Orinoco. Tesis de Maestría. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas.

44. De la Rosa, T. (1988). Micorrizas vesículo-arbusculares en un bosque estacionalmente inundado en las riberas del Río Mapire (Edo. Anzoátegui, Venezuela). Tesis Doctoral. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas.

45. Devito, K. J. y Hill, A.R. (1999). Sulfate mobilization and pore water chemistry in relation to ground water hydrology and summer drought in two conifer swamps on the Canadian Shield. *Water Air Soil Pollution* 113: 97–114.

46. Dezzeo, N., Herrera, R., Escalante, G. y Chacón, N. (2000). Deposition of sediments during a flood event on seasonally flooded forest of the Lower Orinoco River and two of its black-water tributaries, Venezuela. *Biogeochemistry* 49: 241–257.

47. Fassbender, H. y Bornemisza, W. (1987). Química de Suelos, con énfasis en suelos de América Latina. Instituto interamericano de cooperación para la Agricultura. Editorial IICA. San José, Costa Rica.

48. Fernandez, L.C., Rojas, N.G., Roldán, T.G., Ramírez, M.E., Zegarra, H.G., Uribe, R., Reyes, R.J., Flores, D. y Arce, J.M. (2006). Manual de técnicas de análisis de suelos aplicadas a la remediación de sitios contaminados.

- Instituto Mexicano del Petróleo. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología. México DF.
49. Fernández, M.D., Pieters, A., Donoso, C., Herrera, C., Tezara, W., Rengifo, E. y Herrera, A. (1999). Seasonal changes in photosynthesis of trees in the flooded forest of the Mapire river. *Tree Physiology* 19: 79–85.
 50. Fierer, N., Schimel, J.P. y Holden, P.A. (2003). Variations in microbial community composition through two soils depth profiles. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 167 – 176.
 51. Garassini, L.A. (1962). El suelo y su microflora. *Revista de la Facultad de Agronomía UCV. Alcance N° 4*.
 52. Golovchenko, A.V., Dobrovol'skaya, T.G., Fedoritenko, M.S. Dobrovol'skaya N.G. y Zvyagintsev, D.G. (2001). The Structure of Bacterial Complexes in the Protva River Floodplain. *Microbiology* 70(5): 600 – 605.
 53. González de Juana, C., Iturralde, J. y Picard, X. (1980). Geología de Venezuela y de sus Cuencas Petrolíferas. Ediciones Foninves. Caracas.
 54. Goodell, B. (2003). Brown-rot fungal degradation of Wood: our evolving view. In: Goodell, B., Nicolas, D. y Schultz, T. (Eds). *Wood deterioration and preservation*. American Chemical Society Symposium Series 845: 97 – 118. Washington D.C.
 55. Griffiths, B., Ritz, K. y Wheatley, R. (1997). Relationship between Functional Diversity and Genetic Diversity in Complex Microbial Communities. En: Insam, H. y Rangger, A. (Eds). *Microbial Communities. Functional vs. Structural Approach*. Springer, USA. pp. 1 – 9.

-
-
56. Gutknecht, J.L., Goodman, R.M. y Balsler, T.C. (2006). Linking soil processes and microbial ecology in freshwater wetland ecosystems. *Plant and Soil* 289: 17–34.
57. Hammer, Ø. y Harper, D.A. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9.
58. Hefting, M., Clément, J.C., Dowrick, D., Cosandey, A.C., Bernal, S., Cimpian, C., Tatur, A., Burt, T.P. y Pinay G. (2004). Water table elevation controls on soil nitrogen cycling in riparian wetlands along a European climatic gradient. *Biogeochemistry* 67: 113 – 134.
59. Hernández, C.L. (2008). *Interrelación entre las comunidades microbianas y los procesos edáficos de un suelo Agrícola, modificaciones inducidas por un abono orgánico*. Tesis Doctoral. Postgrado en Ecología, Facultad de Ciencias UCV. Caracas, D.C.
60. Holdford, I. y Patrick, W. (1979). Effects of reduction and pH changes on phosphate sorption and mobility in an acid soil. *Soil Science Society of America Journal* 43: 292 – 296.
61. Holt, J., Krieg, N., Sneath, P., Staley, J. y Williams, S. (1994). *Bergey's Manual® of Determinative Bacteriology*. 9th Edition. Lippincott Williams y Wilkins. USA.
62. Hooper, D., Solan, M., Symstad, A., Díaz, S., Gessner, M., Buchmann, N., Degrange, V., Grime, P., Hulot, F., Mermillod-Blondin, F., Roy, J., Spehn, E., van Peer, L. (2002). Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. En: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (Eds). *Biodiversity and Ecosystem Functioning. Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press pp. 195 – 281.

63. Hornibrook, E., Longstaffe, F. y Fife, W. (1997). Spatial distribution of microbial methane production pathways in temperate zone wetland soils: Stable carbon and hydrogen isotope evidence. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 61(4): 745 – 753.
64. Huber, O. y Alarcón, C. (1988). Mapa de Vegetación de Venezuela. 1:2000000. *MARNR-The Nature Conservancy*. Caracas, Venezuela.
65. Ingham, E.R. y Wilson, M.V. (1999). The mycorrhizal colonization of six wetland plant species at sites differing in land use history. *Mycorrhiza* 9: 233 – 235.
66. Jackson, M. (1976). Análisis químico del suelo. 3^{ra} ed. Omega, Barcelona.
67. Jennings, D.H. y Lysek, G. (1996). Fungal Biology: Understanding the fungal lifestyle. BIOS Scientific Publishers LTD. Oxford.
68. Johnson, B.L., Richardson, W.B. y Naimo, T.J. (1995). Past, present, and future concepts in large river ecology. *BioScience* 45: 134–141.
69. Joye S.B. y Hollibaugh, J.T. (1995). Influence of Sulfide Inhibition of nitrification on Nitrogen Regeneration in sediments. *Science* 270: 623 – 625.
70. Junk, W.J. y Wantzen, K.M. (2004). The food pulse concept: new aspects, approaches, and applications—an update. En: Welcomme, R.L., Petr, T. (eds). Proceedings of the 2nd international symposium on the management of large rivers for fisheries, Vol 2. Food and Agriculture Organization & Mekong River Commission. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, RAP Publication 17: 117–140.
71. Junk, W.J., Bayley, P.B. y Sparks, R.E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: Proceedings of the international Large River

- Symposium. Dodge, D.P. (ed). *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110–127.
72. Junk, W.J., Bayley, P.B. y Sparks, R.E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. En: Dodge, D.P. (ed). *Proceedings of the International Large River Symposium*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 106: 110 – 127.
73. Keeney, D.R. y Nelson, D.W. (1982). Nitrogen-inorganic forms. In: Page A.L., Miller R.H., Keeney D.R. (eds). *Methods of soil analysis, Part 2*. Madison Wisconsin. *Agronomy* 9: 643 – 698.
74. Kobayashi T., Ryder D., Gordon, G., Shannon, I., Ingleton, T., Carpenter, M. y Jacobs, S. (2009). Short-term response of nutrients, carbon and planktonic microbial communities to floodplain wetland inundation. *Aquatic Ecology* 43: 843 – 858.
75. Kovach Computing Services. (2001). Multi-Variate Statistical Package (MVSP). www.kovcomp.com
76. Langer, U. y Rinklebe, J. (2009). Lipid biomarkers for assessment of Microbial Communities in floodplain soils of the Elbe River (Germany). *Wetlands* 29(1): 353 – 362.
77. Langhans, S. D. y Tockner, K. (2006). The role of timing, duration, and frequency of inundation in controlling leaf litter decomposition in a river-floodplain ecosystem (Tagliamento, north-eastern Italy). *Oecologia* 147: 501 – 509.
78. Langhans, S.D., Tiegs, S.D., Gessner, M.O. y Tockner, K. (2008). Leaf-decomposition heterogeneity across a riverine floodplain mosaic. *Aquatic Sciences* 70: 337 – 346.

79. López-Hernández, D. (1977) La química del fósforo en suelos ácidos. Universidad Central de Venezuela, Ediciones de la Biblioteca. Caracas.
80. Lovley, D. y Phillips, E. (1987). Rapid assay for microbially reducible ferric iron in aquatic sediments. *Applied and Environmental Microbiology* 53(7): 1536 – 1540.
81. Lowell, J., Gordon, N., Engstrom, D., Stanford, J., Holben, W. y Gannon, J. (2009). Habitat Heterogeneity and Associated Microbial Community Structure in a Small-Scale Floodplain Hyporheic Flow Path. *Microbial Ecology* 58: 611 – 620.
82. Madigan, M., Martingo, J. y Parker, J. (2003). Brock: Biología de los Microorganismos. 10^a edn. Prentice Hall.
83. Magnunsson, T. (1994). Studies of the soil atmosphere and related physical characteristics in peat forest soils. *Forest Ecology Management* 67: 203 – 224.
84. Malaver, N. (1996). Aspectos ecológicos de la asociación microorganismos-raíz *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solm-Laub (Pontederiaceae) expuesta a un efluente modificado. Tesis Doctoral. Postgrado en Ecología, Facultad de Ciencias UCV. Caracas, D.C.
85. McFaddin, J. (2004). Pruebas Bioquímicas Para La Identificación De Bacterias De Importancia Clínica. 3^a Edición. Ediciones Panamericana. Argentina.
86. McLatchey, G.P. y Reddy, K.R. (1998). Regulation of organic matter decomposition and nutrient release in a wetland soil. *Journal Environmental Quality* 27: 1268 – 1274.

87. McLean, E.O. (1965). Aluminium. En: Black, C.A. (ed). *Methods of soils analysis*. Part 2. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin. pp 985 – 994.

88. Megonigal, J.P., Faulkner, S.P. y Patrick, W.H. (1996). The microbial activity season in southeastern hydric soils. *Soil Science Society of America Journal* 60: 1263–1266.

89. Mentzer, J.L., Goodman, R.M. y Balser, T.C. (2006). Microbial seasonal response to hydrologic and fertilization treatments in a simulated wet prairie, *Plant and Soil* 284: 85–100.

90. Miller, A.J., Shuur, E.A. y Chadwick, O.A. (2001). Redox control of phosphorus pools in Hawaiian montane forest. *Geoderma* 102: 219 – 237.

91. Morton, J.B. (2005). Fungi. En: Sylvia, D.M., Fuhrmann, J.J., Hartel, P.G. y Zuberer, D.A. (Eds). *Principles and Applications of Soil Microbiology*. Prentice Hall. New Jersey, USA.

92. Murphy, J. y Riley, J.P. (1962). A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 27: 31–36.

93. Myrold, D.D. (2005) *Transformations of nitrogen*. En: Sylvia, D.M., Fuhrmann, J.J., Hartel, P.G. y Zuberer, D.A. (Eds). *Principles and Applications of Soil Microbiologyn 2nd edition*. Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey..

94. Nannipieri P., Muccini, L. y Ciardi, C. (1983). Microbial biomass and enzyme activities: production and persistence. *Soil Biology and Biochemistry* 15: 679 – 685.

95. Neiff, J.J. (2001). Diversity in some tropical wetland systems of South América. En: Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation, Vol II. Gopal, B., W. Junk y J. Davis (Eds). Backhuys Publish. The Netherlands. pp. 157-186.
96. Neiff, J.J. (2004). Bosques fluviales de la Cuenca del Paraná. En: Arturi, M.F., Frangi J.L. y Goya J.F. *Ecología y manejo de los bosques de Argentina*. CONICET. Corrientes Argentina.
97. **Neiff, J.J. y Malvarez, A.I. (2004).** Grandes Humedales Fluviales. En: Malvárez, A.I. y R.F. Bó (eds). Documentos del curso-taller Bases ecológicas para la clasificación e inventario de humedales en Argentina FCEN (UBA) - RAMSAR - USFWS -USDS - Buenos Aires.
98. Noe, G. y Hupp, C. (2007). Seasonal variation in nutrient retention during inundation of a short-hydroperiod floodplain. *River Research and Applications* 23: 1088 – 1101.
99. Parfitt, R.L. (1989). Phosphate reactions with natural allophane, ferrihydrite and goethite. *Journal of Soil Science* 40: 359 – 369.
100. Parkinson, D., Gray, T.R. G. y Williams, S.T. (1971). Methods for Studying the Ecology of Soil Micro-organisms. IBP Handbook No 19. International Biological Programme. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
101. Paul, E.A. y Clark, F.E. (1996). Soil Microbiology and Biochemistry. Academic Press, San Diego, California.
102. Peters, V., y Conrad, R. (1995) Methanogenic and other strictly anaerobic bacteria in desert soil and other oxic soils. *Applied Environmental Microbiology* 61: 1673 – 1676.

103. Pikovskaya, R.L. (1948). Mobilization of phosphorus in soil in connection with vital activities by some microbial species. *Mikrobiologia* 17: 362 – 370.
104. Ponnampereuma, F. (1972). The chemistry of submerged soils. *Advances in Agronomy* 26: 29 – 26.
105. Qiu, S. y McComb, A.J. (1996). Drying-induced stimulation of ammonium release and nitrification in reflooded lake sediment. *Marine and Freshwater Research* 47: 531–536.
106. Quantin, C., Becquer, T. Rouiller, J.H. y Berthelin, J. (2001). Oxide weathering and trace metal release by bacterial reduction in a New Caledonia Ferralsol. *Biogeochemistry* 53: 323–340.
107. Ramos, J. (1996). Modelos matemáticos y estadísticos y la biodegradación de crudos. Memorias del V Seminario Guayanés sobre Conservación del Ambiente. Puerto Ordaz, Estado Bolívar, Venezuela.
108. Rashid, M., Khalil, S., Ayub, N., Alam, S. y Latif, F. (2004). Organic acids production and phosphate solubilization by phosphate solubilizing microorganisms (PSM) under in vitro conditions. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 7(2): 187 – 196.
109. Ravot, G., Ollivier, B., Magot, M. y Patel, C. (1995). Thiosulfate reduction, an important physiological feature shared by members of the order Thermotogales. *Applied Environmental Microbiology*. 61: 2053 – 2055.
110. Rees, G., Watson, G., Baldwin D. y Mitchell A. (2006). Variability in sediment microbial communities in a semipermanent stream: impact of drought. *Journal the North American Benthological Society* 25(2): 370 – 378.

-
-
111. Richards, L. (1941). A pressure membrane extraction apparatus for soil solution. *Soil Science* 51: 377 – 386.
 112. Rinklebe, J. y Langer, U. (2006). Microbial diversity in three floodplain soils at the Elbe River (Germany). *Soil Biology and Biochemistry* 38: 2144 – 2151.
 113. Rivillo, A. (1986). Cinética fisicoquímica de suelos venezolanos bajo condiciones de inundación. Tesis Doctoral. Postgrado en Ciencias del Suelo. Universidad Central de Venezuela. Maracay.
 114. Rodríguez, H. y Fraga, R. (1999). Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnology Advances* 17: 319 – 339.
 115. Rosales, J. (1988). Análisis florístico-estructural y algunas relaciones ecológicas en un bosque inundable en la boca del río Mapire (estado Anzoátegui). Tesis de Maestría. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, DC.
 116. Rosswall, T. (1982). Microbiological regulation of the biogeochemical nitrogen cycle. *Plant and Soil* 67: 15 – 34.
 117. Schimel, D.S. (1986). Carbon and nitrogen turnover in adjacent grassland and cropland ecosystems. *Biogeochemistry* 2: 345 – 357.
 118. Schlegel, H.G. (1993). General microbiology 7^a edition. Cambridge University Press.
 119. Silva, F.C. y Basso, L.C. (1993). Avaliação da disponibilidade de fósforo, por diversos extratores, em amostras de solos cultivados com cana-de-açúcar. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 17: 371-375.

120. Smart, K. y Jackson C. (2009). Fine Scale Patterns in Microbial Extracellular Enzyme Activity during Leaf Litter Decomposition in a Stream and its Floodplain. *Microbial Ecology* 58: 591 – 598.
121. Smith, M.S. y Tiedje, J.M. (1979). Phases of denitrification following oxygen depletion in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 11: 261–267.
122. Soil Survey Staff. (1975). Soil taxonomy: A basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys. USDA-SCS Agricultural Handbook. 436, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
123. Sollins, P., Spycher, G. y Glassman, C. (1984). Net nitrogen mineralization from light- and heavy-fraction forest soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 16(1): 31-37.
124. StatSoft Inc. (2004). STATISTICA data analysis software system, version 7. www.statsoft.com
125. Stevenson F.J. (1986). Cycles of soil: Carbon, Nitrogen, Phosphorus, Sulfur, Micronutrients. John Wiley & Sons. New York.
126. Stoeckel, D.M. y Miller-Goodman, M.S. (2001). Seasonal Nutrient Dynamics of Forested Floodplain Soil Influenced by Microtopography and Depth. *Soil Science Society of America Journal* 65: 922–931.
127. Stookey, L.L. (1970). Ferrozine: a new Spectrophotometric reagent for iron. *Analytical Chemistry* 42(7): 779 – 781.
128. Sundh, I., Nilsson, M., y Borga, P. (1997). Variation in microbial community structure in two boreal peat lands as determined by analysis of phospholipids fatty acid profiles. *Applied Environmental Microbiology* 63: 1476–1482.

129. Swift, M.J. (1976). Species diversity and the structure of microbial communities in terrestrial habitats. En: Anderson, J.M y Macfadyen, A. (Eds). *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*. The British Ecological Society, Symposium 17th. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 185 – 222.
130. Tiedje, J.M., Asuming-Brempong, S., Nüsslein, K., Marsh, T.L. y Flynn, S.J. (1999). Opening the black box of soil microbial diversity. *Applied Soil Ecology* 13: 109 – 122.
131. Tiessen, H. y Moir, J.O. (1993). Characterization of available P by sequential extraction. In: Carter, M.R. (ed) Soil sampling and methods of analysis. *Special publication of the Canadian Society of Soil Science*. Lewis, Boca Raton.
132. Unger, I.M., Kennedy, A.C. y Muzika, R.M. (2009). Flooding effects on soil microbial communities. *Applied Soil Ecology* 42: 1 – 9.
133. Valett, H.M., Baker, M.A., Morrice, J.A., Crawford, C.S., Molles Jr, M.C., Dahm, C.N., Moyer, D.L., Thibault, J.R. y Ellis, L.M. (2005). Biogeochemical and metabolic responses to the flood pulse in a semiarid floodplain. *Ecology* 86(1): 220 – 234.
134. Vegas-Vilarrúbia, T. (1988). Aproximación a una clasificación de los ríos de aguas negras venezolanos atendiendo a las características de sus sustancias húmicas y de sus variables físico-químicas. Tesis Maestría. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, DC.
135. Vegas-Vilarrúbia, T. y Herrera, F. (1993). Effects of periodic flooding on the water chemistry and primary production of the Mapire systems (Venezuela). *Hydrobiologia* 262: 31–42.

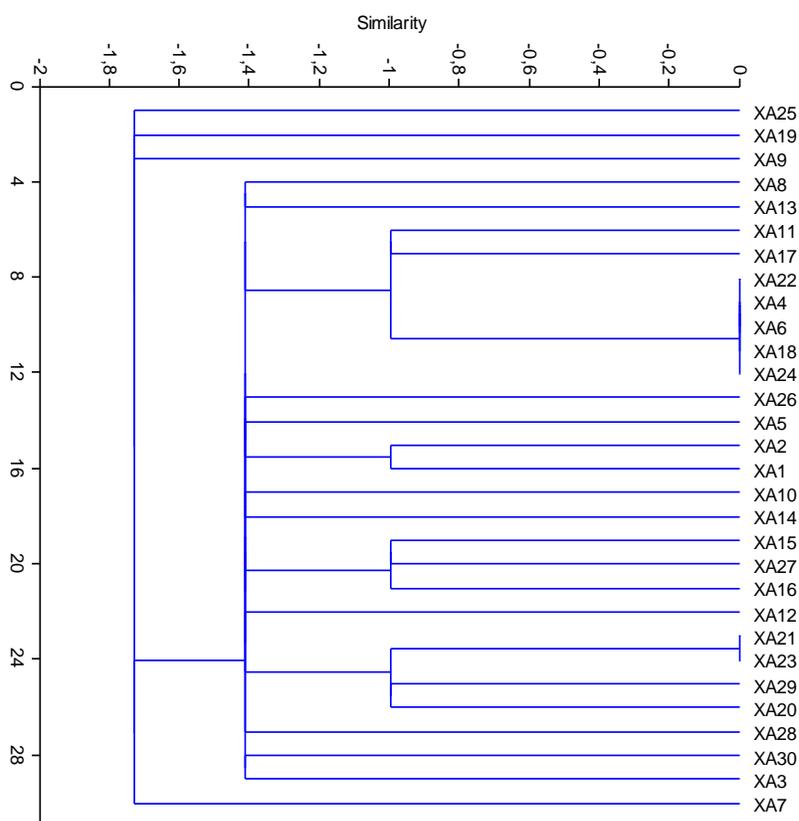
136. Verdouw, H., Van Echteld, C.J. y Dekkers, M.J. (1978). Ammonia determination based on indophenol formation with sodium salicylate. *Water Research* 12(6): 399 – 402.
137. Wagner G.H and D.C. Wolf. (2005). Carbon Transformations and Soil Organic Matter Formation. En: Sylvia, D.M., Fuhrmann, J.J., Hartel, P.G. y Zuberer, D.A. (Eds). *Principles and Applications of Soil Microbiology 2nd edition*. Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey.
138. Walkley, A. y Black, A. (1934). An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* 37: 29–38.
139. Wardle, D. A. (1998). Controls of temporal variability of the soil microbial biomass: a global-scale synthesis. Review. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 1627 – 1637.
140. Westermann, P. (1993). Wetland and swamp microbiology. En: Aquatic Microbiology, An ecological approach. Ford T. (ed). Blackwell Scientific Publications. Oxford.
141. Wright, M.S., Morse, J.L., Gannon, J., Ellis, B.K., Poole, G.C., Helton, AM., Bernhardt, E.S. y Stanford, J.A. (2008). Linking microbial community structure to biogeochemical function in floodplain ecosystems. *NABS*. Utah.
142. Yao, H., Conrad, R., Wassmann, R. y Neue, H.U. (1999). Effect of soil characteristics on sequential reduction and methane production in 16 rice paddy soils from China, the Philippines and Italy. *Biogeochemistry* 47: 269–295.

143. Yavitt, J.B., Williams, C.J. y Wieder, R.K. (2005). Soil chemistry versus environmental controls on production of CH₄ and CO₂ in northern peatlands. *European Journal of Soil Science* 56: 169 – 178.
144. Young, E.O. y Ross, D.S. (2001). Phosphate release from seasonally flooded soils: a laboratory microcosm study. *Journal of Environmental Quality* 30:91–101.
145. Yu, S. y Ehrenfeld J. (2010). Relationships among plants, soils and microbial communities along a hydrological gradient in the New Jersey Pinelands, USA. *Annals of Botany* 105: 185–196.
146. Zak, J., Willing, M., Moorhead, D. y Wildman, H. (1994). Functional diversity of microbial communities: A quantitative approach. *Soil Biology & Biochemistry*. 26: 1101 – 1108.
147. Zamora, A.C. (2008). Análisis Funcional de Microorganismos. Un estimador de Diversidad y Estructura Comunitaria. Seminario de Postgrado. Postgrado en Ecología. UCV. Caracas, DC.

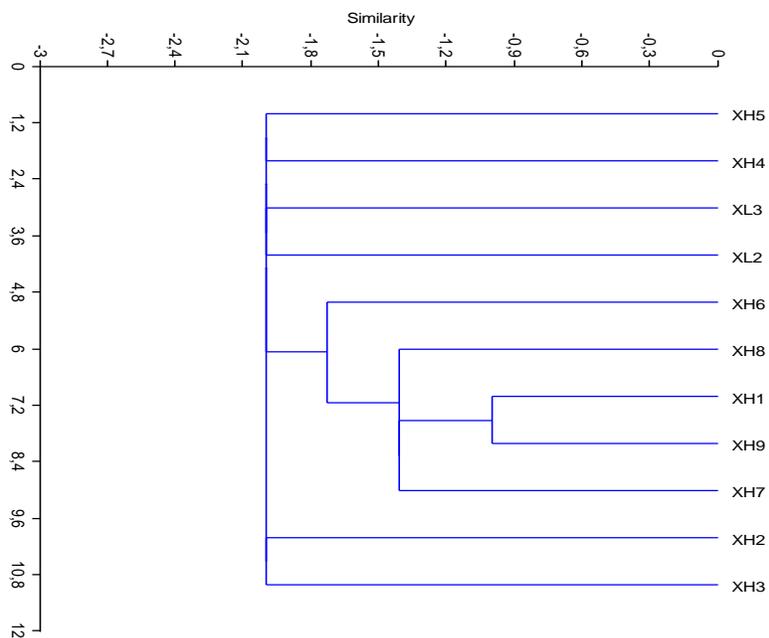
ANEXOS

8.1. ANEXO A

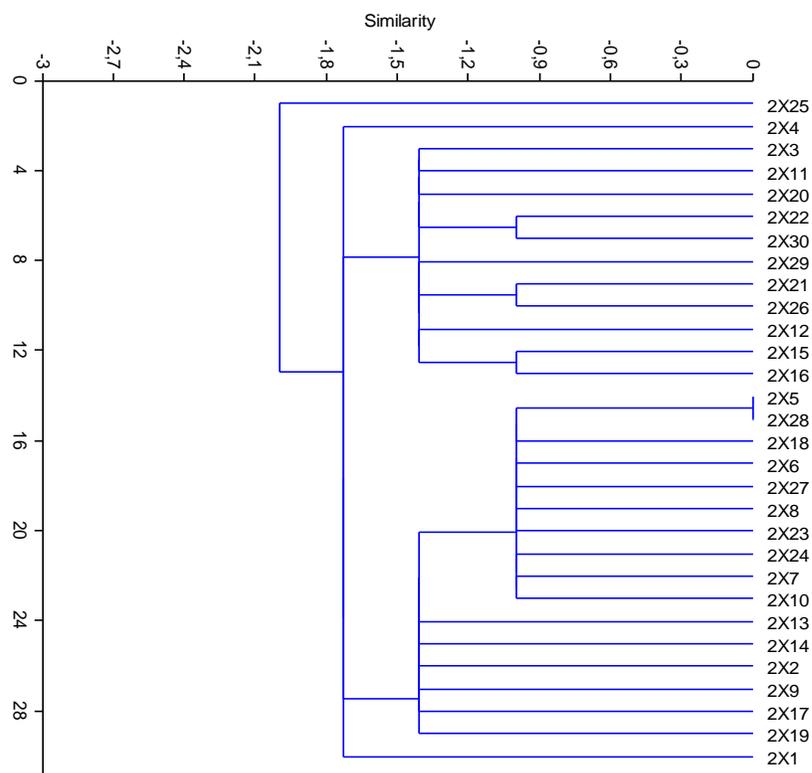
Análisis de agrupamiento (clúster) de la comunidad microbiana en las distintas zonas del gradiente de inundación del Río Mapire.



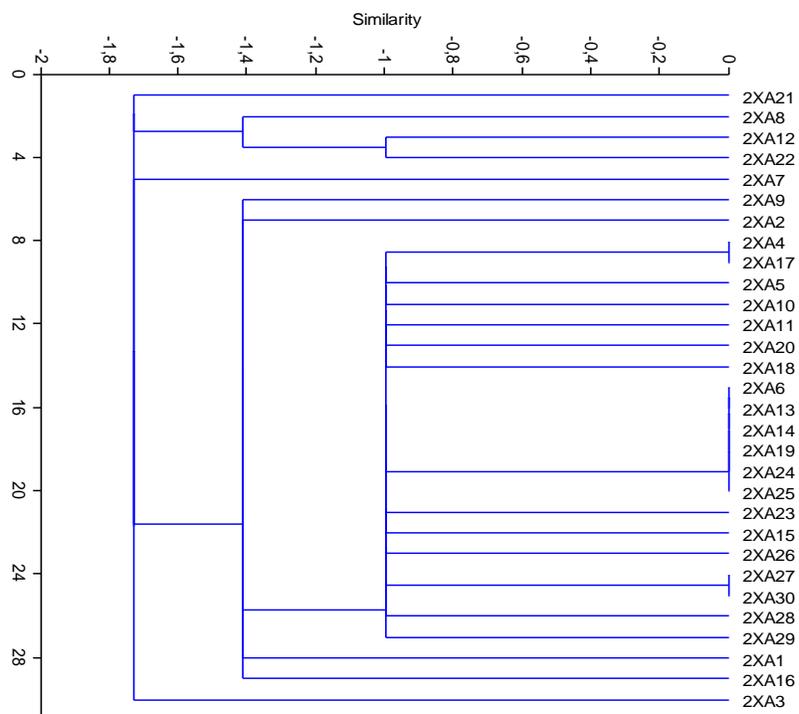
A1. Dendrograma de la comunidad de bacterias anaeróbicas aisladas de la zona MAX en T1



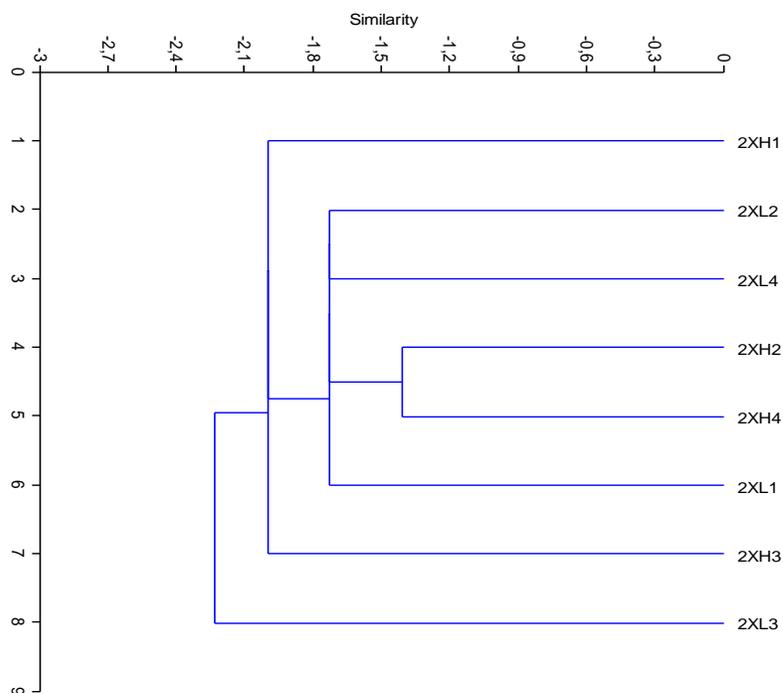
A2. Dendrograma de la comunidad de hongos aislados de la zona MAX en T1



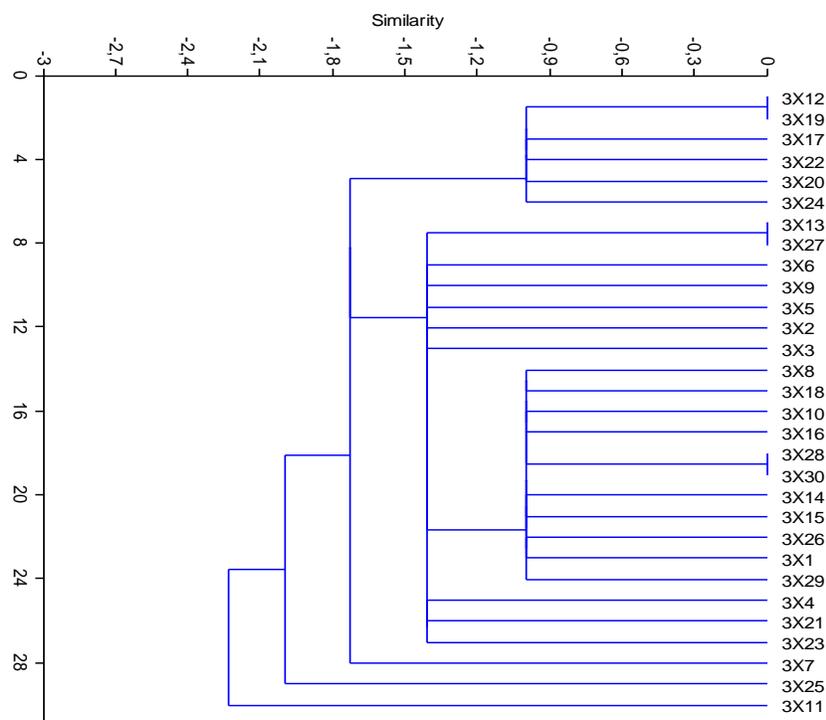
A3. Dendrograma de la comunidad de bacterias aeróbicas aisladas de la zona MAX en T2



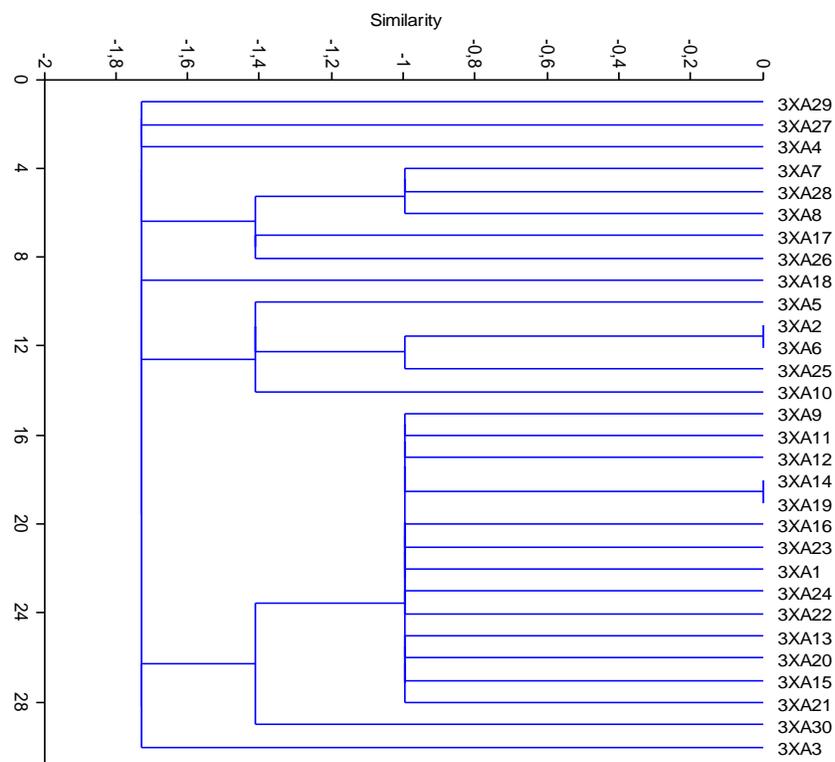
A4. Dendrograma de la comunidad de bacterias anaeróbicas aisladas de la zona MAX en T2



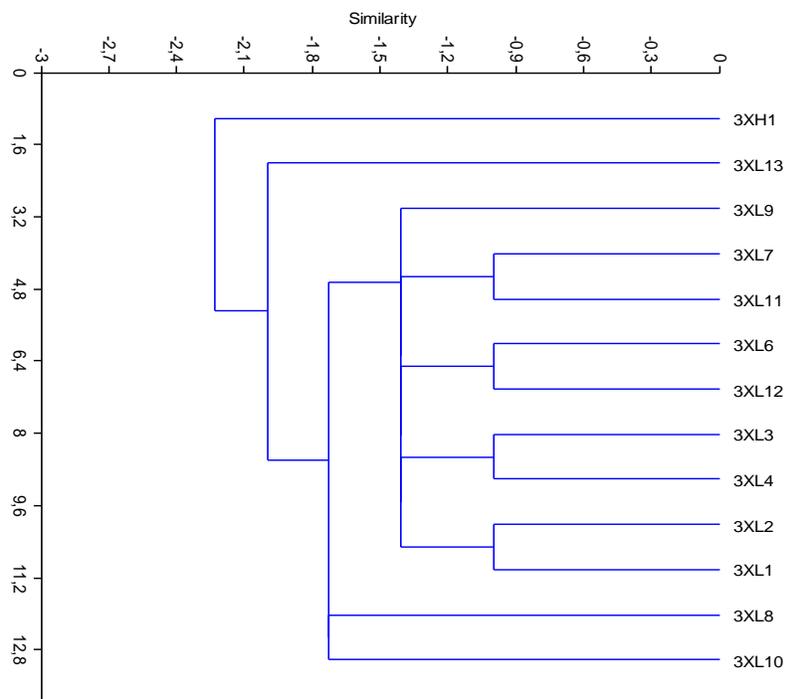
A5. Dendrograma de la comunidad de hongos aislados de la zona MAX en T2



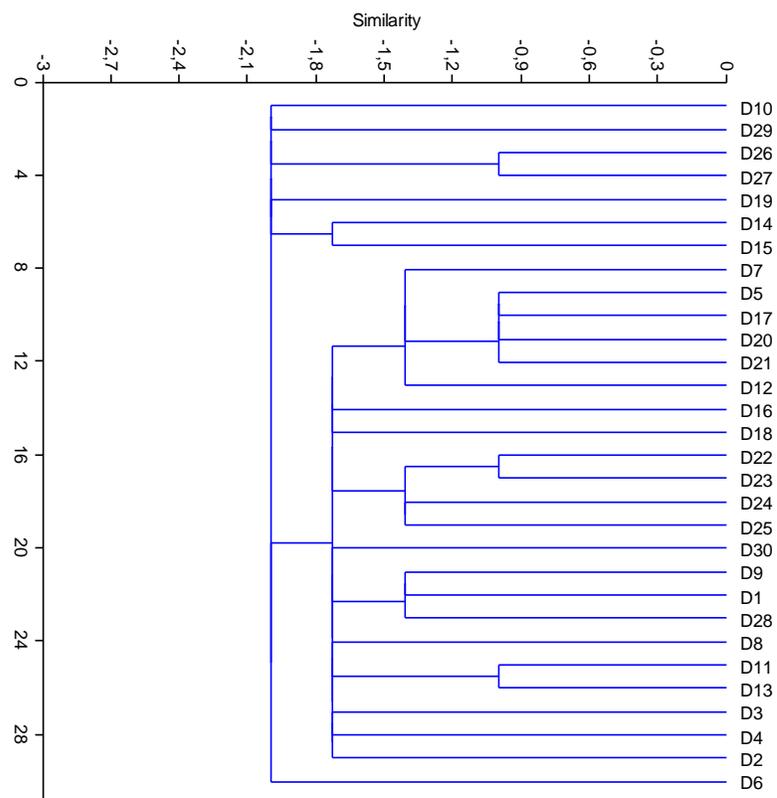
A6. Dendrograma de la comunidad de bacterias aeróbicas aisladas de la zona MAX en T3



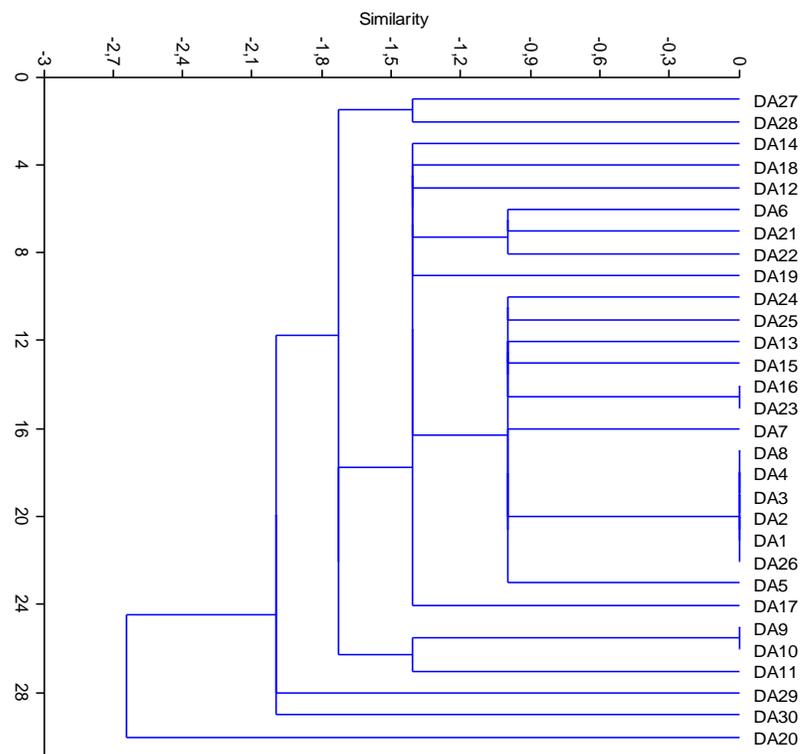
A7. Dendrograma de la comunidad de bacterias anaeróbicas aisladas de la zona MAX en T3



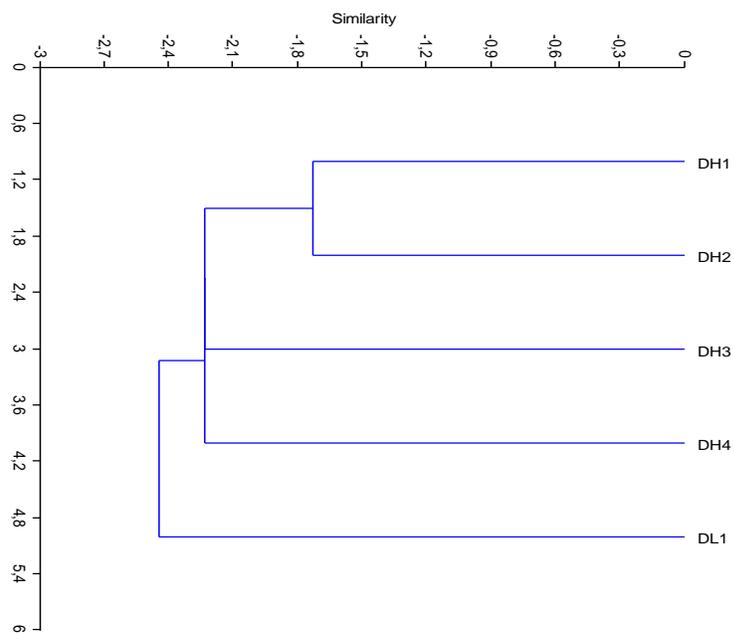
A8. Dendrograma de la comunidad de hongos aislados de la zona MAX en T3



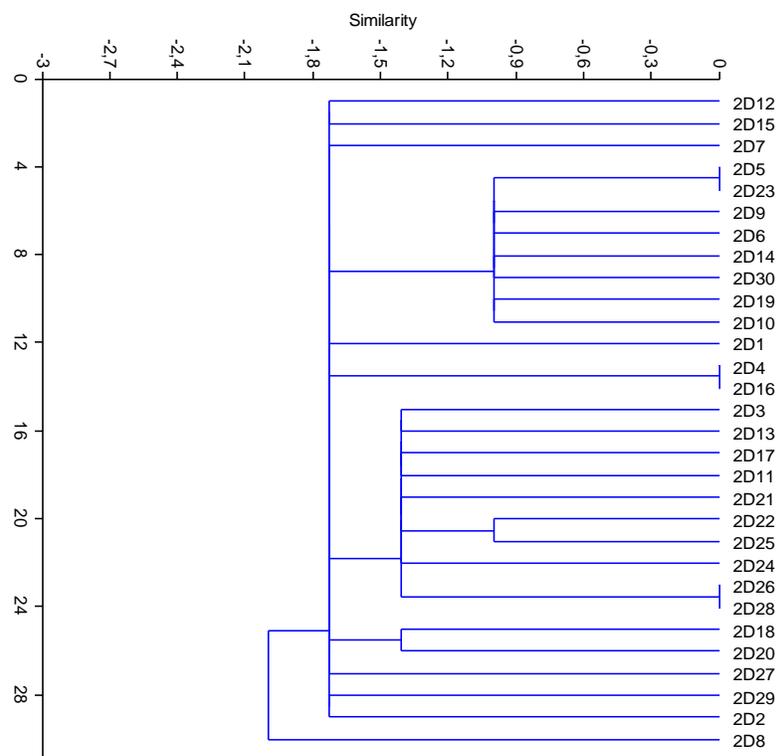
A9. Dendrograma de la comunidad de bacterias aeróbicas aisladas de la zona MED en T1



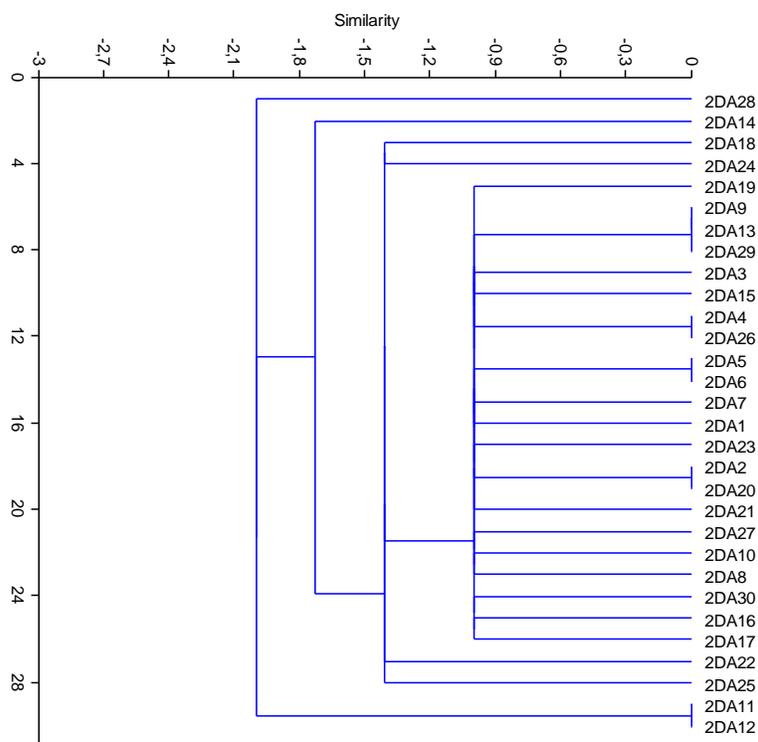
A10. Dendrograma de la comunidad de bacterias anaeróbicas aisladas de la zona MED en T1



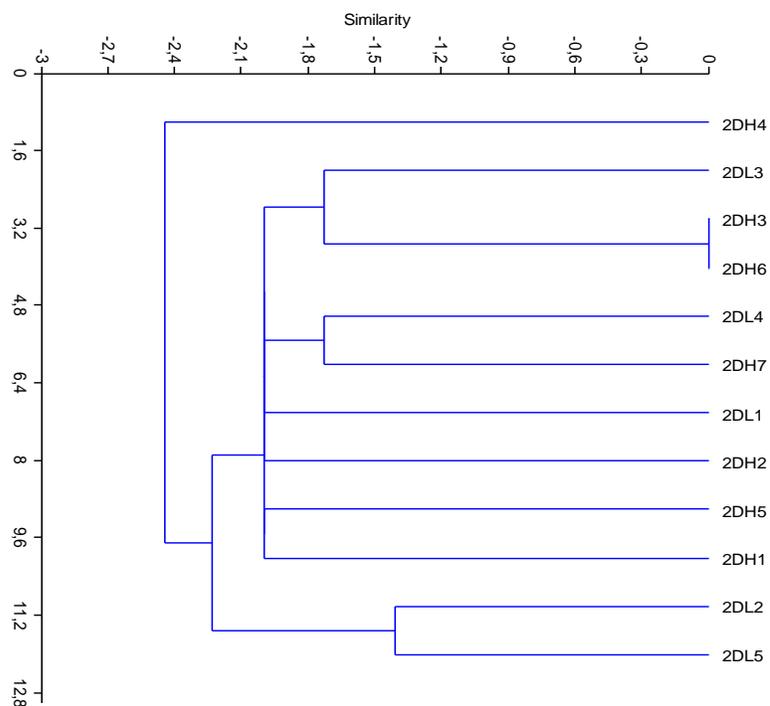
A11. Dendrograma de la comunidad de hongos aislados de la zona MED en T1



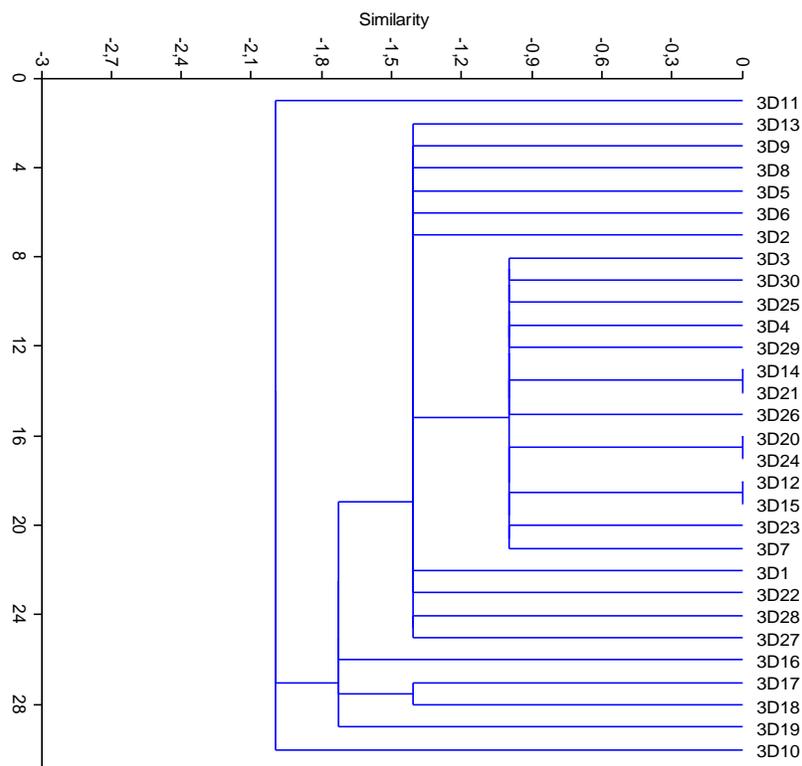
A12. Dendrograma de la comunidad de bacterias aeróbicas aisladas de la zona MED en T2



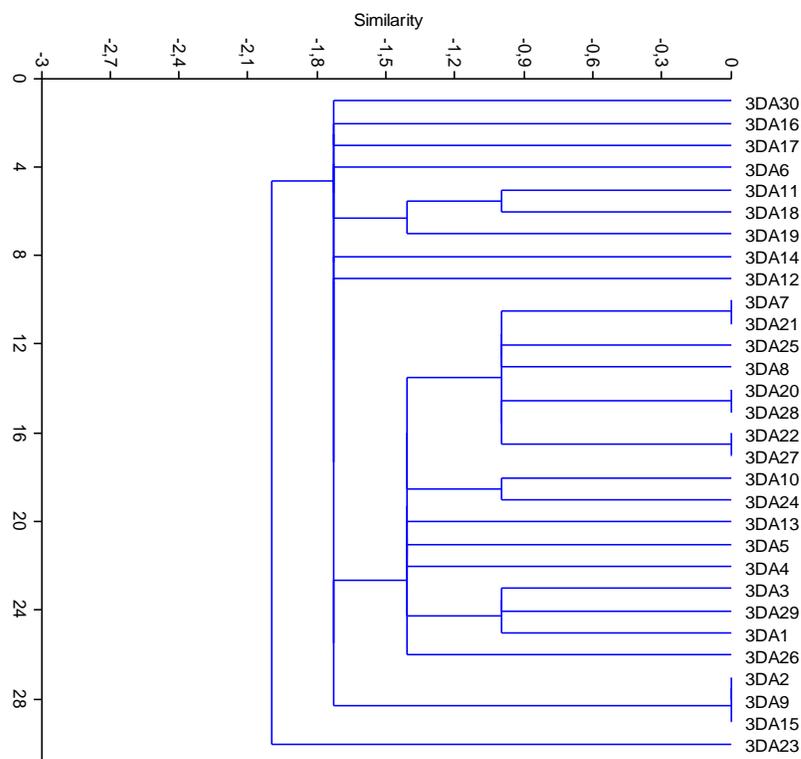
A13. Dendrograma de la comunidad de bacterias anaeróbicas aisladas de la zona MED en T2



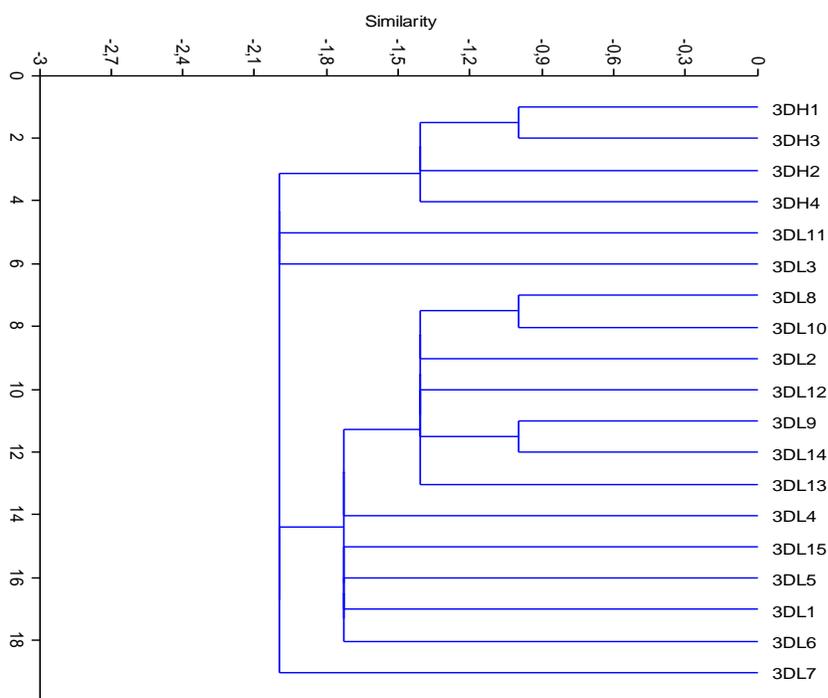
A14. Dendrograma de la comunidad de hongos aislados de la zona MED en T2



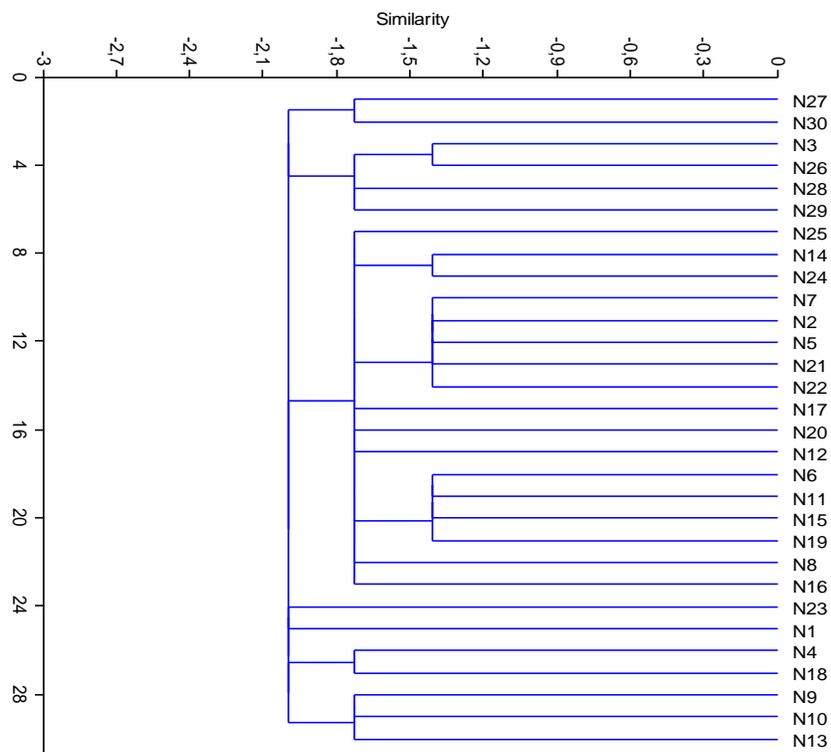
A15. Dendrograma de la comunidad de bacterias aeróbicas aisladas de la zona MED en T3



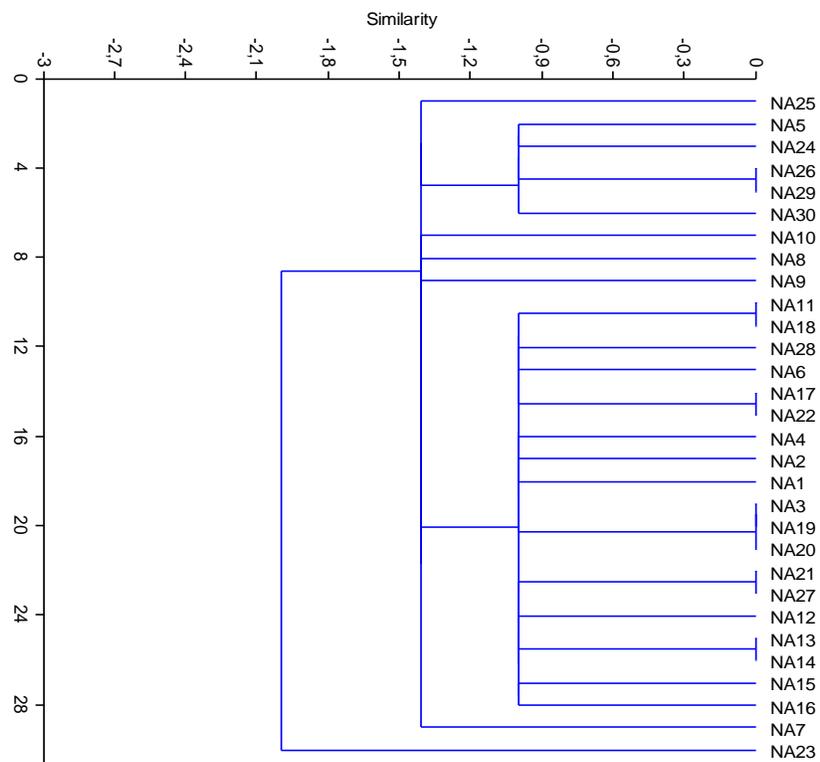
A16. Dendrograma de la comunidad de bacterias anaeróbicas aisladas de la zona MED en T3



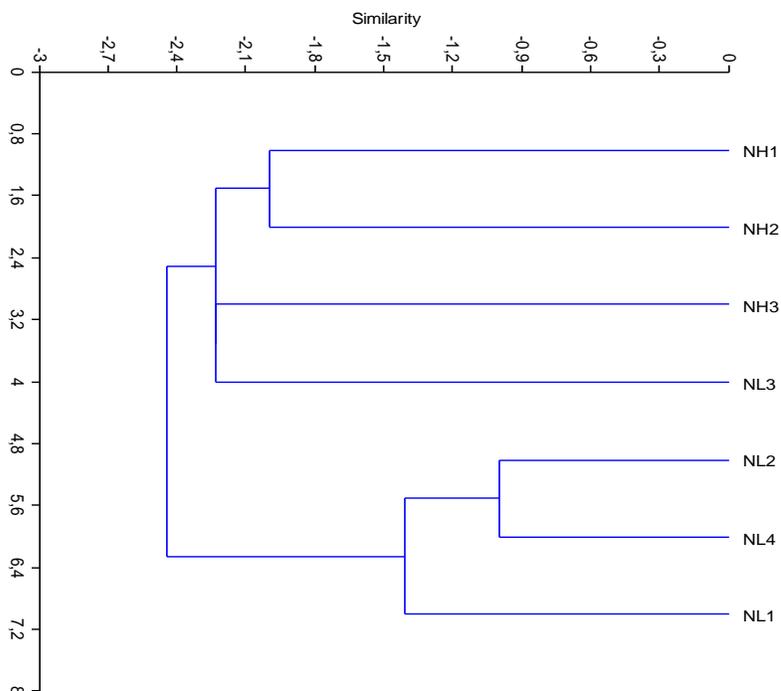
A17. Dendrograma de la comunidad de hongos aislados de la zona MED en T3



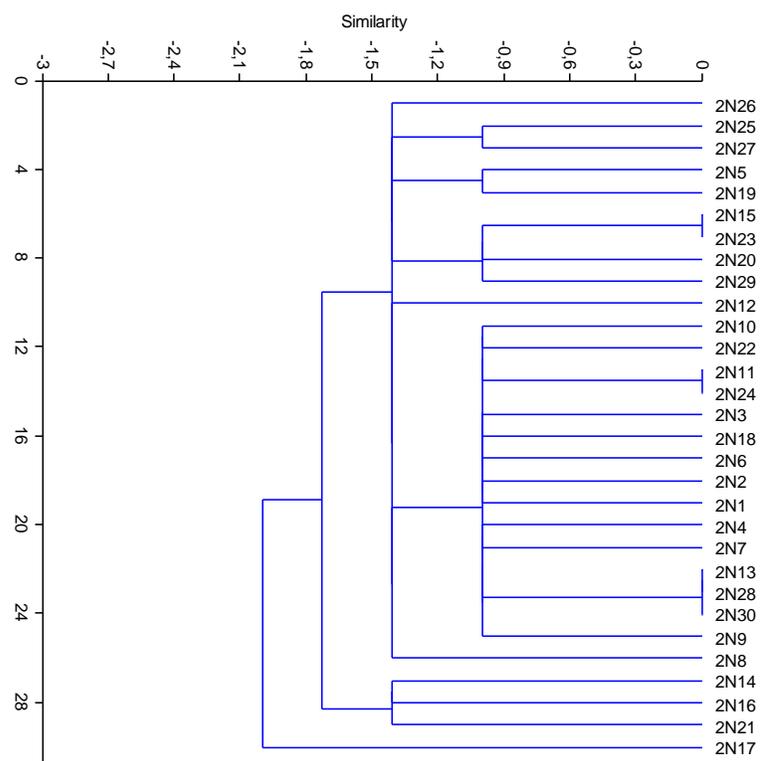
A18. Dendrograma de la comunidad de bacterias aeróbicas aisladas de la zona MIN en T1



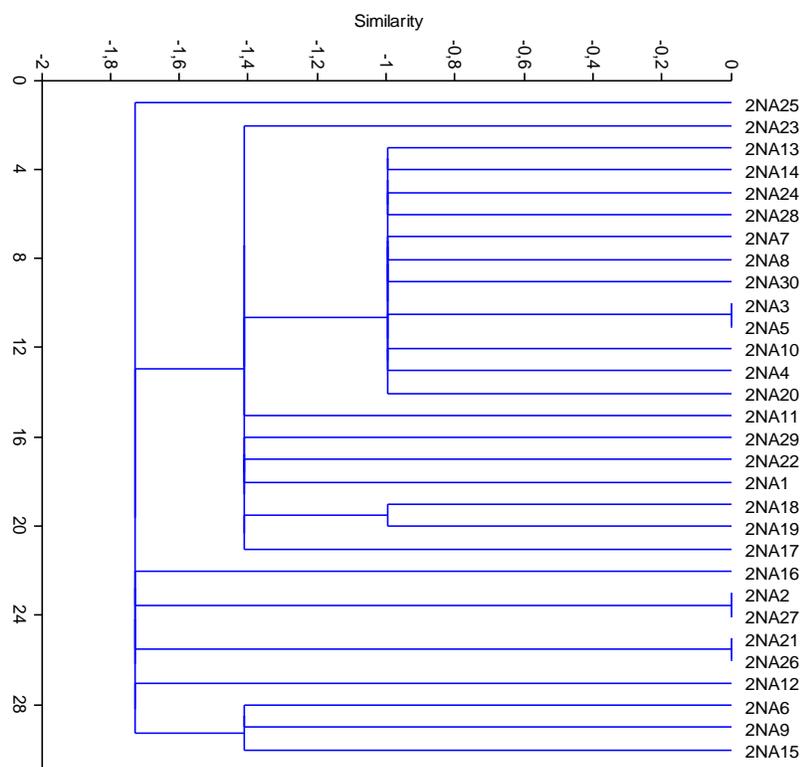
A19. Dendrograma de la comunidad de bacterias anaeróbicas aisladas de la zona MIN en T1



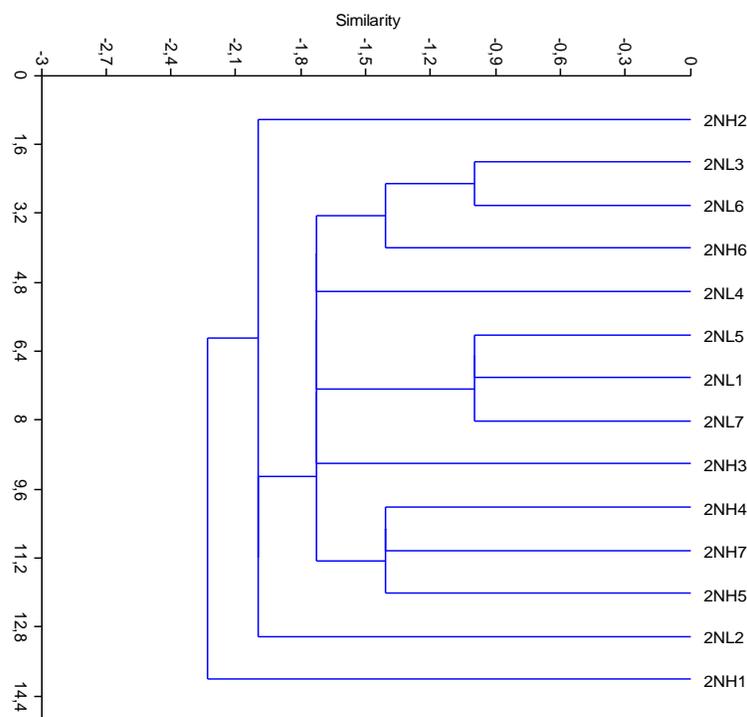
A20. Dendrograma de la comunidad de hongos aislados de la zona MIN en T1



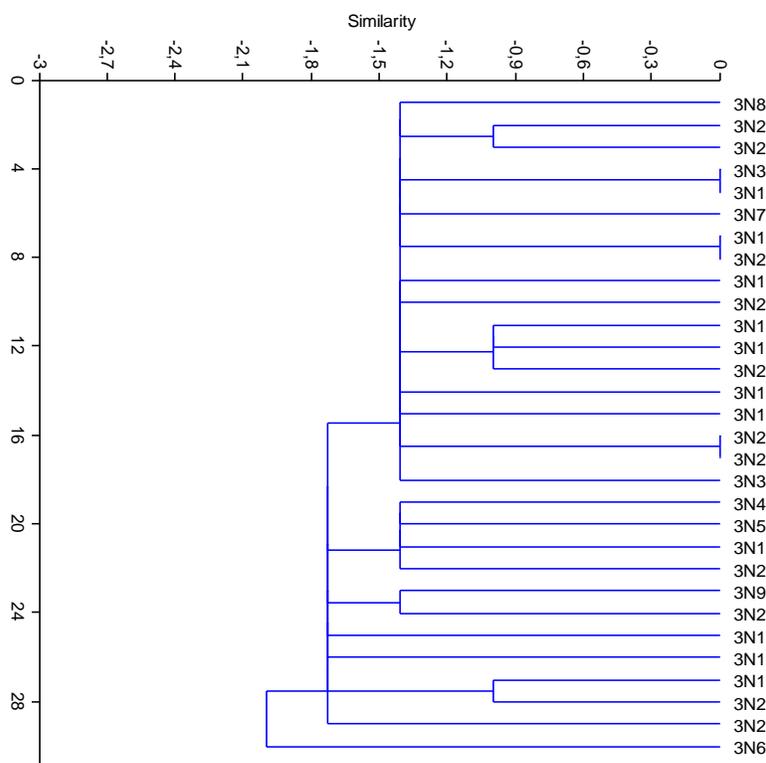
A21. Dendrograma de la comunidad de bacterias aeróbicas aisladas de la zona MIN en T2



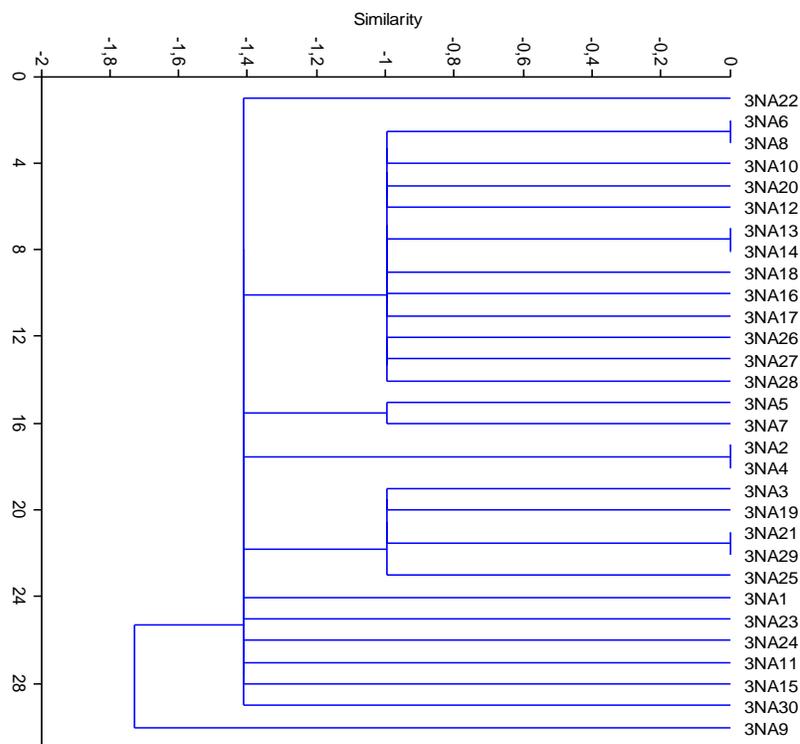
A22. Dendrograma de la comunidad de bacterias anaeróbicas aisladas de la zona MIN en T2



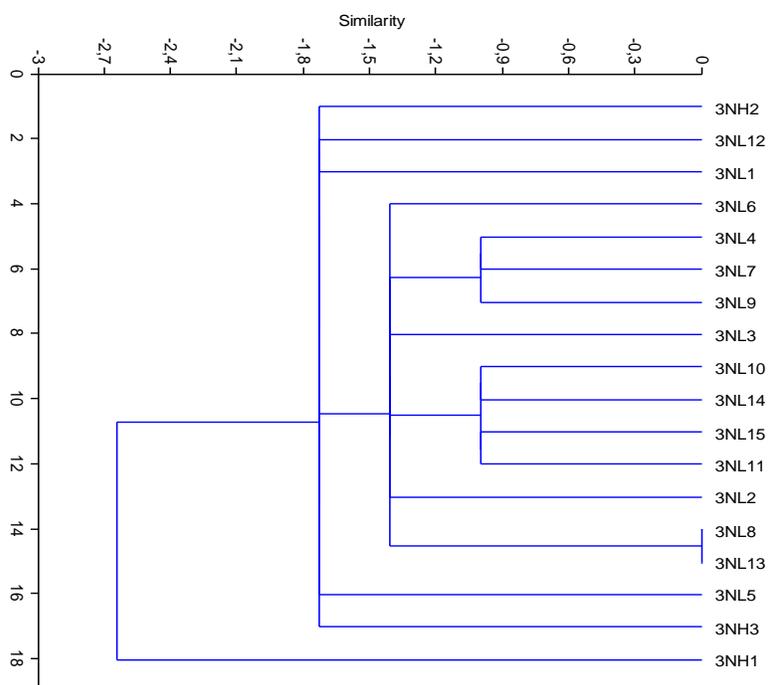
A23. Dendrograma de la comunidad de hongos aislados de la zona MIN en T2



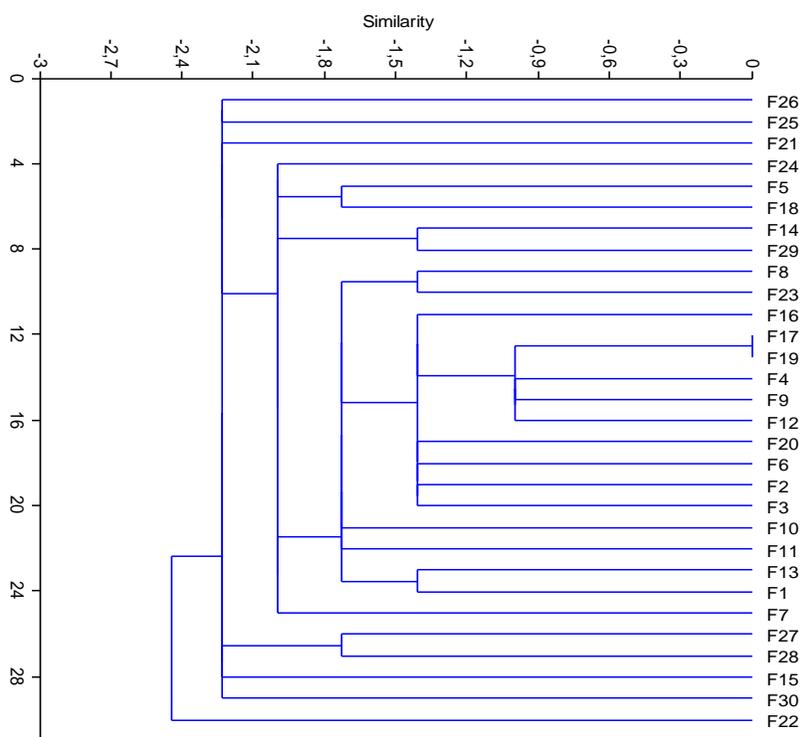
A24. Dendrograma de la comunidad de bacterias aeróbicas aisladas de la zona MIN en T3



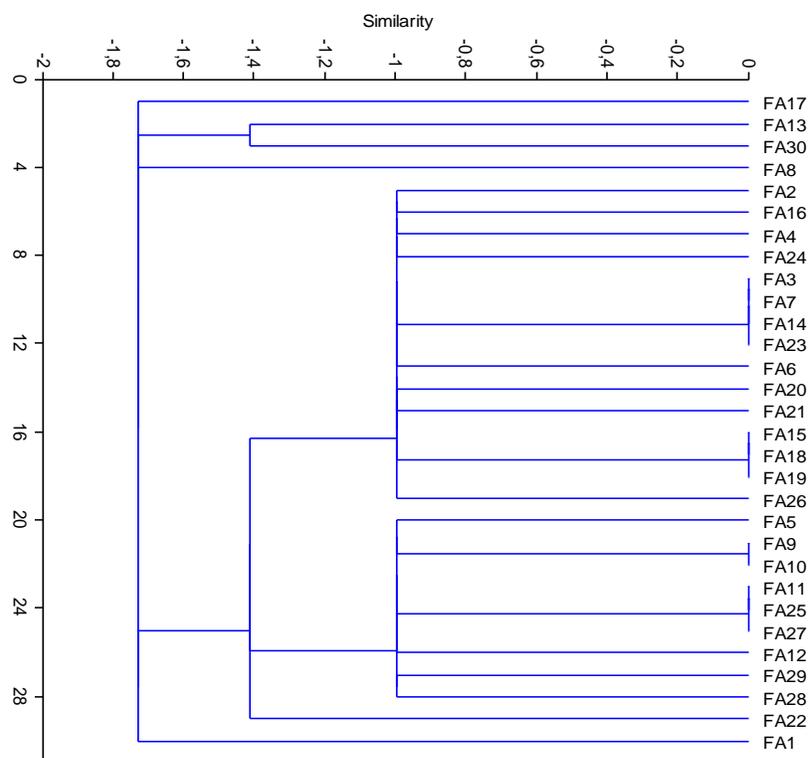
A25. Dendrograma de la comunidad de bacterias anaeróbicas aisladas de la zona MIN en T3



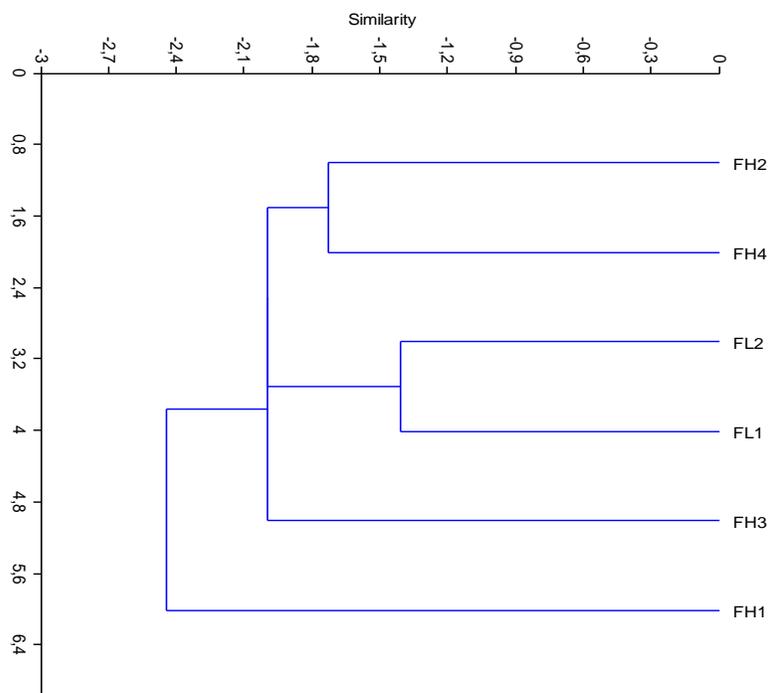
A26. Dendrograma de la comunidad de hongos aislados de la zona MIN en T3



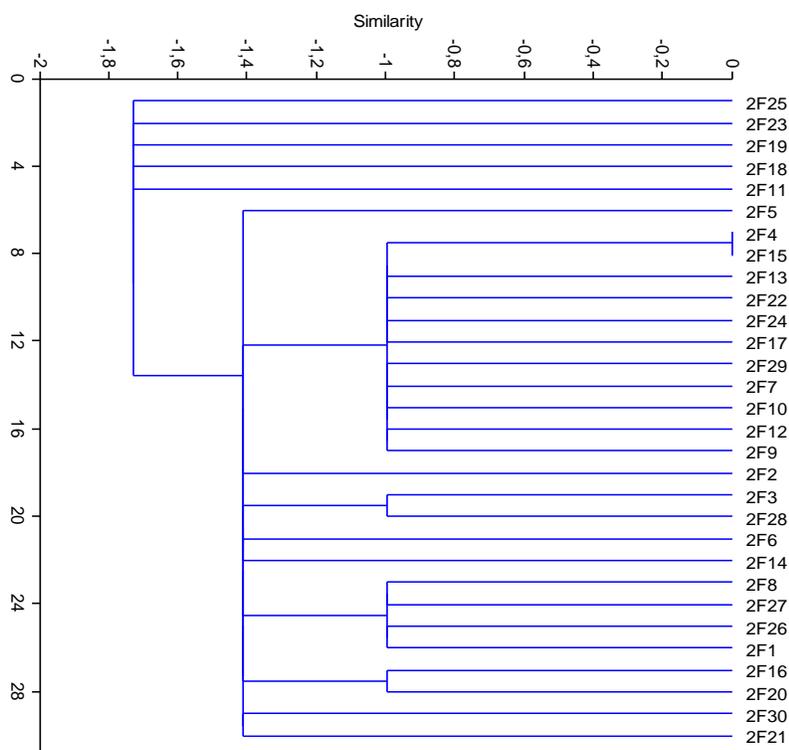
A27. Dendrograma de la comunidad de bacterias aeróbicas aisladas de la zona NF en T1



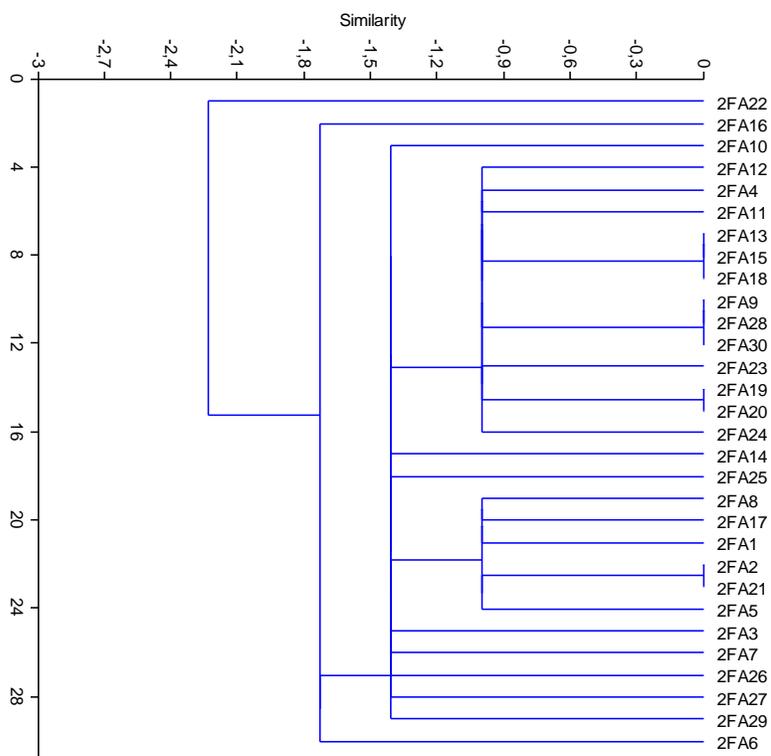
A28. Dendrograma de la comunidad de bacterias anaeróbicas aisladas de la zona NF en T1



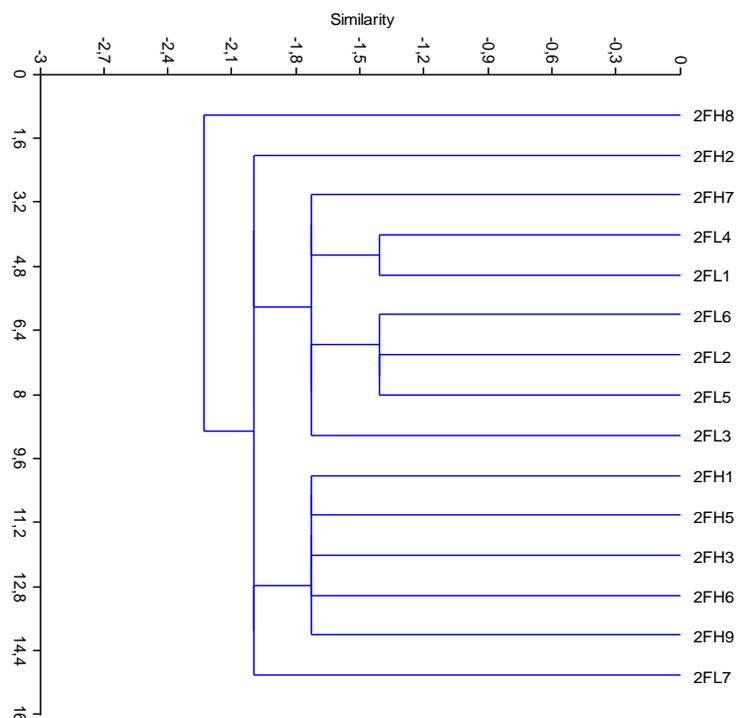
A29. Dendrograma de la comunidad de hongos aislados de la zona NF en T1



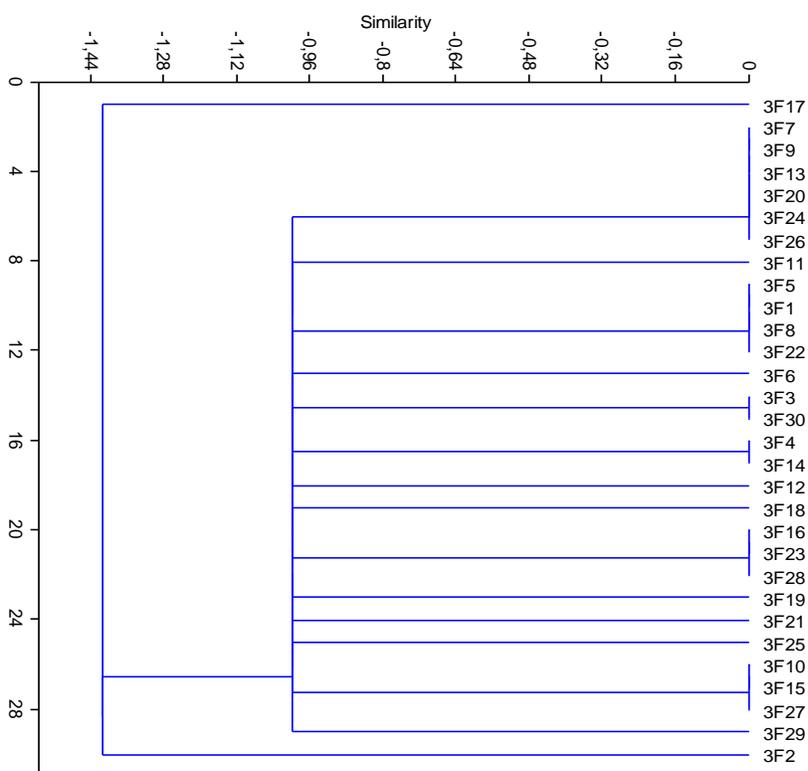
A30. Dendrograma de la comunidad de bacterias aeróbicas aisladas de la zona NF en T2



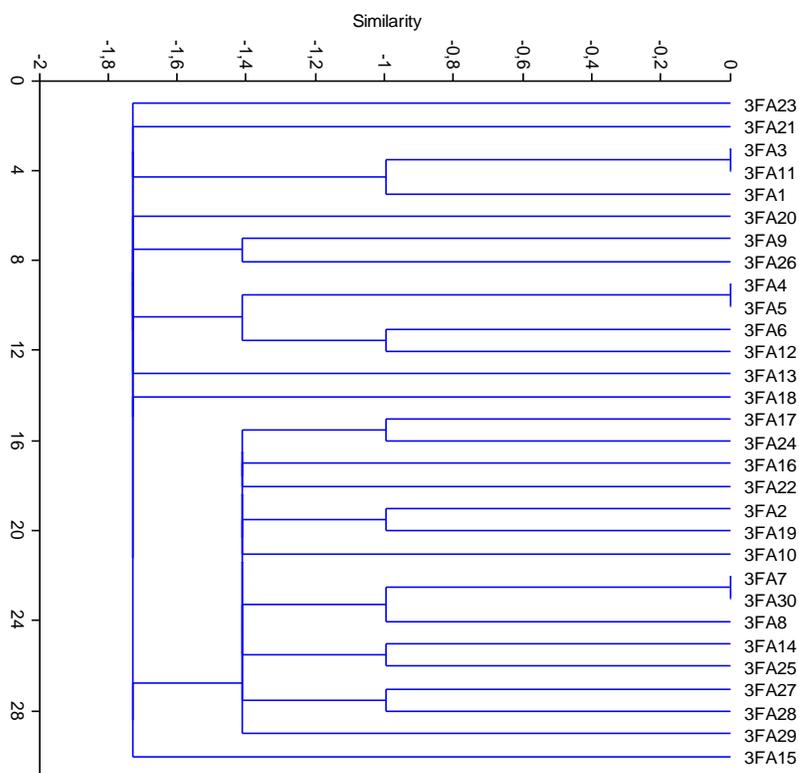
A31. Dendrograma de la comunidad de bacterias anaeróbicas aisladas de la zona NF en T2



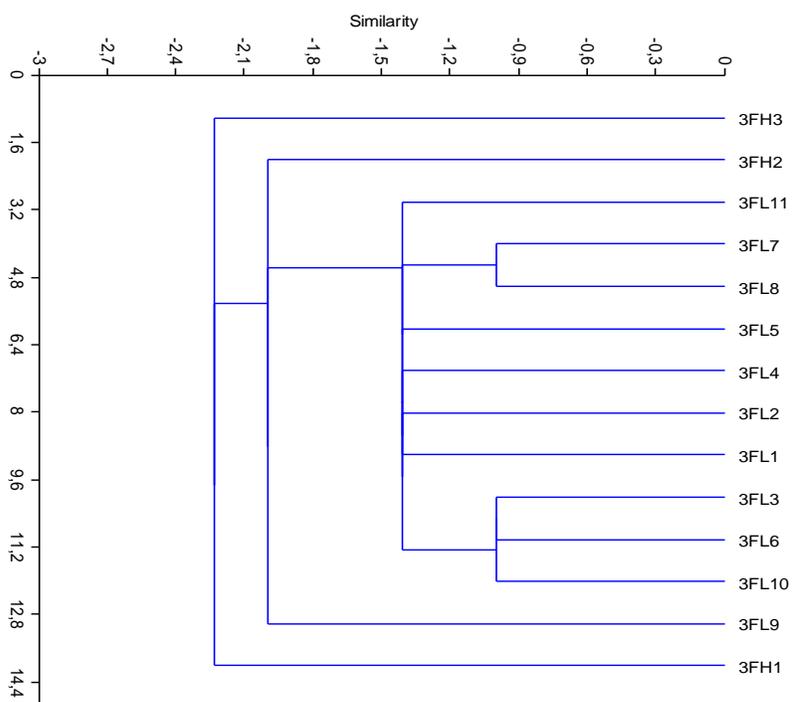
A32. Dendrograma de la comunidad de hongos aislados de la zona NF en T2



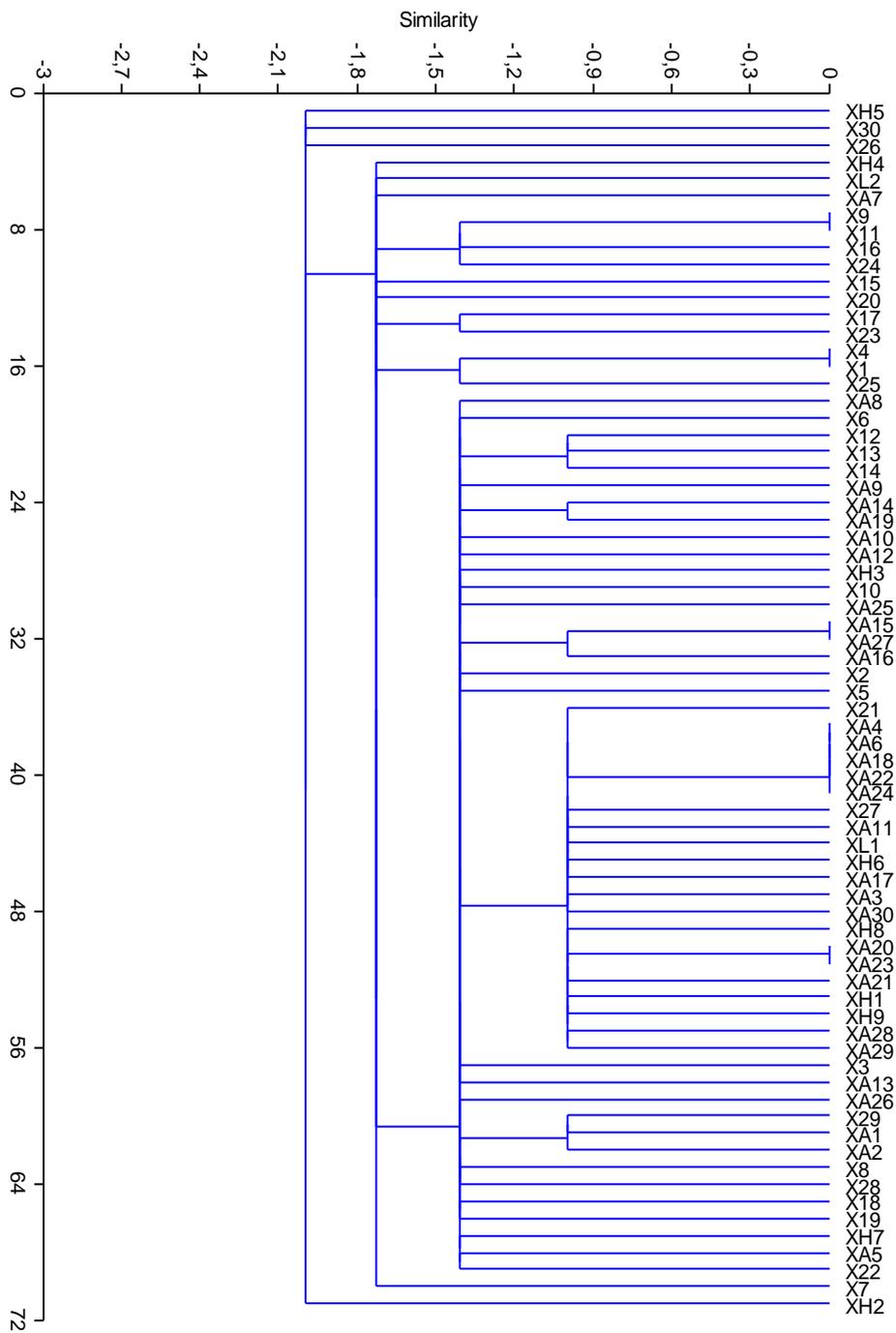
A33. Dendrograma de la comunidad de bacterias aeróbicas aisladas de la zona NF en T3



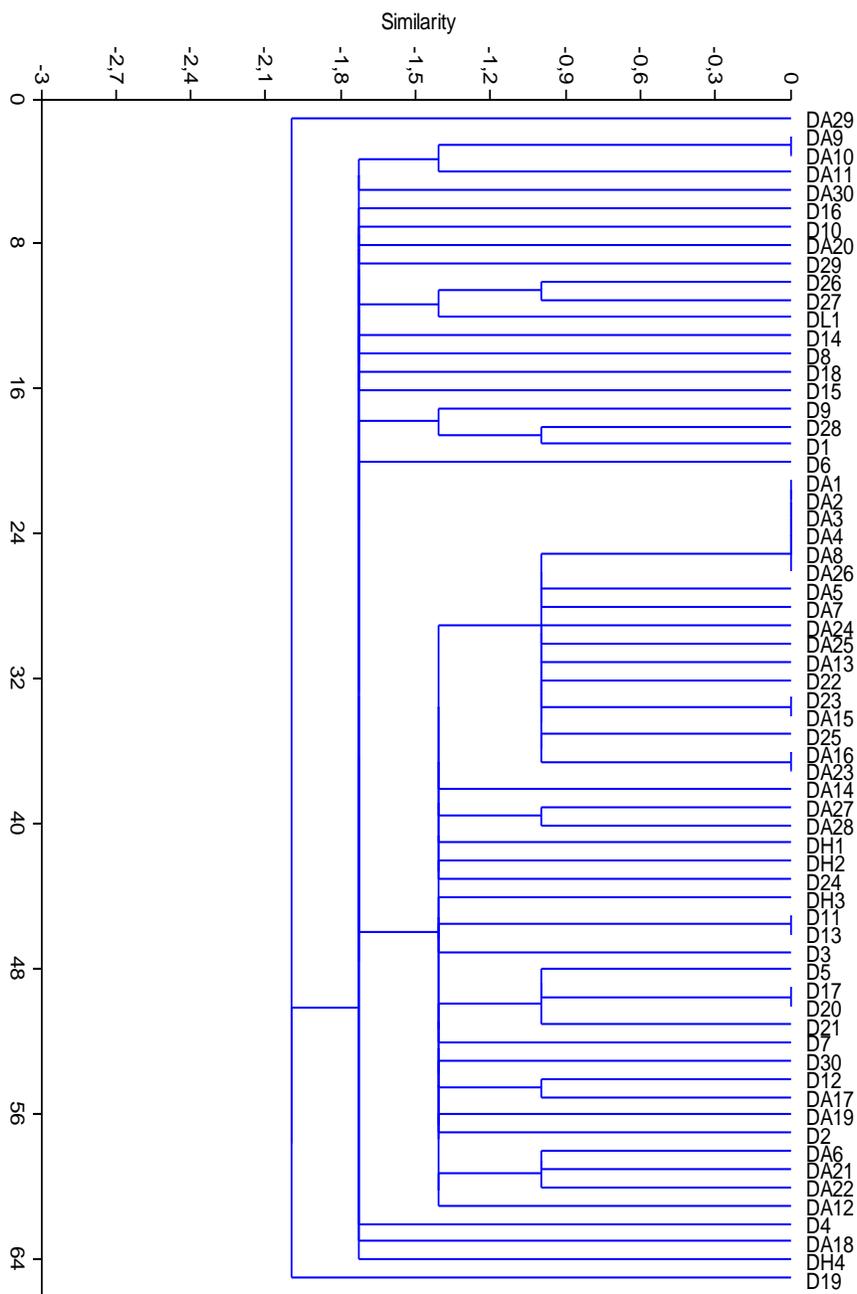
A34. Dendrograma de la comunidad de bacterias anaeróbicas aisladas de la zona NF en T3



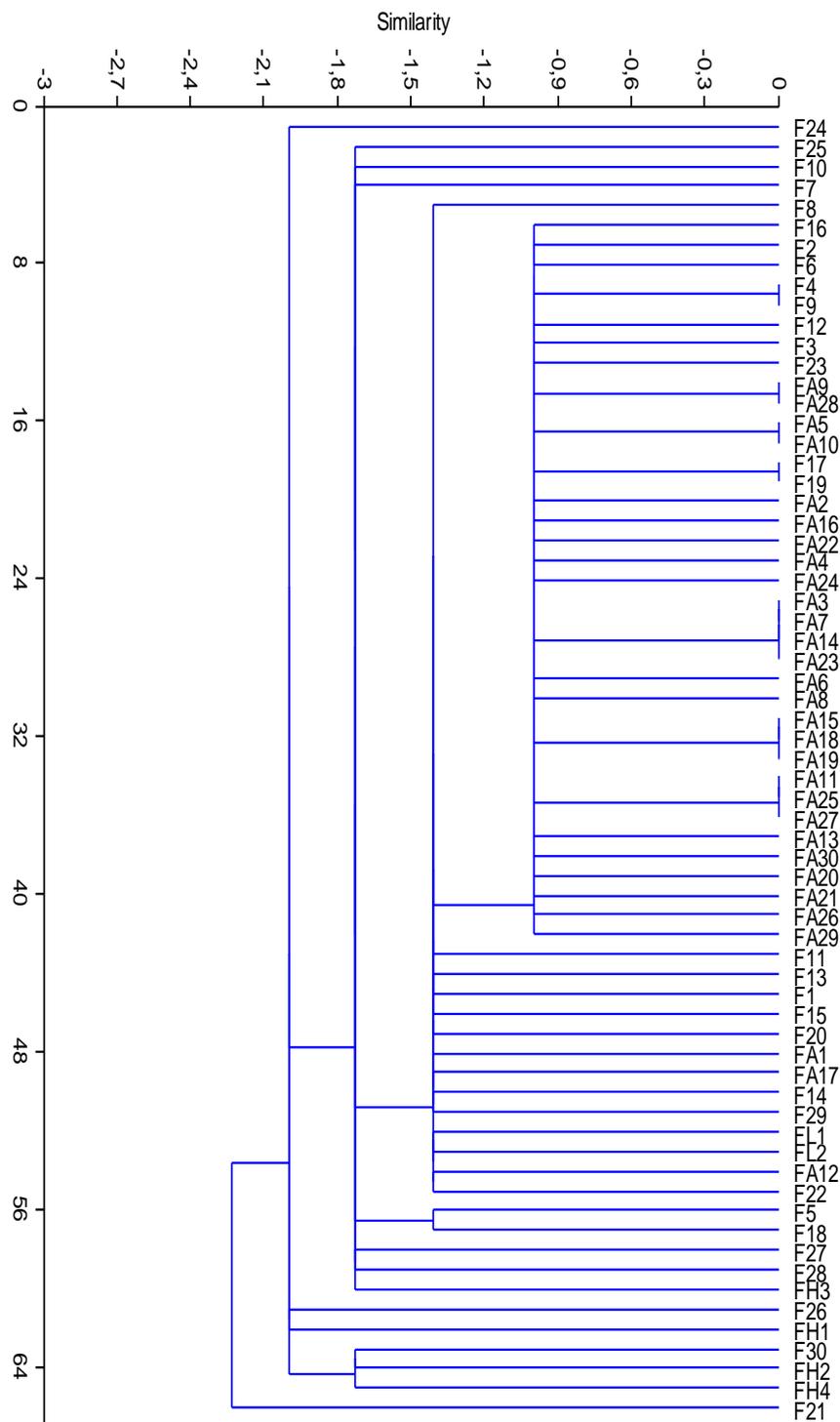
A35. Dendrograma de la comunidad de hongos aislados de la zona NF en T3



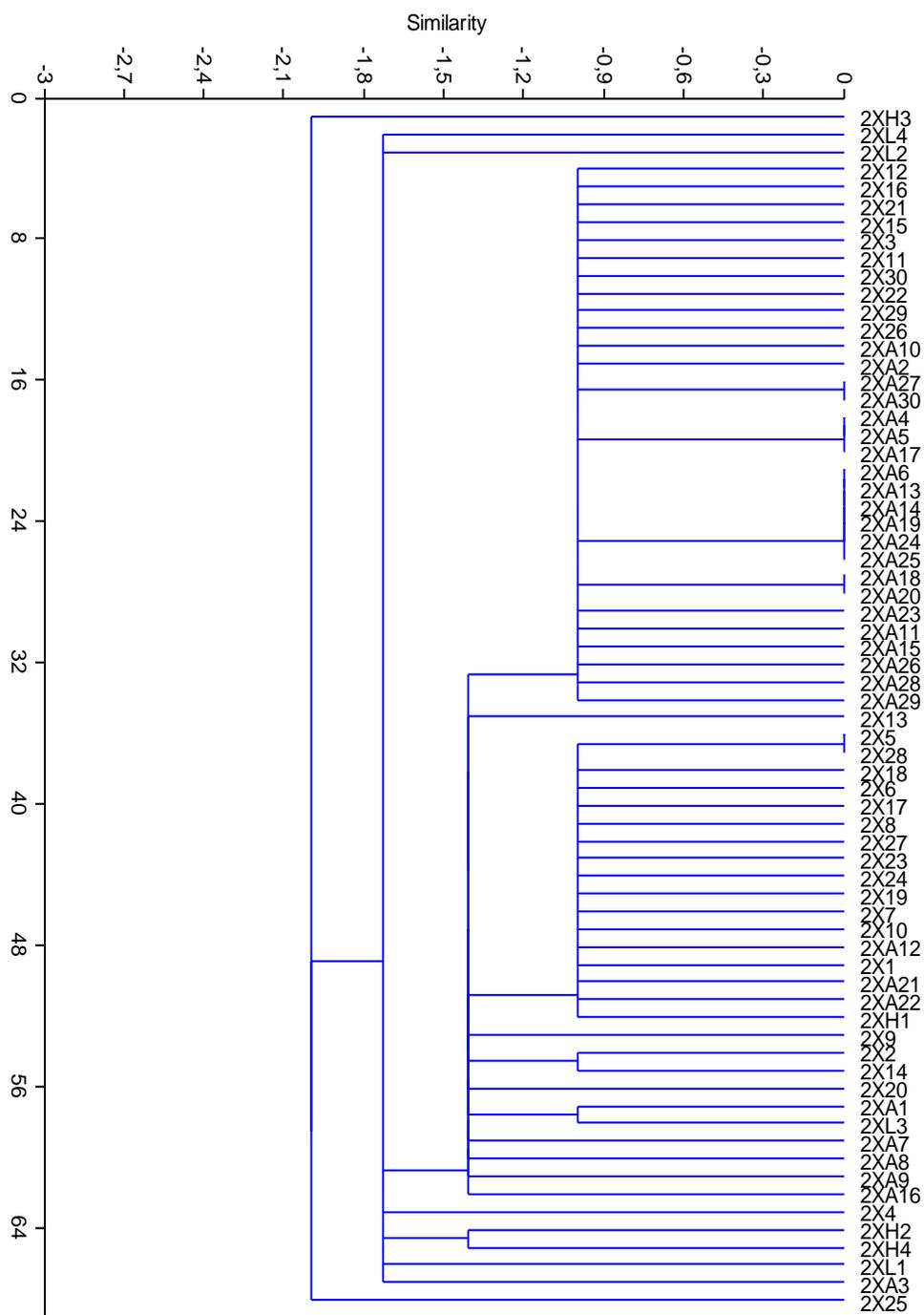
A36. Dendrograma de la comunidad microbiana de la zona MAX en T1



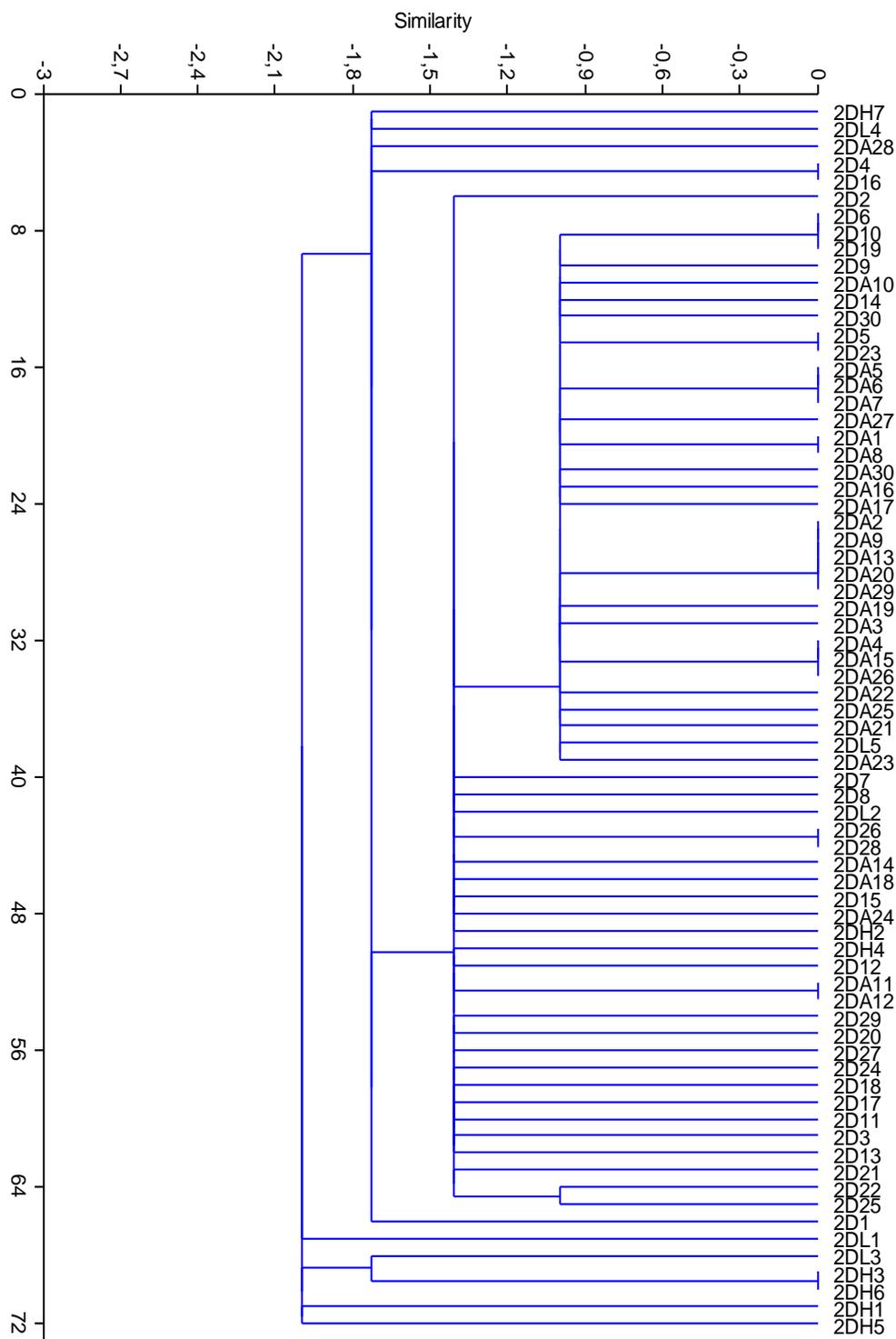
A37. Dendrograma de la comunidad microbiana de la zona MED en T1



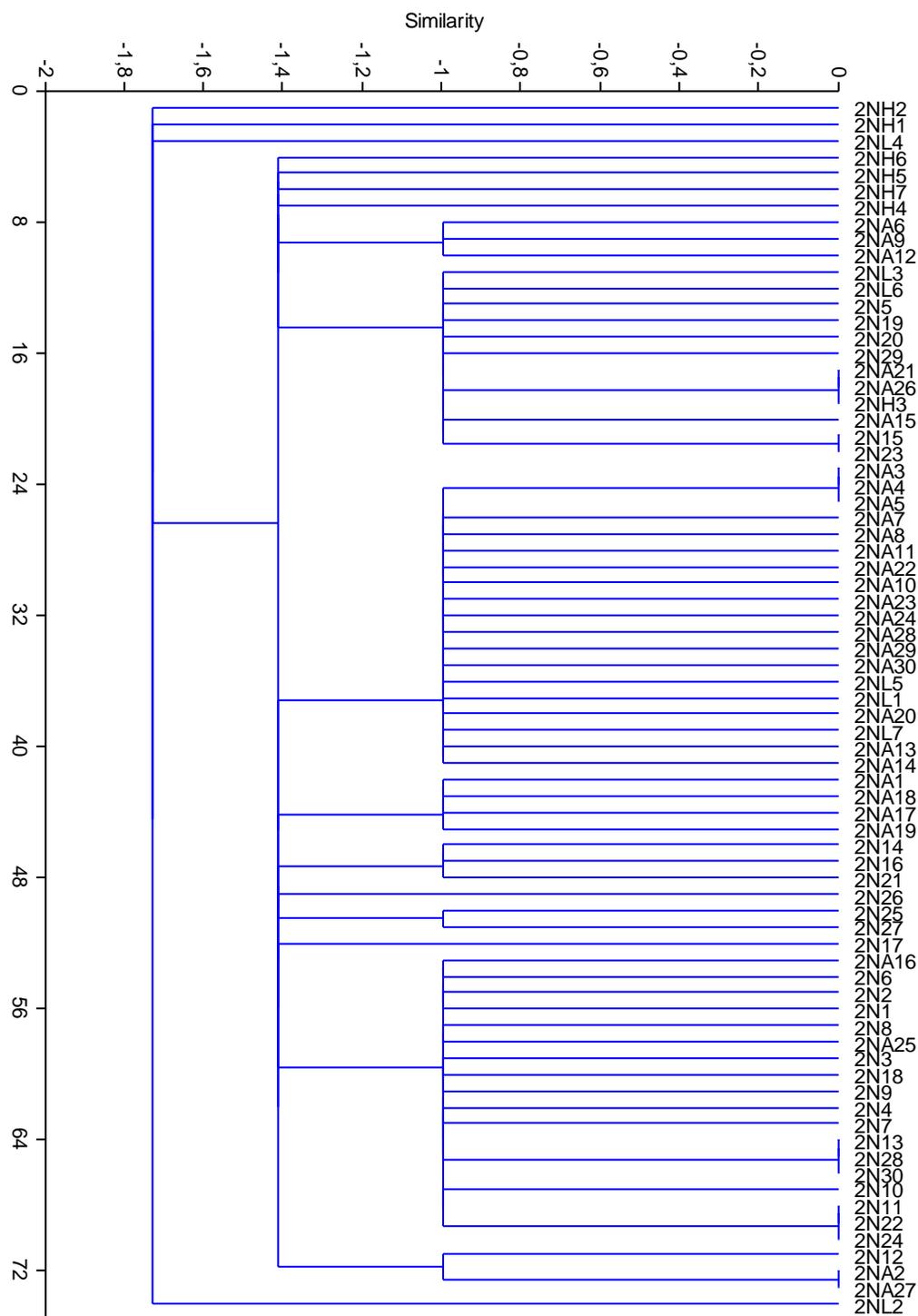
A38. Dendrograma de la comunidad microbiana de la zona NF en T1



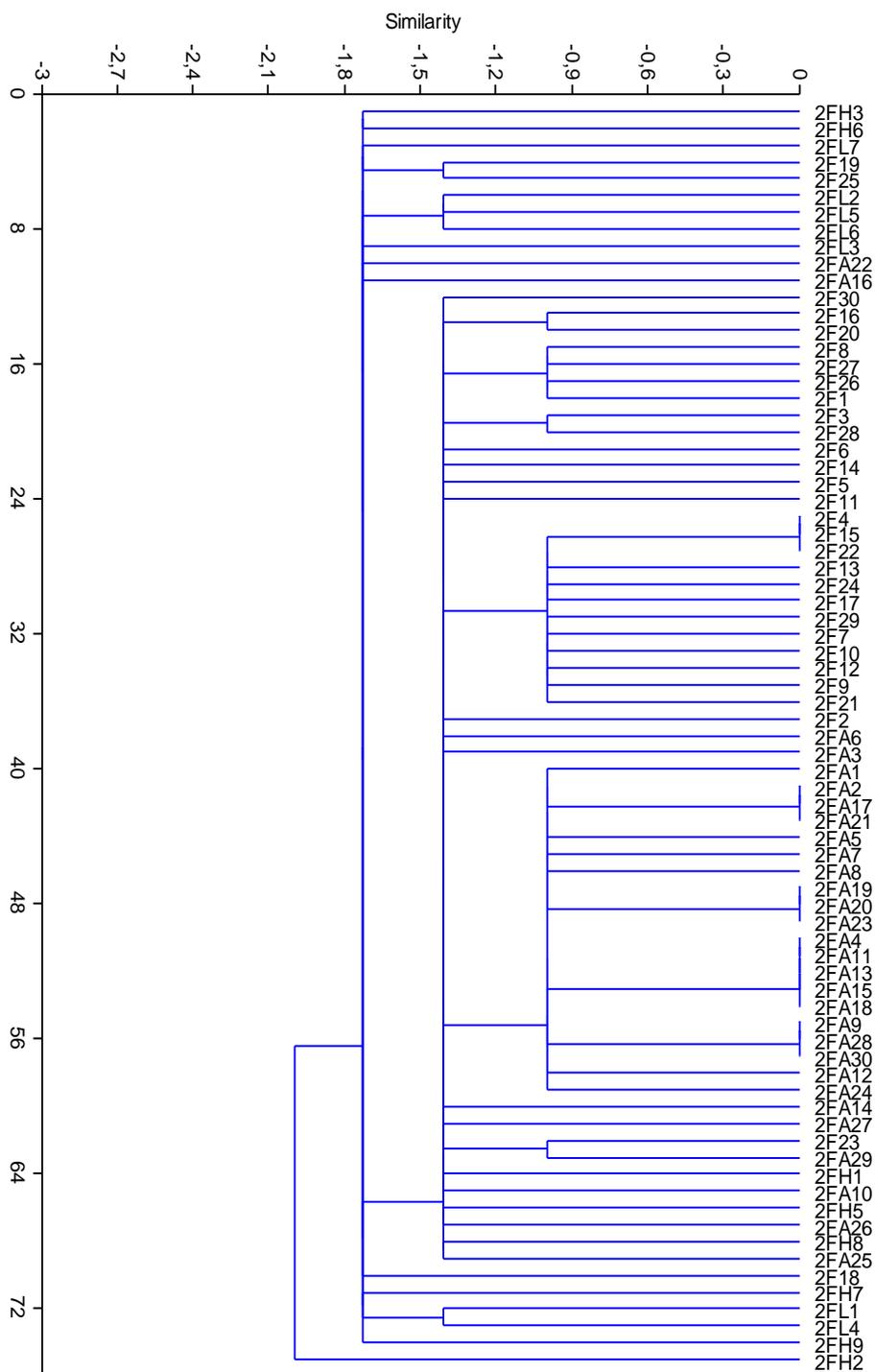
A39. Dendrograma de la comunidad microbiana de la zona MAX en T2



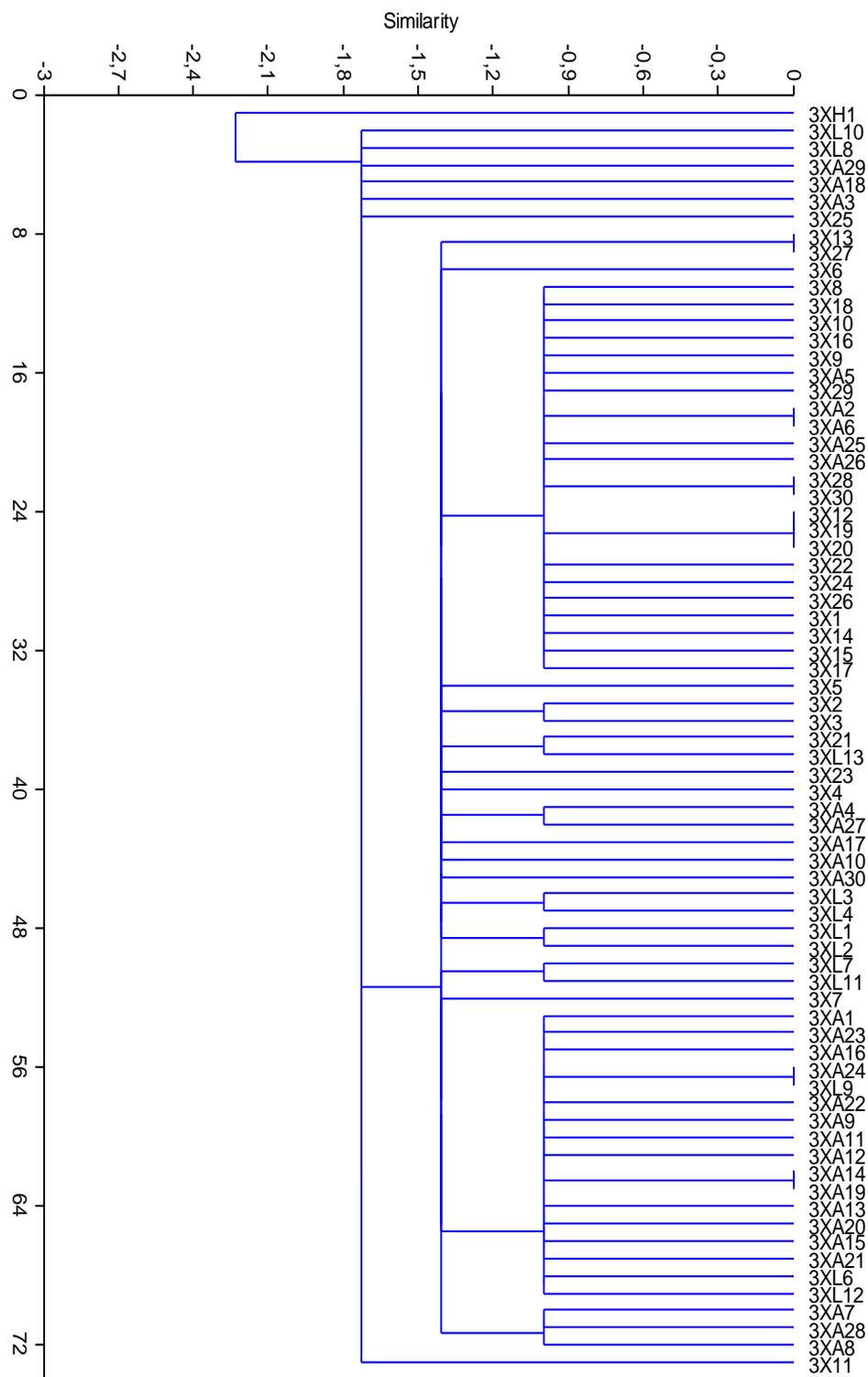
A40. Dendrograma de la comunidad microbiana de la zona MED en T2



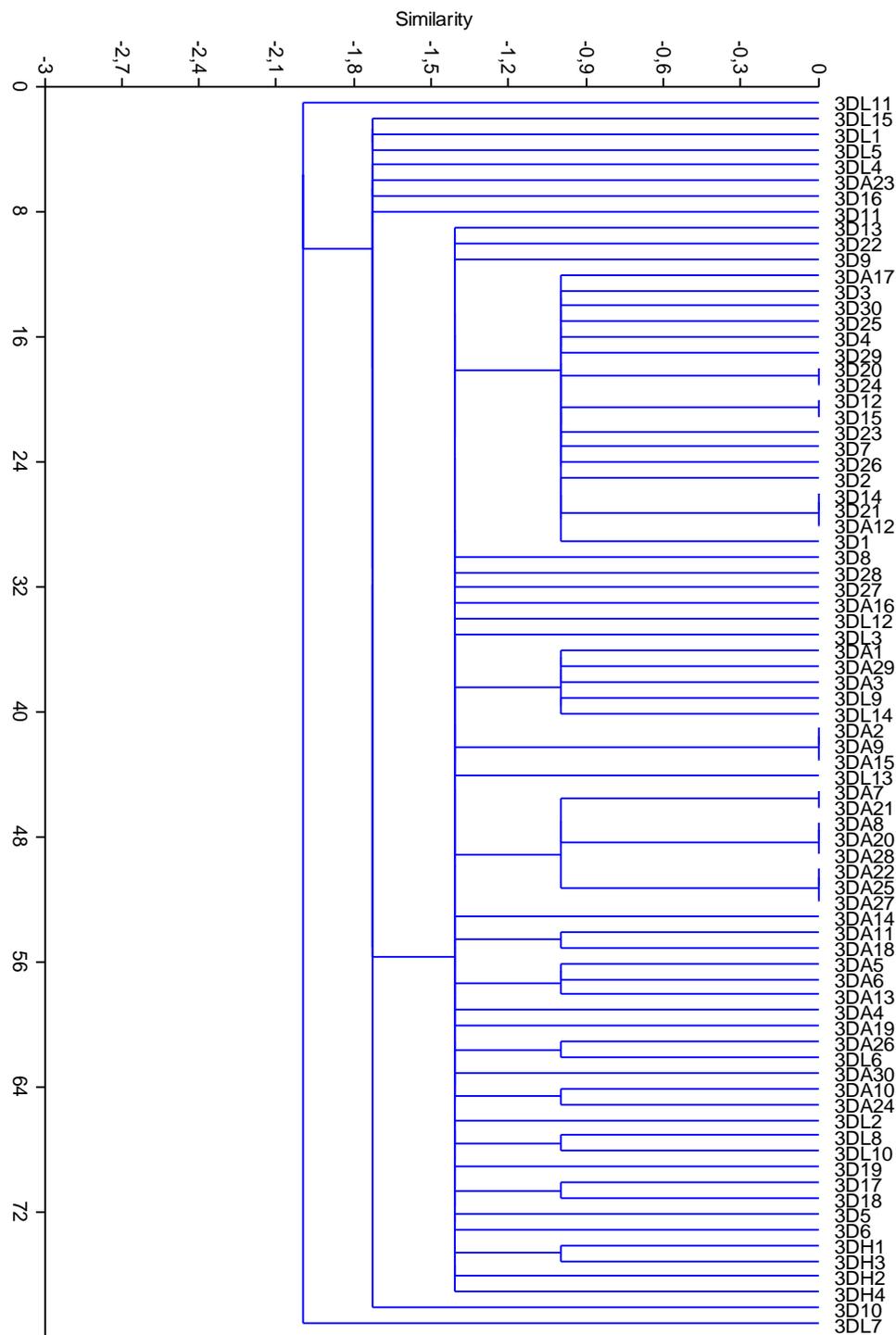
A41. Dendrograma de la comunidad microbiana de la zona MIN en T2



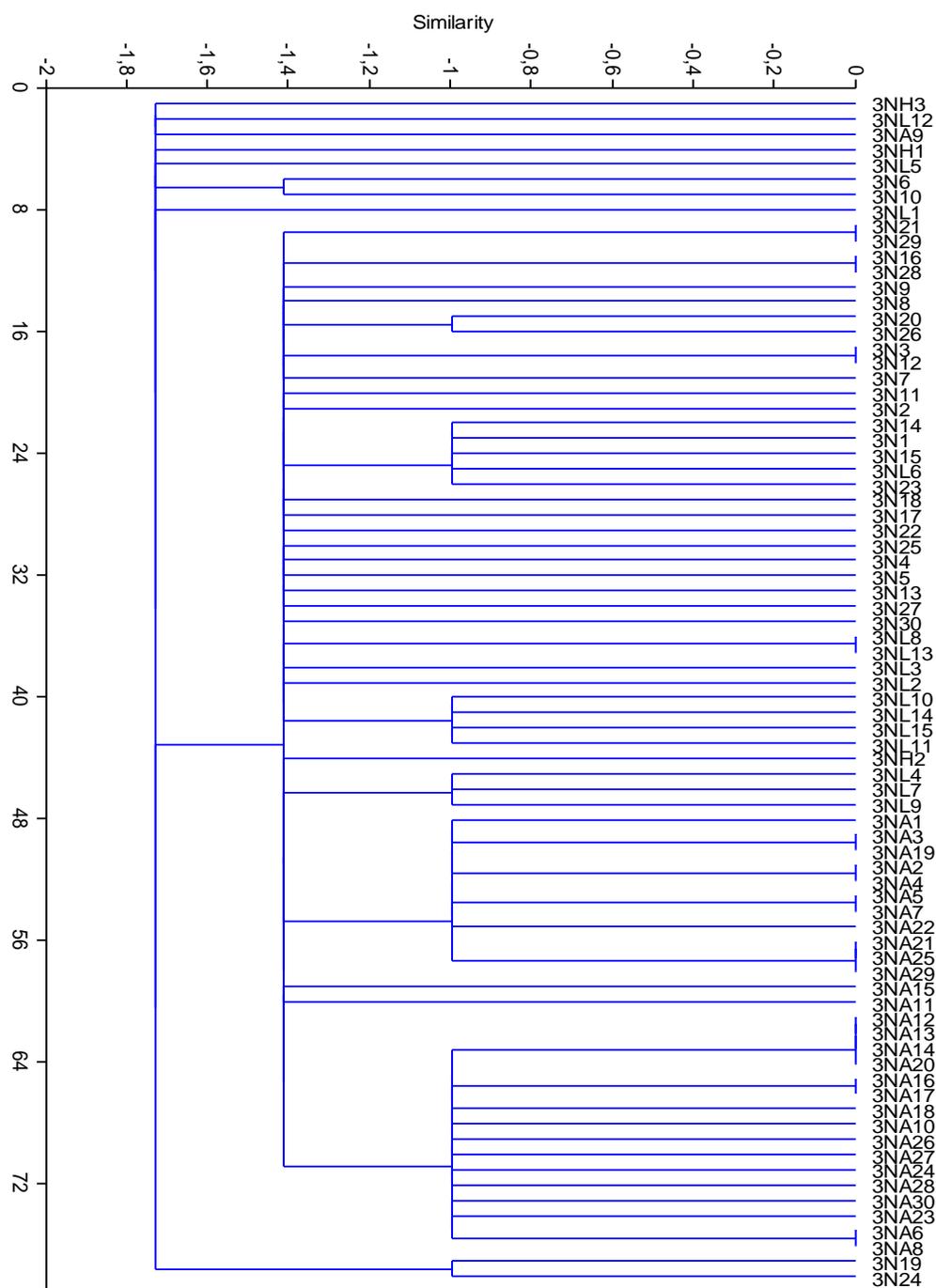
A42. Dendrograma de la comunidad microbiana de la zona NF en T2



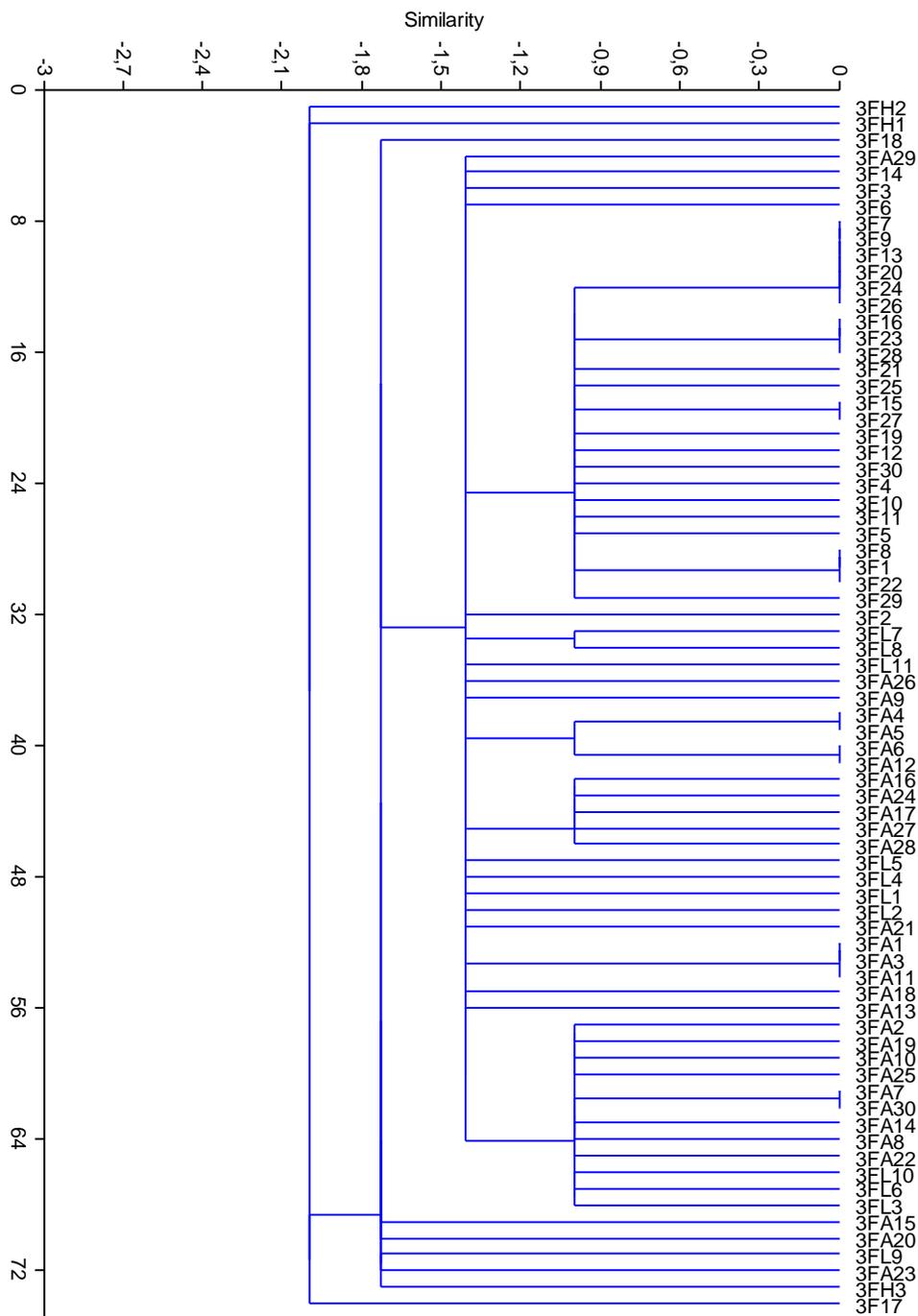
A43. Dendrograma de la comunidad microbiana de la zona MAX en T3



A44. Dendrograma de la comunidad microbiana de la zona MED en T3



A45. Dendrograma de la comunidad microbiana de la zona MIN en T3



A46. Dendrograma de la comunidad microbiana de la zona NF en T3

8.3. ANEXO B

B1. Perfiles Bioquímicos de los aislados bacterianos y fúngicos del gradiente de inundación del Río Mapire.

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
X1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1
X2	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1
X3	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1
X4	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1
X5	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1
X6	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1
X7	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0
X8	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1
X9	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1
X10	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1
X11	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1
X12	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1
X13	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
X14	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1
X15	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
X16	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
X17	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1
X18	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1
X19	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1
X20	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1
X21	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
X22	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1
X23	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1
X24	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
X25	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1
X26	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
X27	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α -ami	β -ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
X28	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
X29	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
X30	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
XA1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
XA2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
XA3	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
XA4	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
XA5	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
XA6	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
XA7	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1
XA8	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
XA9	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1
XA10	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1
XA11	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
XA12	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1
XA13	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1
XA14	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1
XA15	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
XA16	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
XA17	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
XA18	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
XA19	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1
XA20	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1
XA21	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1
XA22	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
XA23	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1
XA24	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
XA25	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
XA26	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
XA27	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
XA28	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
XA29	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
XA30	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
XL2	0	0	1	x	x	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1
XL3	0	0	1	x	x	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1
XH1	0	0	1	x	x	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1
XH2	1	0	0	x	x	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
XH3	1	0	0	x	x	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1
XH4	1	0	0	x	x	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1
XH5	1	1	0	x	x	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
XH6	0	0	1	x	x	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
XH7	0	0	1	x	x	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1
XH8	0	0	1	x	x	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
XH9	0	0	1	x	x	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1
D1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1
D2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
D3	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
D4	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1
D5	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1
D6	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1
D7	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1
D8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
D9	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1
D10	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
D11	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
D12	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1
D13	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
D14	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α -ami	β -ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
D15	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1
D16	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1
D17	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
D18	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
D19	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1
D20	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
D21	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1
D22	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1
D23	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1
D24	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1
D25	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1
D26	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1
D27	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
D28	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1
D29	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1
D30	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
DA1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
DA2	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
DA3	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
DA4	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
DA5	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
DA6	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
DA7	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1
DA8	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
DA9	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
DA10	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
DA11	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
DA12	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
DA13	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
DA14	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
DA15	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1
DA16	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
DA17	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
DA18	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
DA19	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
DA20	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
DA21	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
DA22	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
DA23	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
DA24	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
DA25	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
DA26	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
DA27	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
DA28	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
DA29	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1
DA30	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1
DL1	1	1	0	x	x	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1
DH1	0	1	1	x	x	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1
DH2	0	0	1	x	x	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1
DH3	0	0	1	x	x	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1
DH4	0	1	1	x	x	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1
N1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
N2	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1
N3	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1
N4	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1
N5	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1
N6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
N7	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α -ami	β -ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
N8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
N9	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1
N10	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1
N11	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
N12	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
N13	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1
N14	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1
N15	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1
N16	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
N17	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
N18	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1
N19	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
N20	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
N21	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
N22	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1
N23	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1
N24	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1
N25	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1
N26	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1
N27	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1
N28	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1
N29	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1
N30	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1
NA1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
NA2	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
NA3	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
NA4	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1
NA5	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
NA6	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
NA7	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1
NA8	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
NA9	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1
NA10	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
NA11	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
NA12	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
NA13	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
NA14	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
NA15	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
NA16	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
NA17	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
NA18	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
NA19	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
NA20	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
NA21	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
NA22	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
NA23	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
NA24	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
NA25	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
NA26	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
NA27	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
NA28	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
NA29	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
NA30	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
NL1	1	1	0	x	x	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
NL2	1	0	0	x	x	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1
NL3	0	0	1	x	x	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
NL4	1	1	0	x	x	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1
NH1	0	0	1	x	x	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
NH2	0	0	1	x	x	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
NH3	0	0	1	x	x	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1
F1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1
F2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1
F3	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1
F4	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1
F5	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1
F6	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1
F7	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1
F8	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1
F9	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1
F10	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1
F11	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1
F12	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1
F13	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1
F14	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1
F15	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1
F16	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1
F17	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
F18	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1
F19	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
F20	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0
F21	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0
F22	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
F23	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1
F24	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1
F25	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1
F26	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
F27	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
F28	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
F29	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1
F30	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1
FA1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
FA2	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1
FA3	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
FA4	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
FA5	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
FA6	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
FA7	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
FA8	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1
FA9	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
FA10	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
FA11	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
FA12	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
FA13	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
FA14	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
FA15	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
FA16	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
FA17	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
FA18	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
FA19	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
FA20	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
FA21	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
FA22	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1
FA23	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
FA24	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
FA25	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
FA26	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
FA27	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
FA28	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
FA29	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
FA30	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
FL1	0	0	1	x	x	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1
FL2	0	0	1	x	x	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
FH1	0	0	1	x	x	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1
FH2	0	0	1	x	x	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1
FH3	0	0	1	x	x	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1
FH4	0	0	1	x	x	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1
2X1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
2X2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
2X3	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1
2X4	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1
2X5	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
2X6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2X7	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
2X8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
2X9	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
2X10	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2X11	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1
2X12	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
2X13	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
2X14	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
2X15	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2X16	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
2X17	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2X18	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
2X19	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
2X20	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
2X21	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
2X22	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
2X23	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
2X24	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
2X25	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1
2X26	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
2X27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
2X28	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
2X29	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
2X30	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
2XA1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2XA2	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1
2XA3	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
2XA4	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2XA5	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2XA6	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2XA7	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
2XA8	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
2XA9	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
2XA10	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
2XA11	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2XA12	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2XA13	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2XA14	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2XA15	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2XA16	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1
2XA17	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2XA18	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
2XA19	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2XA20	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2XA21	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
2XA22	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
2XA23	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2XA24	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2XA25	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2XA26	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
2XA27	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2XA28	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
2XA29	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1
2XA30	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2XL1	1	1	0	x	x	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1
2XL2	0	0	1	x	x	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
2XL3	1	1	0	x	x	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1
2XL4	0	1	1	x	x	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
2XH1	0	0	1	x	x	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
2XH2	0	0	1	x	x	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1
2XH3	0	0	1	x	x	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1
2XH4	1	0	1	x	x	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1
2D1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1
2D2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
2D3	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
2D4	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
2D5	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2D6	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
2D7	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
2D8	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
2D9	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α -ami	β -ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
2D10	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
2D11	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
2D12	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
2D13	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2D14	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1
2D15	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
2D16	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
2D17	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
2D18	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
2D19	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
2D20	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
2D21	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
2D22	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
2D23	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2D24	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1
2D25	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
2D26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
2D27	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
2D28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
2D29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
2D30	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
2DA1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2DA2	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2DA3	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2DA4	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2DA5	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
2DA6	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
2DA7	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
2DA8	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
2DA9	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2DA10	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2DA11	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2DA12	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2DA13	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2DA14	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1
2DA15	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2DA16	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
2DA17	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
2DA18	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2DA19	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
2DA20	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2DA21	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
2DA22	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
2DA23	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2DA24	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
2DA25	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1
2DA26	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2DA27	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
2DA28	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1
2DA29	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2DA30	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1
2DL1	0	1	1	x	x	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1
2DL2	1	1	0	x	x	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1
2DL3	1	0	1	x	x	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
2DL4	0	0	1	x	x	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1
2DL5	1	1	0	x	x	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2DH1	0	0	1	x	x	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
2DH2	1	0	1	x	x	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α -ami	β -ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
2DH3	1	0	1	x	x	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
2DH4	0	0	0	x	x	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
2DH5	0	0	1	x	x	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1
2DH6	1	0	1	x	x	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
2DH7	0	0	1	x	x	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
2N1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1
2N2	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1
2N3	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
2N4	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
2N5	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
2N6	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
2N7	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
2N8	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1
2N9	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2N10	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2N11	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2N12	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2N13	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
2N14	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
2N15	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2N16	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
2N17	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
2N18	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
2N19	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
2N20	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
2N21	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
2N22	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2N23	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2N24	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
2N25	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1
2N26	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
2N27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
2N28	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
2N29	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
2N30	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
2NA1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
2NA2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2NA3	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2NA4	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2NA5	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2NA6	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
2NA7	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
2NA8	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1
2NA9	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2NA10	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
2NA11	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
2NA12	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
2NA13	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
2NA14	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1
2NA15	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2NA16	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
2NA17	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2NA18	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1
2NA19	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1
2NA20	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2NA21	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
2NA22	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
2NA23	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
2NA24	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
2NA25	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
2NA26	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
2NA27	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2NA28	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
2NA29	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2NA30	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2NL1	1	1	0	x	x	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2NL2	1	0	0	x	x	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1
2NL3	0	0	1	x	x	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
2NL4	1	0	1	x	x	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1
2NL5	1	1	0	x	x	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2NL6	0	0	1	x	x	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2NL7	1	1	0	x	x	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
2NH1	0	0	1	x	x	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1
2NH2	0	0	1	x	x	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
2NH3	0	0	1	x	x	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
2NH4	0	0	1	x	x	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1
2NH5	0	1	1	x	x	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
2NH6	1	0	1	x	x	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
2NH7	0	0	1	x	x	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1
2F1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1
2F2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1
2F3	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
2F4	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
2F5	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
2F6	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
2F7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
2F8	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
2F9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
2F10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2F11	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1
2F12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
2F13	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
2F14	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
2F15	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
2F16	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
2F17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
2F18	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1
2F19	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1
2F20	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
2F21	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
2F22	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
2F23	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
2F24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1
2F25	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1
2F26	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1
2F27	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1
2F28	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2F29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
2F30	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
2FA1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
2FA2	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
2FA3	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
2FA4	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2FA5	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
2FA6	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
2FA7	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
2FA8	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1
2FA9	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
2FA10	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2FA11	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2FA12	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
2FA13	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2FA14	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1
2FA15	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2FA16	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0
2FA17	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
2FA18	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2FA19	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2FA20	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2FA21	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
2FA22	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
2FA23	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2FA24	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
2FA25	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
2FA26	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1
2FA27	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1
2FA28	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
2FA29	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1
2FA30	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
2FL1	0	1	1	x	x	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
2FL2	0	0	1	x	x	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
2FL3	0	0	1	x	x	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1
2FL4	0	1	1	x	x	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
2FL5	0	0	1	x	x	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1
2FL6	0	0	1	x	x	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
2FL7	0	0	1	x	x	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1
2FH1	0	0	1	x	x	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1
2FH2	0	0	1	x	x	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2FH3	0	0	0	x	x	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1
2FH5	1	0	1	x	x	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1
2FH6	0	0	1	x	x	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1
2FH7	0	1	1	x	x	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0
2FH8	1	1	0	x	x	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1
2FH9	1	0	1	x	x	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1
3X1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1
3X2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
3X3	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1
3X4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1
3X5	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1
3X6	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
3X7	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
3X8	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
3X9	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
3X10	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3X11	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1
3X12	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1
3X13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
3X14	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
3X15	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3X16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3X17	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1
3X18	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3X19	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1
3X20	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
3X21	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
3X22	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1
3X23	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
3X24	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1
3X25	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1
3X26	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3X27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
3X28	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3X29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
3X30	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3XA1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1
3XA2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
3XA3	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3XA4	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
3XA5	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
3XA6	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
3XA7	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
3XA8	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
3XA9	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1
3XA10	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
3XA11	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1
3XA12	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
3XA13	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1
3XA14	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1
3XA15	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0
3XA16	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1
3XA17	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3XA18	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0
3XA19	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
3XA20	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1
3XA21	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1
3XA22	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
3XA23	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1
3XA24	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
3XA25	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
3XA26	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3XA27	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1
3XA28	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
3XA29	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1
3XA30	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1
3XL1	0	0	1	x	x	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
3XL2	0	0	1	x	x	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
3XL3	0	0	1	x	x	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
3XL4	0	0	1	x	x	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
3XL6	0	0	1	x	x	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
3XL7	1	0	1	x	x	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
3XL8	1	1	0	x	x	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
3XL9	0	0	1	x	x	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
3XL10	0	1	1	x	x	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1
3XL11	1	0	1	x	x	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
3XL12	0	0	1	x	x	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1
3XL13	1	1	0	x	x	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
3XH1	1	0	1	x	x	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1
3D1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1
3D2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
3D3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1
3D4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
3D5	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
3D6	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
3D7	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3D8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
3D9	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
3D10	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1
3D11	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1
3D12	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3D13	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
3D14	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3D15	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3D16	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
3D17	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
3D18	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
3D19	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3D20	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
3D21	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3D22	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
3D23	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
3D24	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
3D25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3D26	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3D27	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
3D28	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
3D29	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3D30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3DA1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1
3DA2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
3DA3	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3DA4	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
3DA5	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3DA6	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3DA7	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3DA8	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3DA9	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
3DA10	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1
3DA11	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1
3DA12	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3DA13	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3DA14	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
3DA15	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
3DA16	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
3DA17	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
3DA18	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1
3DA19	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
3DA20	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3DA21	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3DA22	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
3DA23	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
3DA24	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1
3DA25	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
3DA26	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3DA27	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
3DA28	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3DA29	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
3DA30	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1
3DL1	0	1	1	x	x	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3DL2	0	0	1	x	x	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1
3DL3	0	0	1	x	x	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
3DL4	0	0	1	x	x	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
3DL5	1	0	1	x	x	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
3DL6	1	1	0	x	x	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3DL7	1	0	1	x	x	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1
3DL8	0	0	1	x	x	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
3DL9	1	0	1	x	x	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1
3DL10	0	0	1	x	x	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
3DL11	0	0	1	x	x	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1
3DL12	1	0	1	x	x	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1
3DL13	0	0	1	x	x	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3DL14	0	0	1	x	x	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1
3DL15	0	1	1	x	x	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1
3DH1	0	0	1	x	x	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1
3DH2	0	0	1	x	x	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1
3DH3	0	0	0	x	x	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1
3DH4	0	0	1	x	x	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1
3N1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3N2	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3N3	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
3N4	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
3N5	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
3N6	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1
3N7	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
3N8	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
3N9	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1
3N10	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1
3N11	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
3N12	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
3N13	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α -ami	β -ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
3N14	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3N15	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0
3N16	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
3N17	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
3N18	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1
3N19	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
3N20	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3N21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
3N22	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1
3N23	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3N24	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
3N25	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1
3N26	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
3N27	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
3N28	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
3N29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
3N30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3NA1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3NA2	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
3NA3	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3NA4	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
3NA5	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
3NA6	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
3NA7	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
3NA8	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
3NA9	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3NA10	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
3NA11	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1
3NA12	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α -ami	β -ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
3NA13	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
3NA14	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
3NA15	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1
3NA16	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3NA17	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3NA18	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
3NA19	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3NA20	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
3NA21	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
3NA22	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
3NA23	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
3NA24	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1
3NA25	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
3NA26	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3NA27	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0
3NA28	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3NA29	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
3NA30	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1
3NL1	0	1	0	x	x	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1
3NL2	0	0	1	x	x	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
3NL3	1	0	1	x	x	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1
3NL4	0	1	1	x	x	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1
3NL5	1	0	1	x	x	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1
3NL6	1	0	0	x	x	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1
3NL7	0	1	1	x	x	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1
3NL8	1	1	0	x	x	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
3NL9	0	0	1	x	x	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1
3NL10	0	0	1	x	x	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1
3NL11	1	0	1	x	x	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
3NL12	0	1	0	x	x	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1
3NL13	1	1	0	x	x	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
3NL14	1	0	1	x	x	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1
3NL15	1	0	1	x	x	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
3NH1	0	0	1	x	x	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
3NH2	1	0	1	x	x	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1
3NH3	0	1	1	x	x	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1
3F1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1
3F2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1
3F3	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3F4	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
3F5	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1
3F6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
3F7	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
3F8	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1
3F9	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
3F10	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1
3F11	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1
3F12	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
3F13	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
3F14	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
3F15	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1
3F16	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1
3F17	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
3F18	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1
3F19	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
3F20	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
3F21	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1
3F22	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α -ami	β -ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
3F23	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1
3F24	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
3F25	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1
3F26	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
3F27	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1
3F28	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1
3F29	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1
3F30	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
3FA1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
3FA2	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3FA3	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
3FA4	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3FA5	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3FA6	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3FA7	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1
3FA8	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1
3FA9	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1
3FA10	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
3FA11	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
3FA12	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3FA13	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
3FA14	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1
3FA15	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
3FA16	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
3FA17	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1
3FA18	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
3FA19	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
3FA20	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
3FA21	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1

Cepa	Glu	Lac	Pep	Gas	H ₂ S	α-ami	β-ami	Pec	Cel	Lig	Qui	Gel	Twn	NO ₂	N ₂	Ure	Pi	Po
3FA22	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
3FA23	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
3FA24	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
3FA25	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1
3FA26	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1
3FA27	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
3FA28	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
3FA29	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1
3FA30	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1
3FL1	0	0	1	x	x	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1
3FL2	0	0	0	x	x	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1
3FL3	1	0	1	x	x	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1
3FL4	1	0	1	x	x	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1
3FL5	0	1	1	x	x	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1
3FL6	1	0	1	x	x	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1
3FL7	0	0	1	x	x	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
3FL8	0	0	1	x	x	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
3FL9	1	1	0	x	x	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
3FL10	1	0	1	x	x	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1
3FL11	0	0	1	x	x	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1
3FH1	1	0	1	x	x	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1
3FH2	1	0	1	x	x	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
3FH3	0	0	1	x	x	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1

(1: positivo; 0: negativo, x: no determinado). Glu, metabolismo de glucosa. Lac, metabolismo de lactosa. Pep, metabolismo de peptonas. Gas, producción de gas. H₂S, sulfatoreducción. α-ami, hidrólisis parcial de almidón. β-ami, hidrólisis completa de almidón. Pec, degradación de pectina. Cel, degradación de celulosa. Lig, degradación de lignina. Qui, degradación de quitina. Gel, degradación de proteínas. Twn, degradación de lípidos. NO₂, reducción de nitratos a nitritos. N₂, denitrificación. Ure, mineralización de urea. Pi, solubilización de fosfatos. Po, mineralización de fósforo.