

UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA



Dinámica de la comunidad fúngica asociada a la
descomposición foliar *in vitro* de *Rhizophora mangle*

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la Ilustre Universidad
Central de Venezuela, por la bachiller
Nathalie Carolina Capitillo Castro, como
requisito parcial para optar por el título de
Licenciada en Biología.

Tutor: Dra. Nora Malaver

Caracas – Venezuela
Marzo - 2017

UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

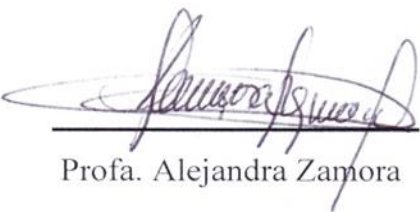
ACTA

Quienes suscriben la presente acta, miembros del jurado designado por el Consejo de Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela, para examinar el siguiente Trabajo Especial de Grado de la Br. **Nathalie Carolina Capitillo Castro**, CI:19.557.156, titulado “Dinámica de la comunidad fúngica asociada a la descomposición foliar *in vitro* de *Rhizophora mangle*”, para optar al título de Licenciada en Biología, mención Ecología, reconocemos que dicho trabajo cumple con los requisitos exigidos por los reglamentos respectivos y por cuanto lo declaramos: **APROBADO.**

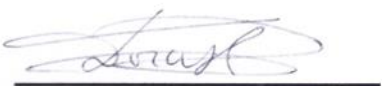
Para dar fe de ello se levanta la presente acta en Caracas, a los 27 días del mes de abril del año 2017, dejando constar que la Profa. Nora Malaver actuó como coordinadora del jurado examinador.



Profa. Elizabeth Gordon



Profa. Alejandra Zamora



Profa. Nora Malaver
(Tutora)

DEDICATORIA

A Nelson Julio Capitillo Carrizo, mi Papilindo, por ser mi guía y ahora mi estrella más
brillante

AGRADECIMIENTO

Agradezco primeramente a Dios y a mi Chinita Bendita por permitirme la dicha de haber estudiado esta carrera, en donde aprendí que la Biología no solo es la ciencia que estudia los seres vivos, sino que también es la ciencia que permitió conocer seres vivos excepcionales.

A mi familia, por ser mi principal motor, a mis padres que se esforzaron por darme la mejor educación posible, a mi madre por enseñarme el valor de la familia y por alentarme a seguir mis sueños, a mi padre, desde el cielo espero estés muy orgulloso. Agradezco a mis hermanos, que me ayudaron, aconsejaron y apoyaron siempre que lo necesite. A mi hermana mayor más favorita del mundo, te quiero con todo mi corazón.

Agradezco a esas personas especiales, Bladimir, AnaG, Elvis, Gicelld, Juan Carlos, Mayra, Chuo, Gladys, que día a día se convirtieron en parte importante de mi vida, con los que descubrí que los imposibles no existen, a ustedes los quiero cada día de mi vida y que a pesar de la distancia y del tiempo siempre al verlos me hacen sentir como en casa con el abrazo más cálido y la mejor sonrisa.

Agradezco especialmente la amistad incondicional de un ser de Luz que llegó a mi vida enviada por Dios y que se convirtió en una hermana más, Karen Elena Bracale, agradezco inmensamente tu amistad sabiendo que contaremos la una con la otra tanto como duren nuestras vidas.

A mi tutora la Dra. Nora Malaver, mi madre académica, lazos fuertes nos unen, gracias por acogerme como tu hija aquí en la universidad, por tu incasable entrega con este trabajo y con toda mi formación profesional, por la paciencia y el compromiso que me has ofrecido y por enseñarme que la calidad en una investigación es lo más importante.

Agradezco a toda la escuela de Biología, profesores, técnicos y administrativos que has colaborado arduamente en mi formación profesional, así como también en mi lado humano. Agradezco a mis profesores, porque de ustedes aprendí lo hermoso de esta carrera. Gracias por su paciencia y empeño para convertirme en una buena profesional. Gracias a mi otra madre Laurin por tu paciencia infinita, tus gotas mágicas y por enseñarme que la ecología es una ciencia holística e integradora. A la Profe Mary de la cual aprendí lo hermoso del trabajo

en el laboratorio. A la Dra. Alejandra Zamora, más que un jurado, una amiga por toda tu dedicación, por ayudarme siempre que lo necesite y por regañarme de vez en cuando, cuando lo necesitaba.

A Todos Las Gracias Totales!!!

RESUMEN

Los manglares son ecosistemas costeros de transición entre ambientes terrestres y marinos. La producción de hojarasca y la dinámica de descomposición sostienen una compleja cadena trófica terrestre y acuática. En este trabajo se estudió la dinámica de descomposición *in vitro* de hojas de *Rhizophora mangle*, colectadas en el sector La Boca de la Laguna de Tacarigua en agosto de 2016. En el laboratorio, se realizó un experimento con un microcosmos, donde se utilizaron bolsas de descomposición, conteniendo cada una, 10 discos foliares. Por triplicado se procesó una muestra a los 5, 10, 15, 30, 45, 60 y 75 días de incubación, y se determinaron las variables fisicoquímicas pH, salinidad, conductividad, turbidez, oxígeno disuelto. Para estudiar la desaparición del peso seco, el material foliar fue secado por 72 horas a 80°C hasta peso seco constante. Para caracterizar la comunidad fúngica asociada al proceso de descomposición se realizó la incubación de 10 discos foliares en caldo malta y posteriormente se sembraron inóculos en diversos medios de cultivos que representan los potenciales sustratos asociados a la descomposición del material foliar, y se realizó la identificación taxonómica de las cepas fúngicas encontradas. La tasa de descomposición *in vitro* ($-k$) de los discos foliares de hojas *R. mangle* fue de $-0,0184 \pm 0,0025$ g/día. El pH fue ligeramente ácido, con una media de $6,36 \pm 0,06$, la conductividad con una media de $56,6 \pm 0,39$ mS/cm, la salinidad promedio fue de $3,73 \pm 0,03$ ‰, la concentración de oxígeno disuelto fue de $5,38 \pm 1,09$ ppm y la turbidez tuvo un valor promedio de $17,62 \pm 8,29$ UNT. Por medio de la caracterización bioquímica se determinó el potencial degradativo de la comunidad dentro del proceso sucesional, observándose en las cepas de levaduras mayor producción de exoenzimas amilasas, proteasas y pectinasas, lipasas, hidrolisis de carbohidratos simples y complejos como almidón, además de actividad celulolítica. A través de un análisis de componentes principales, se vinculó el comportamiento de las variables fisicoquímicas, la abundancia de microorganismos y el potencial bioquímico de la comunidad durante los 75 días del experimento, encontrándose que el oxígeno disuelto y pH rigieron el comportamiento de la comunidad fúngica, con mayor potencial degradativo sobre la lignina, los carbohidratos simples, caseína y lípidos. Por último, se identificaron seis especies de hongos: dos eran hongos filamentosos, *Penicillium commune* y *Trichoderma viride*, y cuatro fueron levaduras: *Candida guilliermondii*, *Geotrichum candidum*, *Trichosporon capitatum*, *Trichosporon pullulans*. De éstos, *Penicillium commune* y *Candida guilliermondii*, se consideran

colonizadores que inician el proceso de descomposición. Son especies secundarias en la sucesión *Trichoderma viride*, *Trichosporon capitatum*, *Trichosporon pullulans*, y por últimos se observan *Geotrichum candidum* y *Trichosporon pullulans*. Este trabajo permitió confirmar que la ocurrencia del proceso de descomposición esta mediado por diversos factores como el tiempo de estudio, el microcosmo con condiciones controladas que difieren de las condiciones ambientales naturales, las cuales pueden influir en la velocidad de descomposición del material vegetal y en la composición de la comunidad fúngica asociada a este proceso.

Palabras clave: comunidad fúngica, descomposición, Laguna de Tacarigua, *Rhizophora mangle*, variables fisicoquímicas.

CONTENIDO

DEDICATORIA	I
AGRADECIMIENTO	III
RESUMEN	V
CONTENIDO	VII
ÍNDICE DE FIGURAS	IX
ÍNDICE DE TABLAS	XI
1 INTRODUCCIÓN	1
2 MARCO TEÓRICO	4
2.1 HUMEDALES	4
2.1.1 <i>Definición de Humedal</i>	4
2.1.2 <i>Caracterización de los Humedales</i>	4
2.2 DINÁMICA DE LOS HUMEDALES	6
2.2.1 <i>Ciclaje de Materia y Flujo de energía</i>	6
2.2.2 <i>Ciclos Biogeoquímicos</i>	6
2.3 DINÁMICA DE DESCOMPOSICIÓN	8
2.4 COMUNIDAD MICROBIANA ASOCIADA A LA DESCOMPOSICIÓN	10
2.4.1 <i>Proceso sucesional en la dinámica de descomposición</i>	11
2.4.2 <i>Comunidad fúngica</i>	13
2.5 DINÁMICA DE DESCOMPOSICIÓN EN LA LAGUNA DE TACARIGUA	16
3 ANTECEDENTES	18
4 HIPÓTESIS	22
4.1 PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN	22
4.2 HIPÓTESIS	22
5 OBJETIVOS	23
5.1 OBJETIVO GENERAL	23
5.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	23
6 MATERIALES Y MÉTODOS	24
6.1 SITIO DE COLECTA DEL MATERIAL FOLIAR	24
6.2 METODOLOGÍA	25
6.2.1 <i>Diseño de Muestreo</i>	25
6.2.2 <i>Diseño Experimental</i>	25
6.2.3 <i>Análisis de Laboratorio</i>	27
6.2.4 <i>Análisis Estadístico</i>	31
7 RESULTADOS	33
7.1 PARÁMETROS FÍSICOQUÍMICOS	33
7.2 DESCOMPOSICIÓN	36

7.3	ABUNDANCIA.....	37
7.4	CARACTERIZACIÓN BIOQUÍMICA DE LA COMUNIDAD FÚNGICA	40
7.5	IDENTIFICACIÓN DE HONGOS FILAMENTOSOS Y LEVADURAS	46
7.5.1	<i>Clasificación</i>	47
8	DISCUSIÓN	49
8.1	PARÁMETROS FÍSICOQUÍMICOS.....	49
8.2	DESCOMPOSICIÓN.....	52
8.3	ABUNDANCIA.....	53
8.4	CARACTERIZACIÓN BIOQUÍMICA DE LA COMUNIDAD FÚNGICA	54
8.5	IDENTIFICACIÓN DE HONGOS FILAMENTOSOS Y LEVADURAS	59
9	CONCLUSIONES.....	61
10	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	62
	ANEXOS.....	71

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Variación teórica de las abundancias relativas de bacterias y hongos en relación con el desarrollo del proceso de descomposición y la disminución en el tamaño de partícula.	12
Figura 2. Sucesión microbiana durante la descomposición de <i>R. mangle</i>	13
Figura 3. Parque Nacional Laguna de Tacarigua. Área de muestreo: La Boca.....	24
Figura 4. Montaje del microcosmos.	26
Figura 5. Valores medios ($\pm$ D. E) de pH del agua durante los 75 días experimento	33
Figura 6. Valores medios ($\pm$ D. E) de Conductividad en el microcosmos durante los 75 días de experimento.....	34
Figura 7. Valores medios ($\pm$ D. E) de Salinidad durante los 75 días de experimento.	34
Figura 8. Valores medios ($\pm$ D. E) de Oxígeno Disuelto (O.D) del agua durante los 75 días de experimento.....	35
Figura 9. Valores medios ($\pm$ D. E) de Turbidez durante los 75 días de experimento.	36
Figura 10. Pérdida de peso seco en gramos (g) durante el tiempo de incubación de las hojas de <i>Rhizophora mangle</i>	37
Figura 11. Densidad de la comunidad fúngica asociada al proceso de descomposición. ...	37
Figura 12. Biplot del Análisis de Componentes Principales (PCA) realizados para las variables fisicoquímicas y la abundancia de hongos filamentosos y levaduras.	38
Figura 13. Densidad de Bacterias, actinomicetos, hongos filamentosos y levaduras presentes en el agua del microcosmos a los 0, 15, 45 y 60 días de experimento.	39
Figura 14. Biplot del Análisis de Componentes Principales (PCA) realizados para las variables fisicoquímicas y la abundancia de bacterias, actinomicetos, hongos filamentosos y levaduras.....	40
Figura 15. Media $\pm$ D. E (n=5) de la densidad de hongos filamentosos en presencia de celulosa, pectina y lignina.	41
Figura 16. Media $\pm$ D. E (n=5) de la densidad de Levaduras en presencia de celulosa, pectina y lignina.	41
Figura 17. Media $\pm$ D. E (n=5) de la densidad de hongos filamentosos en presencia de glucosa, sacarosa, celobiosa, xilosa.	42

Figura 18. Media $\pm$ D. E (n=5) de la densidad de levaduras en presencia de glucosa, sacarosa, celobiosa, xilosa.....	42
Figura 19. Media $\pm$ D. E (n=5) de la densidad de hongos filamentosos en presencia de almidón y quitina.	43
Figura 20. Media $\pm$ D. E (n=5) de la densidad de levaduras en presencia de almidón y quitina.....	43
Figura 21. Media $\pm$ D. E (n=5) de la densidad de hongos filamentosos y levaduras con Actividad Proteolítica	44
Figura 22. Media $\pm$ D. E (n=5) de la densidad de hongos filamentosos y levaduras con Actividad Lipolítica	44
Figura 23. Biplot del Análisis de Componentes Principales (PCA) realizados para las variables fisicoquímicas y la abundancia de hongos filamentosos, levaduras en los diferentes sustratos.....	46

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Estudios internacionales sobre productividad de bosques de manglar.....	18
Tabla 2. Trabajos internacionales sobre degradación de hojas senescentes de <i>R. mangle</i> . 19	
Tabla 3. Estudios internacionales centrados en analizar la diversidad de especies fúngicas asociadas a la descomposición de mangle.....	19
Tabla 4. Estudios realizados en Venezuela sobre el proceso de descomposición en diversos bosques de manglar.....	21
Tabla 5. Parque Nacional Laguna de Tacarigua.....	24
Tabla 6. Periodo de tiempo del Muestreo.....	27
Tabla 7. Métodos utilizados para determinar los parámetros fisicoquímicos a evaluar.	27
Tabla 8. Pruebas bioquímicas a realizar para caracterización funcional de la comunidad bacteriana.....	29
Tabla 9. Aislados fúngicos identificados del material foliar en descomposición durante el experimento.	46
Tabla 10. Diferentes tasas de descomposición de material foliar de <i>Rhizophora mangle</i> . .	52

1. INTRODUCCIÓN

Los humedales marinos-costeros se ubican entre un ecosistema terrestre y acuático, con características propias, donde el agua continental se une con el agua del mar en estuarios. Estos sistemas son más productivos que los sistemas marinos o las aguas continentales, debido que los nutrientes transportados por los ríos se depositan en las desembocaduras o deltas y la fotosíntesis es casi siempre mayor a la respiración (Orihuela y col., 2004; Atlas y Bartha, 2006; Moreno-Casasola, 2006). En ellos se encuentran los bosques de manglar que se caracterizan por poseer especies vegetales con diversas formas de crecimiento y adaptaciones, los cuales son ecosistemas muy complejos, que ocupan una parte importante de los litorales en el trópico y sub-trópico. Se distribuyen según un gradiente mareal, siendo la especie dominante *Rhizophora mangle* (Lugo y Snedaker, 1974; Ball, 1988).

Estos bosques de manglar influyen de manera importante en las condiciones generales del humedal, al variar parámetros fisicoquímicos del cuerpo de agua, tales como la concentración de oxígeno disuelto, el contenido de nitrato y nutrientes, el pH, la penetración de la luz (Moreno-Casasola, 2006). Estos ecosistemas poseen baja concentración de nutrientes, sin embargo, se reporta una alta productividad primaria debido a un eficiente reciclaje de nutrientes y un intercambio permanente con los ecosistemas terrestres y marinos (Jennerjahn y Ittekkot, 2001; Holguin, 2007). Por estas características se consideran sistemas abiertos con respecto tanto al flujo de energía como al ciclaje de materia (Mitsch y Gosselink, 2000).

La dinámica del flujo materia y energía ocurre a través de interacciones tróficas entre productores primarios, herbívoros y descomponedores, y esta modulada por factores abióticos (Lugo y Snedaker, 1974; Orihuela y col., 2004), dividiéndose en productividad primaria y la dinámica de descomposición. La cantidad de materia orgánica exportada depende de la tasa de descomposición, siendo la dinámica de la descomposición de hojarasca de vital importancia en el ciclaje de nutrientes. Esta hojarasca entra al subsistema de descomposición, como detritus que es degradado y asimilado por la acción combinada de la comunidad de microorganismos descomponedores e invertebrados (Brinson y col., 1981).

La descomposición es un proceso continuo que comprende desde la degradación del material orgánico hasta la liberación de distintos elementos con potencial nutritivo (Lugo y Snedaker, 1974). Que se da primeramente por mecanismos físicos como la lixiviación de los componentes solubles y la remoción de los componentes no estructurales, seguido por procesos bioquímicos realizados por los organismos descomponedores y comprenden la hidrólisis de moléculas orgánicas complejas (celulosa y lignina) a compuestos inorgánicos simples, los cuales son incorporados como biomasa al flujo de materia (Bastardo, 1999; Álvarez, 2005; Hossain y Fazlul, 2008).

Los microorganismos heterotróficos constituyen la biota más importante en la dinámica de descomposición, siendo la base de las cadenas tróficas detritívoras. La actividad microbiana es la principal responsable del flujo de carbono, que representa un 50% del total del flujo de dicho elemento en las redes tróficas (Berrier *et al.*, 2014). Otro nutriente de vital importancia en los ecosistemas de manglar, lo constituye el nitrógeno, durante su ciclo biogeoquímico, a través de procesos de nitrificación y desnitrificación, el nitrógeno es asimilado por los microorganismos y las plantas (Holguin, 2007).

En la comunidad detritívora, los hongos son un grupo morfológico muy eficiente que posee un metabolismo capaz de sintetizar enzimas necesarias para degradar compuestos estructurales del material vegetal (lignina y celulosa) (Sahoo, 2009; Sosa-Rodríguez, 2009). La actividad enzimática específica permite la degradación de compuestos orgánicos y determina la especie o especies dominantes en la sucesión de los microorganismos descomponedores, donde en la etapa inicial se hallan hongos con alta asimilación de carbohidratos, seguido por una mayor actividad celulolítica y finalmente mayor actividad ligninolítica (Kjoller y Struwe, 1982).

Las lagunas costeras a nivel mundial y particularmente en Venezuela, se encuentran sometidas a fuertes presiones ambientales sin embargo, pese a esta situación de amenaza, existen pocos estudios sobre la dinámica de estos ecosistemas, resaltan los trabajos de Bastardo (1988, 1989 y 1999) como pionero (1986) en el estudio de la descomposición en ecosistemas de manglar, quien destaca a la comunidad microbiana como moduladora de proceso de descomposición de *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle*, siendo esta última la especie dominante, en el humedal Laguna de Tacarigua. En

este contexto, la información resultante de esta investigación complementará el conocimiento sobre la participación de la comunidad fúngica en la dinámica del flujo de materia y energía asociada a la descomposición de *R. mangle* en el sistema lagunar del PNLT.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 HUMEDALES

2.1.1 Definición de Humedal

En virtud del texto de La Convención sobre los Humedales (Ramsar, Irán, 1971), los humedales se definen como: "zonas de pantanos, turberas o aguas naturales o artificiales, permanentes o temporales, con agua estática o fluida, fresca, salobre o salada, incluidas las zonas de aguas marinas cuya profundidad de marea baja no supere los seis metros " (Ramsar Convention Secretariat, 2016).

No obstante, esta definición tan amplia frecuentemente origina problemas de interpretación, que complica la gestión para la conservación de estos sistemas, por lo que se ha planteado una definición de humedal que los describe como tierras en transición entre los sistemas acuáticos y terrestres donde la capa freática está habitualmente al mismo nivel o cerca de la superficie, o bien el terreno está cubierto por aguas poco profundas. De manera general los humedales son sistemas acuáticos de transición, de poca profundidad y de naturaleza cambiante, en los que predominan las plantas superiores semisumergidas (Atlas y Bartha, 2006; Moreno-Casasola, 2006).

2.1.2 Caracterización de los Humedales

En los humedales marinos-costeros, el agua continental se encuentra con el agua del mar en áreas definidas como estuarios. Una característica distintiva de estos sistemas es que son más productivos que los sistemas marinos o las aguas continentales individualmente, debido que los nutrientes transportados por los ríos se depositan en las desembocaduras o en los deltas y la fotosíntesis es casi siempre mayor a la respiración. Estos sistemas poseen una gran variabilidad de factores ambientales que los caracterizan, tales como la latitud, la estacionalidad, la precipitación, la temperatura, la salinidad, el pH y la materia orgánica (Kathiresan, 2001; Orihuela y col., 2004; Atlas y Bartha, 2006).

Los humedales se pueden caracterizar fisionómicamente de acuerdo a las comunidades vegetales que presentan. Éstas son colonizadas por especies con diversas formas de

crecimiento y adaptaciones, herbáceas y arbóreas, enraizadas y flotantes, sin embargo, su distribución se ve limitada debido a que poseen requerimientos específicos. Son plantas hidrófitas capaces de tolerar diversas condiciones de desecación y salinidad, que requieren de un período de anegación para completar su ciclo de vida y pueden vivir en aguas dulces, salobres o marinas, estancadas o con corrientes (Moreno-Casasola, 2006).

Estas especies forman diversos tipos de comunidades vegetales que definen los bosques que se encuentran a lo largo del humedal, a los que se les denominan en términos ecológicos “Bosques de manglar”. Los manglares son considerados ecosistemas muy complejos, que ocupan una parte importante de las costas litorales en las latitudes tropicales y sub-tropicales (Lugo y Snedaker, 1974; Ball, 1988).

En las comunidades de manglares se han reportado doce géneros en ocho diferentes familias, con características fisiológicas y adaptaciones morfológicas similares, distribuidas a nivel mundial: Avicenniaceae (*Avicennia* sp.), Chenopodiaceae (*Suaeda monoica*), Combretaceae (*Laguncularia* sp. y *Lumnitzera* sp.), Meliaceae (*Conocarpus* sp. y *Xylocarpus* sp.), Myrsinaceae (*Aegiceras* sp.), Plumbaginaceae (*Aegialitis* sp.), Rhizophoraceae (*Rhizophora* sp., *Bruguiera* sp. y *Ceriops* sp.) y Sonneratiaceae (*Sonneratia* sp.). Sin embargo, su distribución es desigual ya que se encuentran menos de 10 especies en el trópico del continente americano, mientras que en la región occidental del Indo-Pacífico se han registrado 36 especies (Waisel, 1972, citado por Lugo y Snedaker, 1974).

Una característica fisiológica de los manglares es la distribución de las especies en un patrón de marcada zonación, relacionado con la frecuencia y la duración de la inmersión de las mareas. Estas características afectan el crecimiento de la vegetación a través de factores intermedios, como el grado de saturación del suelo, la disponibilidad de nutrientes y la salinidad de las aguas superficiales y del suelo (Ball, 1988; Lugo y Snedaker, 1974).

Se desarrolla entonces una clasificación de los bosques de manglar que se producen a lo largo de las costas según un gradiente marcado por la acción de las mareas. Los bosques que se encuentran en las zonas más cercanas al mar, están más expuestos a la influencia de las mareas, donde la distribución de las especies vegetales está fuertemente asociada a las condiciones del sistema, presentando como especie dominante en los límites exteriores del bosque a *Rhizophora mangle*, mientras que hacia el interior, donde la influencia de la marea

disminuye, se observa un recambio de especies, apareciendo *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa* (Ball, 1988; Lugo y Snedaker, 1974), situación que se presenta en el manglar de la Laguna de Tacarigua.

2.2 DINÁMICA DE LOS HUMEDALES

2.2.1 Ciclaje de Materia y Flujo de energía

Los ecosistemas de manglar son deficientes en cuanto a cantidad de nutrientes que poseen, especialmente fósforo y nitrógeno, sin embargo, logran tener una alta productividad primaria debido a un eficiente reciclaje de nutrientes y un intercambio permanente con los ecosistemas terrestres y marinos (Jennerjahn y Ittekkot, 2001; Holguin, 2007). Por estas características se consideran sistemas abiertos con respecto tanto al flujo de energía como al ciclaje de materia. La dinámica del flujo materia y energía de estos sistemas se da a través de las interacciones tróficas entre productores primarios, herbívoros y descomponedores, siendo modulada por factores abióticos (Lugo y Snedaker, 1974).

A través de la tasa de crecimiento y los procesos de fotosíntesis y respiración, la comunidad vegetal influye de manera importante en las condiciones del ecosistema, al variar parámetros fisicoquímicos del cuerpo de agua tales como la concentración de oxígeno disuelto y de dióxido de carbono, el contenido de nitratos y nutrientes, el pH, la penetración de la luz, la velocidad de la corriente y la tasa de sedimentación. A su vez, estos efectos pueden intervenir en mayor o menor grado en la biota de la comunidad, sobre todo en la microflora y microfauna que utiliza esta vegetación como fuente de alimento, protección y soporte (Moreno-Casasola, 2006).

2.2.2 Ciclos Biogeoquímicos

Los ciclos biogeoquímicos comprenden transformaciones físicas y químicas de la materia orgánica proveniente del sistema, que implican cambios físicos como disolución, precipitación, volatilización y fijación de diversas especies químicas, y también cambios químicos como biosíntesis, biodegradación y oxidoreducciones de otros compuestos. Estos ciclos están impulsados por la energía reciclada del sistema, la energía solar y la energía química (Atlas y Bartha, 2006). El flujo de materia en estos ciclos se reinicia continuamente,

donde se producen, liberan y reintegran nutrientes o sustancias químicas necesarias para el equilibrio del sistema (Domínguez, 2012).

2.2.2.1 Ciclos de Carbono

En los sistemas acuáticos, como los humedales, la mayoría del detrito orgánico se encuentra en forma disuelta o particulada, donde el carbono detrítico representa un 50 % del total de flujo de carbono en las redes tróficas.

El carbono detrítico puede dividirse en materia orgánica disuelta (MOD) y materia orgánica particulada (MOP) siendo su principal diferencia, el tamaño de la partícula. La MOD, de menor tamaño, es la que mayoritariamente es consumida por microorganismos (bacterias y hongos principalmente), sin embargo, cuando estos organismos mueren, liberan otra vez la MO como MOD, la cual es nuevamente asimilada para continuar el ciclo de nutrientes (Álvarez, 2005).

Álvarez (2005), Holguin (2007) y Berrier y col. (2014) reportan que la acción microbiana anaeróbica es la principal responsable del flujo de carbono en los manglares de zonas tropicales. Dicha actividad anaeróbica ocurre en los sedimentos de los humedales, en las profundidades marinas y otras zonas anóxicas, contribuyendo a la generación de 500-1000 millones de toneladas de CH_4 anualmente, que es oxidado a CO_2 en la atmósfera (Domínguez, 2012).

2.2.2.2 Ciclo de Nitrógeno

El nitrógeno gaseoso representa el 76% en peso de la atmósfera terrestre y constituye la principal reserva de nitrógeno en el planeta. El ciclo geoquímico del nitrógeno se caracteriza por complejas transformaciones químicas particularmente, en los procesos de asimilación, fijación, desnitrificación, nitrificación y amonificación, donde el NO_3^- es convertido a NH_4^+ y posteriormente es asimilado por los microorganismos que juegan un papel importante conservando el nitrógeno dentro del ecosistema de manglar (Holguin, 2007; Domínguez, 2012).

Las formas más comunes del nitrógeno del suelo son el ion nitrito (NO_2^-), el ion nitrato (NO_3^-) y el ion amonio (NH_4^+) que las plantas asimilan, entrando en la cadena alimenticia

heterotrófica, transformándose en aminoácidos y proteínas. En la degradación bioquímica se forman compuestos inorgánicos (principalmente NH_3 / NH_4^+), los cuales son fácilmente asimilables por las plantas y la mayoría de los microorganismos, reciclando de esta manera el nitrógeno dentro del sistema (Domínguez, 2012).

La actividad fúngica depende del nitrógeno disponible en el sustrato vegetal, siendo la relación C / N una variable determinante en la mineralización del mismo. Cuando la materia orgánica se descompone, la relación C / N en el humus y organismos resultante es cerca de 10, mientras que en el tejido leñoso esta relación C / N es mucho mayor que en la mayoría de los otros tejidos vegetales. Y solo cuando esta se encuentra a baja concentración se observa utilización de fuentes carbonada como la actividad celulolítica (Kjoller y Struwe, 1982).

2.2.2.3 Ciclo de azufre

El azufre tiene su principal reserva en la corteza terrestre, donde los sulfatos y sulfuros presentes son absorbidos por los organismos productores, pasan a los consumidores y cuando estos mueren, los organismos que forman parte de la cadena trófica detrítica transforman el azufre orgánico en inorgánico, reiniciándose el ciclo. La utilización del sulfato en las reacciones biológicas involucra un acoplamiento con el ciclo del carbono, en el cual el sulfato actúa como aceptor de electrones, siendo reducido por los organismos autótrofos e incorporado como azufre a algunos aminoácidos, componentes de las proteínas. Cuando la materia orgánica se descompone, el azufre proteico se transforma en H_2S , generándose principalmente en ambientes terrestres y en marismas, donde prevalecen condiciones anóxicas (Domínguez, 2012).

2.3 DINÁMICA DE DESCOMPOSICIÓN

La descomposición es un proceso, que involucra cambios estructurales del material orgánico de origen animal o vegetal debido a factores bióticos y abióticos. Es esencial en la dinámica de flujo de materia y energía de los ecosistemas, debido a que es un proceso continuo que comprende desde la degradación de la materia orgánica hasta la liberación de los distintos elementos con potencial nutritivo, completando los ciclos biogeoquímicos iniciados por la fotosíntesis o por procesos quimiosintéticos. En el ciclo de la materia, la

recombinación y degradación, pueden ser evaluadas mediante el control de las tasas de fijación y liberación de carbono, como principal elemento básico de construcción, en términos de producción de energía (fotosíntesis) y respiración (Lugo y Snedaker, 1974; Bastardo, 1999; Álvarez, 2005)

En las primeras fases de la dinámica de descomposición ocurren mecanismos físicos como la lixiviación de los componentes solubles y la remoción de los componentes no estructurales por acción del agua y la fragmentación de las partículas causada por el viento, la lluvia, el oleaje en zonas litorales y por la meiofauna, induciendo a una rápida pérdida de peso. Las siguientes fases de la dinámica incluyen procesos bioquímicos realizados por los organismos descomponedores que comprenden la degradación por medio de la hidrólisis, de las moléculas orgánicas complejas, como la celulosa y la lignina, a compuestos inorgánicos simples como CO_2 , H_2S , NH_4^+ , PO_4^{3-} , H_2O , los cuales son incorporados como biomasa al flujo de materia (Bastardo, 1999; Álvarez 2005; Hossain y Fazlul, 2008).

En este sentido, la velocidad de descomposición dependerá de factores fisicoquímicos como el viento, la temperatura, la humedad, las lluvias, la salinidad, las mareas, el pH, la concentración de oxígeno disponible, además de factores biológicos como la abundancia y distribución de la meiofauna y los microorganismos asociados al proceso de descomposición, los cuales juegan un papel importante en esta dinámica, acelerando o retardando el proceso de degradación de la hojarasca (Lugo y Snedaker, 1974; Hossain y Fazlul, 2008).

La dinámica del proceso de descomposición es particular para cada especie vegetal debido a los parámetros que influyen en su degradación, tales como la variación en el peso seco, los macronutrientes y componentes estructurales (materia orgánica y compuestos lignocelulósicos). En general, el material vegetal se puede dividir en tres grupos de constituyentes orgánicos: contenido celular, rico en proteínas y azúcares solubles, la reserva alimenticia formada por almidones, lípidos y proteínas estructurales y los compuestos de la pared celular como lo son lignocelulosa y pectina. Además, la forma como ellos se encuentran distribuidos en la planta, su concentración y disposición, así como su estructura química van influir notoriamente en la velocidad con la cual este material vegetal es degradado y posteriormente mineralizado (Bastardo, 1999).

2.4 COMUNIDAD MICROBIANA ASOCIADA A LA DESCOMPOSICIÓN

Los microorganismos heterotróficos (bacterias, actinomicetos, hongos y levaduras) constituyen la biota más importante en la dinámica de descomposición de la materia orgánica proveniente del bosque de manglar, siendo la base de las cadenas tróficas detritívoras (Álvarez, 2005; Atlas y Bartha, 2006). Las características particulares de estos microorganismos les permiten utilizar los diferentes recursos energéticos y nutrientes provenientes del sistema.

Las bacterias son definidas como organismos unicelulares procariontes, es decir carentes de núcleo, su ácido desoxirribonucleico (ADN) se encuentra libre en el citoplasma y no tienen orgánulos celulares, por la complejidad y grosor de la pared celular se clasifican en Gram-positivas y Gram-negativas (Prats, 2005). Los actinomicetos son bacterias, Gram-positivas, que se caracterizan por formar filamentos ramificados semejantes a las hifas de los hongos, realizan respiración aeróbica o en algunos casos fermentativa, son quimioautótrofos saprofitos, por lo cual pueden utilizar fuentes de carbono simple, complejo y compuestos moleculares orgánicos como: ácidos, azúcares, polisacáridos, lípidos, proteínas e hidrocarburos alifáticos, (Dávila y col., 2013; Salazar y Ordóñez, 2013). Los hongos son organismos eucariotas carentes de pigmentos fotosintéticos, presentan pared celular con quitina, constituyen los principales agentes de biodegradación y reciclaje de materia orgánica al poseer un metabolismo quimioheterótrofos saprofitos, pueden ser unicelulares o pluricelulares y sus células son multinucleadas. Las levaduras son hongos unicelulares pertenecientes en su mayoría al Phylum Ascomycota, son células redondas u ovaladas que se reproducen asexualmente y poseen metabolismo capaz de realizar fermentación. Los hongos filamentosos, pertenecientes al Phylum Ascomycota, están constituidos por células alargadas multinucleadas filamentosas denominadas hifas, que los hace capaces de penetrar más profundamente los tejidos vegetales, producen sus esporas sexuales de forma intracelular en estructura llamadas Ascospores (Carrillo, 2003; Madigan y col., 2004; Prats, 2005).

La actividad de los organismos descomponedores es modulada por condiciones ambientales tales como la temperatura, la humedad, la disponibilidad de nutrientes y la calidad del sustrato, además de cambios fisicoquímicos ocurridos en la interface agua-sedimento, y la influencia de las concentraciones de agentes contaminantes, metales pesados e hidrocarburos

presentes en el sedimento. Por otra parte, características específicas de cada grupo microbiano, como la actividad metabólica es fundamental para llevar a cabo las transformaciones que experimentan la materia orgánica dentro del sistema, ya que propician la reintroducción de compuestos orgánicos (C, N, S, P) en sus los ciclos biogeoquímicos, mediante la degradación hidrolítica o modificando la retención o circulación de estos nutrientes (Bastardo, 1999; Álvarez 2005; Berrier y col., 2014).

2.4.1 Proceso sucesional en la dinámica de descomposición

La actividad enzimática específica que permite degradar diversos tipos de compuestos orgánicos, es la que va a determinar la especie o especies dominantes en el proceso de sucesión de los microorganismos descomponedores (Kjoller y Struwe, 1982). Tomando en cuenta que al morir una célula vegetal toda actividad energética cesa, y se produce la lisis celular que libera al medio componentes químicos no estructurales, seguido por aquellos componentes solubles y por último los estructurales (Bastardo, 1999).

En este sentido, los primeros individuos en utilizar estos componentes como sustrato, son denominados colonizadores, los cuales a su vez pueden permanecer utilizando el sustrato hasta su total degradación o bien ser sustituidos por otros con mayor capacidad metabólica, ocurriendo así, cambios en la calidad del sustrato y en la estructura de la comunidad microbiana durante la dinámica de descomposición, que clasifican a los organismos de acuerdo a su capacidad para degradar o mineralizar el sustrato (Bastardo, 1999; Berrier y col, 2014).

En los sistemas acuáticos, la presencia de microbiota asociada al proceso de descomposición, puede ser evaluada de acuerdo la capacidad de ésta para colonizar y utilizar los sustratos disponibles. De esta manera, Álvarez (2005) establece que los hongos son más abundantes en la materia orgánica particulada gruesa, que ha sufrido menor degradación, asociándola a una mayor actividad celulolítica, mientras que la densidad bacteriana aumenta conforme el tamaño de partícula de la materia orgánica en degradación disminuye (**Figura 1**). El gradiente asociado al tamaño de la partícula de la materia orgánica, describe un aumento de las actividades oxidativas en detrimento de las actividades celulolíticas o hidrolíticas, es decir, conforme la materia orgánica se hace más recalcitrante.

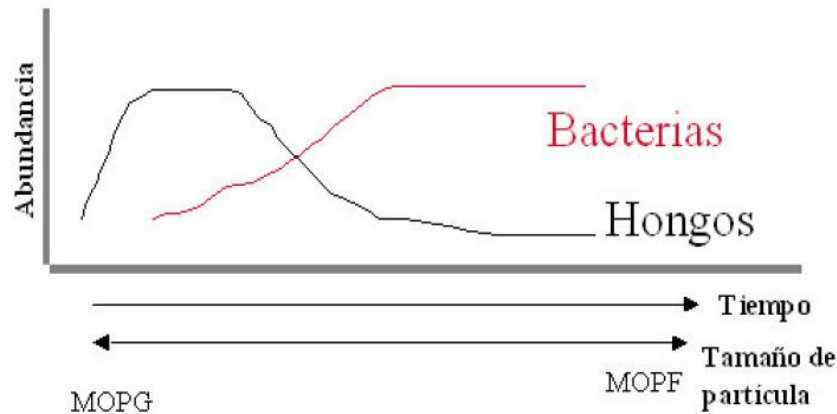


Figura 1. Variación teórica de las abundancias relativas de bacterias y hongos en relación con el desarrollo del proceso de descomposición y la disminución en el tamaño de partícula. **Tomado de: Álvarez, 2005.**

Contrario a este planteamiento, Bastardo (1999) estableció que el comportamiento de las comunidades microbianas, está directamente relacionado con la calidad del substrato y la habilidad de cada comunidad para degradar los diferentes componentes orgánicos que conforman la estructura del material vegetal, analizó la capacidad para utilizar azúcares, proteínas y componentes lignocelulósicos disponibles en la hojarasca del manglar. Encontró que las bacterias son las más eficientes usando azúcares solubles, éstos en el proceso de descomposición son los primeros disponibles como substrato, mientras que los hongos presentan mayor habilidad para fermentar monosacáridos, actividad sulfatoredutora, el rompimiento de enlaces peptídicos y la mineralización de compuestos orgánicos nitrogenados.

Bastardo (1999) realizó un análisis de la sucesión microbiana durante la descomposición de *R. mangle* (**Figura 2**) donde se puede observar que las abundancias de bacterias, hongos y actinomicetos tienden a crecer durante los primeros siete días de experimento, las bacterias presentan el más rápido crecimiento hasta los 21 días, de allí en adelante la población más abundante son los actinomicetos, mientras que la de los hongos se mantiene intermedia. Este autor, resalta que tanto las poblaciones bacterianas como los hongos comienzan a decrecer a partir de los primeros 7 días a diferencia de la abundancia de actinomicetos, que mantuvieron su crecimiento ininterrumpido durante los 28 días de ensayo.

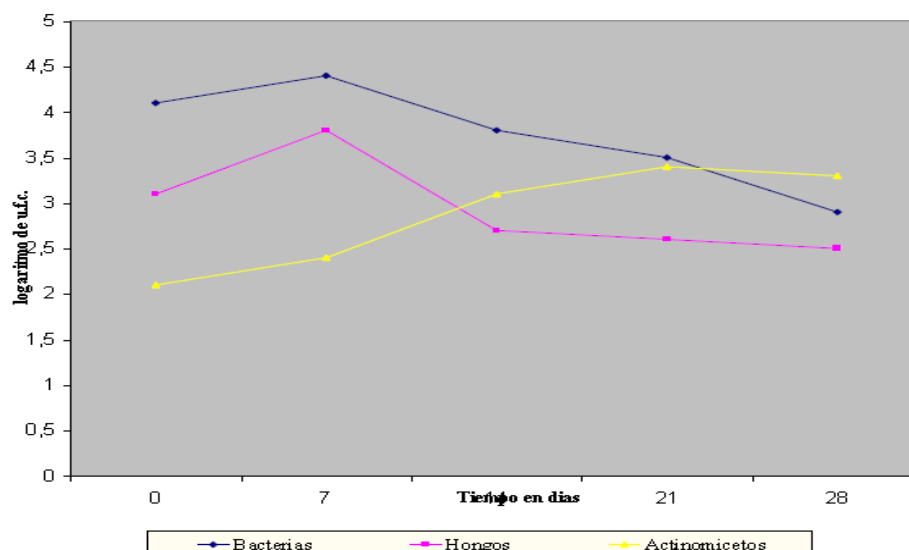


Figura 2. Sucesión microbiana durante la descomposición de *R. mangle*. Tomado de: Bastardo, 1999

La mayor parte de la hojarasca en los manglares está constituida por carbohidratos, los cuales proporcionan fuentes de carbono y energía importante para los microorganismos detritívoros. En estudios relacionados con la colonización fúngica se ha podido observar procesos de sucesión en la etapa inicial de degradación, en las raíces de las plantas, encontrándose hongos con mayor capacidad de asimilación de carbohidratos, seguido por los que expresan mayor actividad celulolítica y finalmente los que poseen mayor actividad ligninolítica (Kjoller y Struwe, 1982).

En este sentido, en investigaciones realizadas con hongos aislados de diversos tipos de suelo, durante el proceso de descomposición de la hojarasca, se ha encontrado un potencial en la utilización de sustratos disponibles por acción de las variaciones en la concentración de éstos (Kjoller y Struwe, 1982). Del mismo modo, estos autores plantean que la descomposición de los compuestos recalcitrantes del sustrato se realiza más rápidamente debido a la acción combinada de la meiofauna y microfauna.

2.4.2 Comunidad fúngica

Los hongos de manglar constituyen el segundo grupo ecológico más grande de los hongos marinos. Los bosques de manglar son sitios críticos (hotspot) con una gran diversidad de hongos marinos, ocupando las bases de los troncos y raíces de los árboles que son humedecidos permanente o intermitentemente de acuerdo a las variaciones del régimen

hídrico. Los hongos terrestres y líquenes ocupan la parte superior de los árboles, mientras que las especies marinas se encuentran en la parte inferior, y observándose en la interface la superposición entre hongos marinos y terrestres (Cheng, 2009; Thatoi y col., 2012).

Por otra parte, se ha demostrado que los factores climáticos influyen en la distribución de la comunidad fúngica, especialmente en la aparición de hongos típicamente terrestres. Un ejemplo de esta influencia se presenta en los manglares de la India, en donde el periodo de lluvias entre mayo y junio genera un alto flujo de agua dulce que disminuye la salinidad. Después del periodo de lluvias, la salinidad incrementa progresivamente, siendo estas condiciones favorables para que los hongos de agua dulce colonicen los sustratos del manglar, causando un predominio de estos hongos durante al menos seis meses del año, en donde participan en la degradación de la hojarasca. Durante los meses secos, la salinidad incrementa debido a que el mayor aporte de agua proviene del mar, por lo que observa una mayor actividad de hongos marinos sobre el detritus (Sosa-Rodríguez, 2009).

Los hongos son un grupo morfológico muy eficiente, poseen hifas que les permiten penetrar profundamente en los tejidos vegetales aumentando la superficie de contacto con el sustrato a degradar, además poseen metabolismo capaz de sintetizar enzimas necesarias para degradar compuestos estructurales del material vegetal como lignina y celulosa (Kjoller y Struwe, 1982; Raghukumar y col, 1994, Hossain y Fazlul, 2008; Sahoo, 2009; Sosa-Rodríguez, 2009).

La diversidad fúngica encontrada en los bosques de manglar tropicales ha sido relacionada con factores tales como, la edad del manglar, diversidad especies de mangle y de árboles terrestres cercanos, y con los diferentes microhábitats generados en el manglar, los cuales están definidos por las diferencias en la salinidad, el impacto de las mareas y los tipos de sustratos, entre otros (Sosa-Rodríguez, 2009).

Dentro de la biodiversidad de hongos de manglar, existe gran cantidad de especies capaces de producir enzimas que poseen mejores características fisiológicas en las condiciones de temperatura, presión, pH y salinidad existentes en estos ecosistemas (Cheng, 2009; Thatoi y col., 2012).

El sistema de secreción enzimática en los hongos filamentosos tiene como propósito principal el crecimiento y transporte de nutrientes. Las enzimas sintetizadas que degradan polímeros fragmentando estas moléculas en oligómeros se denominan endoenzimas, mientras las que actúan a partir de un extremo de la molécula, liberando monómeros o dímeros se denominan exoenzimas. Además existen también extraenzimas que son producidas dentro de la célula, pero actúan fuera de ella (Montoya, 2008).

Raghukumar y col. (1994) encontraron que hongos aislados de hojas muertas de *Rhizophora apiculata* degradaban celulosa, xilosa y lignina, y además presentaron actividad pectinasa, proteasa, tanasa y amilasa. En este contexto, Kjoller y Struwe (1982) destacan que en las hojas, estos compuestos se encuentran combinados, por lo que se requiere que actúen diferentes enzimas para la descomposición completa del sustrato, actuando uno o varios tipos de hongos.

La celulosa constituye uno de los polímeros más abundantes en la naturaleza, es el componente principal de la pared celular en las células vegetales. Su degradación puede ocurrir tanto en condiciones aeróbicas como anaeróbicas, y esta catalizada por la producción de exoenzimas celulosas. En el proceso degradativo aeróbico de la celulosa, la comunidad fúngica realizan una función de vital importancia en la degradación de madera y hojarasca, se han reportados géneros tales como *Anaeromyces*, *Aspergillus*, *Caecomyces*, *Cyllumyces*, *Fusarium*, *Neocallimastix*, *Orpinomyces*, *Phoma*, *Piromyces* y *Tricoderma* (Atlas y Bartha, 2006; Martínez y col., 2008; Ortiz, 2009).

Otro constituyente vegetal importante que se incorpora a los ciclos de la materia orgánica a través de la degradación microbiana es la hemicelulosa. Estos compuestos son polisacáridos constituidos por diversas combinaciones de xilosa, arabinosa, glucosa, manosa y galactosa, y en su degradación intervienen diversas endo y exoenzimas (Atlas y Bartha, 2006; Martínez y col., 2008; Montoya, 2008). Numerosas especies de hongos están asociadas a la degradación de estos compuestos, entre los que se encuentran los basidiomicetos ligninolíticos, comúnmente denominados hongos blancos de la pudrición.

La lignina es otro polímero vegetal estructural que es degradado como parte de ciclaje de materia, siendo uno de los materiales más recalcitrante. Es un polímero aromático que forma parte estructural de la pared celular de las células vegetales. En la degradación de esta

molécula, la acción enzimática resulta en una polimerización parcial, proceso oxidativo complejo que produce radicales libres que pueden volver a polimerizarse (Montoya, 2008). El hongo basidiomycete con la actividad ligninolítica más elevada es el *Phanerochaete chrysosporium*. Sin embargo, se ha reportado esta actividad en géneros tales como: *Polyporus*, *Poria*, *Fomes*, *Agaricus*, *Pleurotus*, *Collybia*, *Schizophyllum* y *Fusarium* (Atlas y Bartha, 2006).

Otros componentes vegetales como las ceras, almidones y sustancias peptídicas, además de otros polímeros como la quitina, están sujetos a degradación por acción de la microbiota. La capacidad de despolimerizar y asimilar los componentes de la quitina es una habilidad frecuentemente observada en la comunidad fúngica debido a que constituye un polisacárido que forma parte de la pared celular de los hongos.

2.5 DINÁMICA DE DESCOMPOSICIÓN EN LA LAGUNA DE TACARIGUA

Las lagunas costeras a nivel mundial y en Venezuela, se encuentran sometidas a fuertes presiones ambientales las cuales deben ser evaluadas y consideradas dentro de un contexto integral del ambiente ya que ellas se constituyen en reservorio de nutrientes para la biota que utiliza estas zonas como refugio (Bastardo, 1999). El uso de sus recursos paisajísticos y naturales en actividades de tipo antrópico propias de labores de expansión y recreación humana, inciden en cambios en los componentes y características de este tipo de ecosistema. Para el caso de estudio, las actividades de los poblados de Tacarigua de la Laguna y Las Lapas que son las dos poblaciones más cercanas al sistema lagunar, convierte a la Laguna de Tacarigua en un ecosistema amenazado.

Sin embargo, la Laguna de Tacarigua posee en su haber pocos estudios en ámbitos de interés para su conservación y manejo sustentable, tales como investigaciones que aborden la dinámica de flujo de materia y energía en el sistema. La dinámica de descomposición del bosque de manglar se puede estudiar como un continuo sucesional donde la comunidad microbiana tiene un papel fundamental en el desarrollo de todo el proceso. En este sentido, la identificación de grupos funcionales asociados a la dinámica de descomposición permite evaluar la capacidad de recuperación y regeneración, potencial degradativo, producción de materia orgánica y resistencia a cambios ambientales en estos sistemas. Además, la

estimación de la diversidad de grupos funcionales permite determinar la complejidad estructural, y comprender las interacciones tróficas (Bastardo, 1999; Zamora y col., 2012; Malaver y col., 2014).

En este contexto, en el presente estudio se analizan *in vitro* aspectos de la dinámica de descomposición de hojas de *R. mangle* del sistema marino-costero de la Laguna de Tacarigua, con el objetivo de evidenciar en el proceso de descomposición, la desaparición y transformación del material vegetal y los cambios asociados a la estructura de la comunidad fúngica durante este proceso.

3. ANTECEDENTES

A partir de la década de los 70 surge un interés por el estudio de los ecosistemas de manglar, debido a su importancia económica. Se dan entonces las primeras investigaciones enfocadas en cuantificar la productividad del bosque de manglar, los cuales se resumen en la **Tabla 1**, fundamentado principalmente en la determinación de las tasa de caída de hojas y tasa de descomposición, utilizando como metodología base la técnica de bolsas de descomposición en estudios de campo a nivel internacional.

Tabla 1. Estudios sobre productividad de bosques de manglar.

Autores (Año)	Ubicación	Especie	Conclusión
Goulter y Allaway (1979)	Roseville, Sydney	<i>Avicennia marina</i>	La caída media anual de hojarasca fue $5,8 \text{ t ha}^{-1}\text{año}^{-1}$, de los cuales el 79% fue material de hojas. La hojarasca de manglar se incorpora rápidamente en el resto del ecosistema estuarino, además se estimó que esta tuvo una vida media de 8 semanas aprox.
D'Croz y col. (1989)	Bahía de Panamá	<i>Rhizophora mangle</i>	Pérdida del 50% del peso seco de la hoja después de 27 días de experimento. Formación en una película microbiana en las primeras semanas de incubación.
Sessegolo y Lana (1991)	Bahía de Paranaguá (Sureste de Brasil)	<i>R. mangle</i> <i>A. schaueriana</i> <i>L. racemosa</i>	Tasas de descomposición mayor para <i>A. schaueriana</i> , y más baja para <i>R. mangle</i> . Frecuencia de la inmersión es vital para determinar la tasa de descomposición.
Juman (2005)	Trinidad y Tobago	<i>R. mangle</i>	Las tasas de degradación variaron de 0,3% en la zona intermareal superior a 1% en la zona intermareal inferior.
Aké-Castillo y col. (2005)	Golfo de México	<i>R. mangle</i>	La lixiviación y la acción microbiana fueron responsables de más del 50% de pérdida de biomasa después de 60 días de experimentación.
Escobar y col. (2006)	Chantuto, México	<i>R. mangle</i> <i>L. racemosa</i> <i>A. germinans</i> <i>C. erectus</i>	Tiempo de degradación entre 225-227 días. La tasa de descomposición más alta fue en <i>C. erectus</i> , luego <i>R. mangle</i> , <i>L. racemosa</i> y por último <i>A. germinans</i> .
Sierra-Rozo y col. (2009)	Isla de San Andrés, Colombia	<i>R. mangle</i> <i>L. racemosa</i> <i>A. germinans</i>	Mayores tasas de degradación al borde del humedal. La mayor velocidad de descomposición se presentó en las etapas tempranas de la descomposición. Porcentajes de biomasa remanente después de 15 semanas de incubación: <i>A. germinans</i> (10 %), <i>R. mangle</i> (29 %) y <i>L. racemosa</i> (28 %)

Adicionalmente, en esta década, el interés de los investigadores a nivel internacional se centró en cuantificar el proceso de lixiviación y degradación de hojas senescentes de *R.*

mangle (**Tabla 2**), se utiliza como metodología base la marcación radioactiva con C¹⁴, además de la determinación de la tasa de mineralización de compuestos lixiviables y compuestos estructurales como lignocelulosas.

Tabla 2. Estudios sobre degradación de hojas senescentes de *R. mangle*.

Autores (Año)	Ubicación	Especie	Conclusión
Cundell y col. (1979)	Florida, EE.UU	<i>R. mangle</i>	Se observa una reducción en el contenido de carbón y un incremento en el de nitrógeno durante los primeros 70 días de exposición. Los carbohidratos y compuestos tánicos se pierden del material vegetal entre 14 a 28 días, observando un incremento lento de la población bacteriana en la superficie de la hoja en descomposición. La microscopia electrónica fue usada como método de observación de la comunidad microbiana.
Benner y Hodson (1985)	Andros Island, Bahamas	Material vegetal proveniente del manglar	La fracción lixiviable de las hojas de mangle fue mineralizada de forma rápida y se asimiló en biomasa microbiana con una alta eficiencia (30%).
Benner y col. (1986)	Andros Island, Bahamas	<i>R. mangle</i>	Las tasas de asimilación y mineralización microbiana variaron dependiendo de la concentración de los compuestos lixiviados y el tamaño o la diversidad de las poblaciones microbianas.
Lee y col. (1990)	Bahamas	<i>R. mangle</i>	La estimulación de la actividad metabólica bacteriana resultados de la lixiviación de los componentes soluble de las hojas fue mayor que la mineralización de lignocelulosa.

A finales del siglo XX, las investigaciones a nivel mundial se centraron en analizar la dinámica de descomposición tomando en cuenta la participación de los microorganismos que intervienen durante todo el proceso (**Tabla 3**), estos estudios le dan mayor importancia al papel de los hongos, estudiando la diversidad y analizando el proceso de colonización y sucesión de la comunidad fúngica.

Tabla 3. Estudios centrados en analizar la diversidad de especies fúngicas asociadas a la descomposición de mangle.

Autores (Año)	Ubicación	Especie	Conclusión
Hyde (1991)	Kampong Kapok, Brunei	<i>Rhizophora apiculata</i> <i>Xylocarpus granatum</i>	<i>Halosarpheia minuta</i> como colonizador temprano de <i>R. apiculata</i> y <i>Lulworthia sp.</i> de <i>X. granatum</i> . Los hongos desempeñan un papel dominante en descomposición cuando se encuentran por encima de la marea media.

Alias y col. (1995)	Malasia	<i>A. marina</i> <i>Bruguiera gymnorhiza</i>	<i>Halocyphina villosa</i> fue común en las dos especies. La diversidad de especies y abundancia de hongos fueron mayores en <i>A. marina</i> .
Suryanarayana y col. (1998)	Tamil Nadu, India.	<i>R. apiculata</i> <i>R. mucronata</i>	Mayor densidad fúngica en los meses de lluvia. Hifomicetos y formas estériles fueron más frecuentes. Las especies más resaltante: <i>Sporormiella mínimos</i> y <i>Acremonium sp.</i>
Alias y Jones (2000)	Selangor, Malaysia	<i>R. apiculata</i>	Encontraron 53 especies: 39 ascomicetos, 13 deuteromicetos y un basidiomiceto, sin embargo observaron una clara diferenciación en la composición de especies verticalmente.
Abdel-Wahab (2005)	Mar Rojo, Egipto	<i>A. marina</i>	39 especies de hongos identificadas. Diversidad de hongos registrados es comparable a la registrada en manglares subtropicales, e inferior a la registrada en manglares tropicales.
Chinnaraj (1993)	Andaman and Nicobar Islands, India	<i>A. marina</i> <i>A. officinalis</i> <i>B. mnorrhiza</i> <i>R. apiculata</i> <i>R. mucronata</i> <i>S. alba</i> .	Identificados 897 hongos: 49 ascomicetos, un basidiomiceto y 13 deuteromicetos. <i>R. mucronata</i> (53 spp.), <i>A. marina</i> (40 spp.), <i>Sonneratia alba</i> (35 spp.), <i>R. apiculata</i> (26 spp.). Composición de especies comparable a la registrada en otros manglares tropicales.
Ananda y Sridhar (2002)	Delta del Rio Udyavara–Katpady, India	<i>Acanthus ilicifolius</i> <i>A. officinalis</i> <i>R. mucronata</i> <i>S. caseolaris</i>	35 especies fúngicas: <i>R. mucronata</i> (18), <i>A. officinalis</i> (13), <i>A. ilicifolius</i> (11) y <i>S. caseolaris</i> (8). <i>R. mucronata</i> mostró mayor diversidad según los índices de Simpson y Shannon. La presencia de hongos de las raíces de mangle es similar a la de los hongos saprófitos de los ecosistemas de manglar.
Maria1 y Sridhar (2003)	Udyavara, India	<i>A. ilicifolius</i> <i>A. officinalis</i> <i>B. mnorrhiza</i> <i>R. mucronata</i> <i>S. caseolaris</i>	Mayor riqueza y diversidad en la estación de lluvias. <i>R. mucronata</i> presentó el mayor índice Simpson en ambas estaciones y el mayor índice de Shannon para la estación lluviosa, mientras que <i>B. mnorrhiza</i> durante el verano.
Nieves-Rivera (2005)	Laguna Rincón, Puerto Rico	<i>A. germinans</i> <i>R. mangle</i>	Se encontraron ocho (8) hongos filamentosos: 2 ascomicetos especies y 6 especies de hongos mitospóricos.
Sridhar y col. (2010)	India	<i>Cyperus malaccensis</i>	Se estudiaron patrones de colonización de hongos, pérdida de masa y cambios bioquímicos durante la descomposición del manglar. Se encontraron que 19 hongos terrestres durante las primeras 2-3 semanas, 79% de pérdida de masa de las brácteas se produjo en 4 semanas.

Aunque hay una amplia bibliografía a nivel internacional que aborda el estudio de diversos aspecto de la dinámica de descomposición en bosques de manglar, tales como la pérdida de material vegetal, la variación de la concentración de nutrientes y la colonización y sucesión microbiana. En Venezuela, Bastardo (1988) inició los estudios del proceso de descomposición en los bosques de manglar, quien analizó la dinámica de desaparición de

peso seco de la hojarasca del mangle e incluye el papel de los microorganismos en el proceso de descomposición, su actividad y la sucesión microbiana (bacterias, hongos y actinomicetos). El trabajo más reciente de descomposición en manglar es el de Querales y col. (2012) (Tabla 4).

Tabla 4. Estudios realizados en Venezuela sobre el proceso de descomposición en diversos bosques de manglar.

Autores (Año)	Ubicación	Especie	Conclusión
Bastardo (1988)	Laguna de Tacarigua, Edo. Miranda	<i>R. mangle</i> <i>A. nítida</i>	Las tasas de descomposición en las zonas muestreadas no presentan diferencias significativas, pero el grado de hidratación del material vegetal es un factor importante en el proceso de descomposición.
Hobaica (1989)	Laguna de Tacarigua, Edo. Miranda	<i>R. mangle</i>	El petróleo retarda la descomposición de <i>R. mangle</i> debido a que impide el ataque bacteriano y altera la liberación de nutrientes al medio. La descomposición de hojarasca es más rápida en bacterias autóctonas, mientras que la capacidad de biodegradación de hidrocarburos saturados es más efectiva para las bacterias de Cole Parmer Instrument Company. Se observó en primer lugar la biodegradación de los elementos estructurales de menor complejidad.
Bastardo (1999)	Laguna de Tacarigua, Edo. Miranda	<i>A. germinans</i> <i>R. mangle</i> <i>L. racemosa</i>	durante los primeros siete días de experimento, las bacterias presentaron el más rápido crecimiento hasta los 21 días, de allí en adelante predominaban los actinomicetos, mientras que la comunidad fúngica se mantuvo intermedia. La abundancia de microorganismos está directamente relacionada con la calidad del sustrato y la habilidad de cada comunidad para degradar los diferentes componentes orgánicos que conforman la estructura foliar.
Querales y col.(2012)	Costa Occidental Lago de Maracaibo, Edo Zulia	<i>R. mangle</i>	La tasa de descomposición se presentó de media a alta al compararse con otros manglares, el 50% del material foliar se perdió durante los primeros 55-56 días debido al ataque y colonización por parte bacterias y hongos, así como al lixiviado de los materiales orgánicos solubles y compuestos inorgánicos y luego por la pérdida de compuestos recalcitrantes.

4. HIPÓTESIS

El papel de la comunidad fúngica en la descomposición puede variar debido a la fisiología de la especie vegetal, dependiendo de las condiciones iniciales del sustrato y además de su calidad. Los cambios en la comunidad microbiana que ocurren durante la dinámica de descomposición sugieren una variación de gremios de acuerdo a las capacidades específicas que les permita degradar determinado tipo de compuesto orgánico.

4.1 PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Existen cambios en la comunidad fúngica asociada al proceso de descomposición?

4.2 HIPÓTESIS

Si la composición de la comunidad fúngica está determinada por la disponibilidad de sustratos en el proceso de descomposición, **entonces** existirá un recambio en la composición de especies en la comunidad fúngica asociada a la descomposición de *R. mangle*.

5. OBJETIVOS

5.1 OBJETIVO GENERAL

Determinar cambios en la estructura de la comunidad fúngica vinculada a la dinámica del proceso de descomposición de hojas de *Rhizophora mangle*, colectadas en la Laguna de Tacarigua, Edo Miranda, Venezuela.

5.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar la tasa de descomposición de hojas senescentes de *R. mangle*.
- Caracterizar la estructura gremial de la comunidad de hongos asociados al proceso de descomposición.
- Describir la colonización y sucesión de la comunidad fúngica asociada a la dinámica de descomposición de hojas senescentes de *R. mangle*.
- Identificar taxonómicamente por lo menos hasta nivel de género, los morfotipos de hongos asociados a la descomposición de hojas de *R. mangle*.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 SITIO DE COLECTA DEL MATERIAL FOLIAR

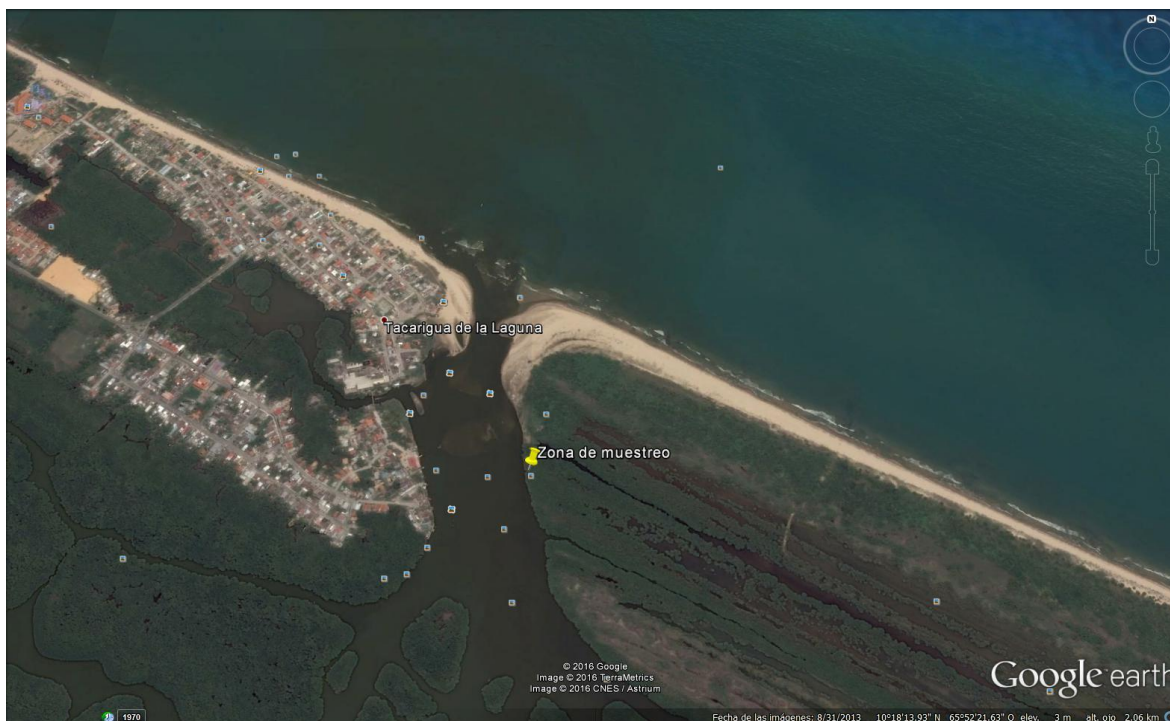


Figura 3. Parque Nacional Laguna de Tacarigua. Área de muestreo: La Boca. Coordenadas 10°18'13,93''N; 65°52'21,63''O.

Tabla 5. Parque Nacional Laguna de Tacarigua

Parque Nacional	1974
Sitio Ramsar	1996
Ubicación	Municipio Páez, Edo. Miranda
Extensión	7800 Ha, 28 Km (long), 5 Km (ancho)
Temp. promedio	26 °C
Prec. media anual	1000 mm
Ciclos Estacionales	Lluvia (May-Ago y Nov-Dic) Mes más seco Marzo
Principales Ecosistemas	Laguna Salobre Bosque seco Restinga de playa arenosa <i>R. mangle</i> <i>A. germinans</i>
Principales Especies Vegetales	<i>L. racemosa</i> <i>C. erectus</i>

La recolección de las muestras se realizó en el sector La Boca de la Laguna de Tacarigua, Edo Miranda, Venezuela, ubicado al occidente de la misma, debido a ser una zona de fácil

acceso por las condiciones de sequía fuerte de la laguna imperantes en el momento de la colecta y en donde existe una variación de los parámetros fisicoquímicos importantes dentro del sistema lagunar, ya que es el sector donde se da la conexión más directa con la entrada de agua de mar en la Laguna.

6.2 METODOLOGÍA

6.2.1 Diseño de Muestreo

- Se ubicaron 2 parcelas de 100 x 2 m a lo largo del borde del manglar, considerando que la vegetación dentro del área muestral fuera homogénea y con dosel continuo.
- El material vegetal fue recolectado siguiendo una distribución aleatoria.
- Se colectaron hojas jóvenes, todas tomadas del dosel, para garantizar un estado fisiológico más o menos similar, de árboles de *R. mangle*, que se encontraban a una altura aproximada de 2 m desde el nivel del suelo.
- Las hojas fueron colectadas empleando tijeras de jardinería y empaquetadas en bolsas de papel rotuladas que se sellaron y trasladaron al Laboratorio de Ecología de Microorganismos, del IZET.
- Se tomaron muestras de agua circundante (aprox. 100 l) en tres puntos a lo largo de la parcela de muestreo.
- Adicionalmente, en los mismos puntos donde se tomaron las muestras de agua, se determinaron *in situ* parámetros fisicoquímicos, utilizando un equipo multiparámetro Horiba U 10, como: temperatura, pH, conductividad, salinidad y oxígeno disuelto.

6.2.2 Trabajo de Laboratorio (Diseño Experimental)

- En el laboratorio, las hojas recolectadas se colaron en bandejas y se secaron con servilletas de papel para eliminar el exceso de humedad.
- De una muestra compuesta de todas las hojas recolectadas, se obtuvieron discos foliares de 2 cm de diámetro utilizando un sacabocado de aluminio, esto con el fin de estandarizar la superficie y peso del sustrato vegetal a descomponer. En experimentos realizados previamente se determinó que con un diámetro de 2 cm, el área del sustrato expuesta a la descomposición fue suficiente para evidenciar el proceso de descomposición.

- Grupos de 10 discos foliares se pesaron utilizando una balanza analítica para determinar su peso fresco. La escogencia de grupos de 10 discos foliares se realizó después de efectuar experimentos previos, donde se comprobó que esta cantidad de discos foliares aseguraba un área superficial y un peso representativo que permitió determinar eficazmente el proceso de pérdida de peso seco del material vegetal.
- Los grupos de discos foliares pesados se secaron en estufa por 72 horas a 80 °C. Posteriormente los discos se pesaron utilizando una balanza analítica para determinar peso seco inicial.
- Los discos foliares se colocaron en bolsa de descomposición de 10 x 10 cm elaboradas con malla de plástico con un poro de 2 mm × 2 mm, siguiendo la técnica de bolsas de descomposición (Goulter y Allaway, 1979; D'Croz y col., 1989, Querales y col., 2012).
- Modificando el método del acuario descrito por Hobaica (1989), se realizó un microcosmos, utilizando dos acuarios de 40 cm x 30 cm x 40 cm, a la que se les agregó aprox. 25 l de agua recolectada en la laguna. Las bolsas de descomposición se dispusieron de manera que quedaron suspendidas verticalmente en la columna de agua, para ello se ataron a las bolsas pesos en la parte inferior que evitaron que estas flotaran. Los acuarios se forraron por la parte externa con papel periódico recubierto con plástico color negro para evitar el crecimiento de algas y plancton que pudiesen modificar las condiciones fisicoquímicas del agua e interferir en el proceso de descomposición.



Figura 4. Montaje del microcosmos. A. Montaje externo del microcosmos. B. Disposición de las bolsas de descomposición en el microcosmos. C Bolsas de descomposición flotando en el fondo del microcosmos

- Los acuarios se ubicaron en el invernadero del Instituto de Zoología y Ecología Tropical, con el fin de exponer el experimento a condiciones ambientales más cercanas a las naturales.
- Para evaluar la descomposición del material vegetal, se utilizó un diseño de muestreo sin remplazo, donde seis (6) bolsas de descomposición escogidas de manera aleatoria fueron retiradas del microcosmos en cada tiempo de muestreo, cinco (5) bolsas se utilizaron para determinar la tasa de desaparición del material vegetal y una (1) para realizar análisis microbiológicos.
- Querales y col. (2012) estimaron que la pérdida de biomasa posee una mayor velocidad en la fase inicial de descomposición, reportaron que el 50% del material foliar se pierde entre los 55-56 días. Basados en estas experiencias se estableció el tiempo de incubación de 75 días, tomando en cuenta que los primeros tres tiempos de muestreos fueron desmontados del microcosmo cada 5 días. En la tabla 6 se indican los tiempos en los que se procesaron las muestras por quintuplicado:

Tabla 6. Tiempos del muestreo.

Tiempo	Días	Tiempo	Días
T0	Inicio experimento	T4	30
T1	5	T5	45
T2	10	T6	60
T3	15	T7	75

6.2.3 Análisis de Laboratorio

Para el análisis de cada muestra se estudiaron diversos aspectos involucrados en la dinámica de la descomposición del material foliar: Parámetros fisicoquímicos, Descomposición, Abundancia, Caracterización Bioquímica e Identificación de hongos filamentosos y levaduras

6.2.3.1 Parámetros fisicoquímicos

- Durante cada tiempo de muestreo se midieron parámetros fisicoquímicos del agua de los microcosmos (**Tabla 7**):

Tabla 7. Métodos utilizados para determinar los parámetros fisicoquímicos a evaluar.

Parámetro Físicoquímico	Instrumento Utilizado	Método	Unidad
pH	Multiparametro Horiba U10	Electrometría de electrodo selectivo	$-\log_{10}[\text{H}^+]$
Conductividad		Electrometría de electrodo conductimétrico	mS/cm
Salinidad		Refractómetro óptico	Ppm o %
Oxígeno disuelto (OD)	Medidor portátil de Oxígeno disuelto HD3030	Electrometría	mg/L O ₂
Turbidez	Turbidímetro Portátil	Nefelometría	UNT (Unidades Nefelométricas)

6.2.3.2 Descomposición

- El material foliar remanente de cada tiempo de muestreo fue secado en una estufa por 72 horas a 80°C hasta obtener el peso constante.
- Posteriormente, el material foliar remanente seco fue pesado utilizando una balanza analítica (Sartorius analógica), para determinar la pérdida de peso seco.

6.2.3.3 Abundancia

- De la bolsa de descomposición dispuesta para análisis microbiológicos en cada tiempo de muestreo, se tomaron los discos foliares y se incubaron en 50 ml de Caldo Malta Modificado (proporción de agua destilada: agua de la laguna 1:1) para suministrar a los microorganismos medios de crecimiento con condiciones más cercanas a los naturales. La incubación se realizó a temperatura ambiente durante 7 días.
- Luego de este período se realizaron diluciones seriadas en tubos de ensayo con 9 ml de Solución Salina al 2%.
- Para la determinación de la abundancia total de hongos filamentosos y levaduras, se realizaron siembras por superficie, por quintuplicado, en placas de Agar Malta Modificado (proporción de agua destilada: agua de la laguna 1:1).

6.2.3.4 Caracterización Bioquímica de la comunidad fúngica

- Simultáneamente se realizaron siembras por superficie en diversos sustratos para determinar la habilidad de degradar o utilizar diverso compuestos orgánicos presentes en las hojas de mangle. En la tabla 8 se especifican los sustratos utilizados.
- Todos los sustratos se incubaron a temperatura ambiente durante otros 7 días, con monitoreo diario.

Tabla 8. Pruebas bioquímicas realizadas para caracterización funcional de la comunidad bacteriana

Sustrato		Medio de Cultivo	Composición del Medio de Cultivo	Referencia
Hidrolisis de componentes estructurales	Celulosa	Agar Celulosa	Compuesto estructural 2 a 4 g/l Agar-agar 15 g/l Medio Mínimo 500 ml/l	Modificado de Parkinson y col., 1971 (proporción 1:1 Agua destilada : Agua de la Laguna)
	Hemicelulosa	Agar Pectina		
	Lignina	Agar Lignina		
Asimilación de Carbohidratos Simples	Glucosa	Agar Glucosa	Peptona de Caseína 10 g/l Carbohidrato 5 g/l Rojo Fenol 0,024 g/l Agar-agar 15 g/l	Modificado de MacFaddin, 2004 (proporción 1:1 Agua destilada : Agua de la Laguna)
	Sacarosa	Agar Sacarosa		
	Celobiosa	Agar Celobiosa		
	Xilosa	Agar Xilosa		
Ácidos Orgánicos	Ac. Tánico	Agar Ac. Tánico	Ac. Tánico 2 a 4 g/l Agar-agar 15 g Solución Winogradsky 500 ml	Modificado de Aguilar y col. 2001.
Asimilación de Polisacáridos	Almidón	Agar Almidón	Peptona 5 g/l Almidón 2 g/l Extracto de Carne 3 g/l Agar-agar 15 g/l	Modificado de MacFaddin, 2004 (proporción 1:1 Agua destilada : Agua de la Laguna)
	Quitina	Agar Quitina	Caldo ATS 30g/l Quitina 1g/l NaCl 15 g/l Agar-agar 15 g/l	Modificado de Parkinson y col., 1971 (proporción 1:1 Agua destilada : Agua de la Laguna)
Aminoácidos	Ac. Glutámico	AMM + Ac. Glutámico	Aminoácido 2 a 4 g/l Agar-agar 15 g/l Medio Mínimo 500 ml/l	Modificado de MacFaddin, 2004 (proporción 1:1 Agua destilada : Agua de la Laguna)
	Ac. Aspártico	AMM + Ac. Aspártico		

	Lisina	AMM + Lisina		
	Alanina	AMM + Alanina		
Actividad Proteolítica	Caseína	Agar Leche	Peptona 5 g/l Extracto de levadura 3 g/l Leche descremada en polvo 1 g/l Agar-agar 12 g/l	Modificado de MacFaddin, 2004 (proporción 1:1 Agua destilada : Agua de la Laguna)
Actividad Lipolítica	Tween 80	Agar Tween 80	Pectona 10 g/l Tween 80 10 ml/l Agar-agar 15 g/l NaCl 5 g/l CaCO ₃ 2 g/l MgCl ₂ .6H ₂ O 2 g/l Agua de Chorro 750 ml/l Agua Destilada 250 ml /l	Chakrabarty y col., 1970 (proporción 1:1 Agua destilada : Agua de la Laguna)

6.2.3.5 Identificación de Hongos filamentosos y Levaduras

6.2.3.5.1 Identificación de Hongos filamentosos

- Se realizó la siembra de una espora (cultivo monoespecífico) de los morfotipos encontrados en las placas de abundancia total, en Agar Malta Modificado, y se encubaron a temperatura ambiente por 7 días, con monitoreo diario, con el fin de ir describiendo la macromorfología de las cepas aisladas, aspecto importante a considerar en el uso de claves taxonómicas. Además de formar el cepario fúngico de las cepas a trabajar.
- Se realizaron microcultivos teñidos con azul de lactofenol (Dade y Gunnell, 1969) y/o glicerina (Samson, 1995), que permitió una mejor observación de las estructuras reproductivas de cada cepa fúngica, las cuales fueron determinantes para su identificación taxonómica. Estos microcultivos se observaron en un microscopio de luz.

6.2.3.5.2 Levaduras

- A cada una de las cepas de levaduras se les realizó una Tinción con Azul de lactofenol (Dade y Gunnell, 1969) y Tinta China (Contreras, 1995) para determinar la forma de las células como parte de la identificación taxonómica.

- Se realizaron pruebas de asimilación de Bilis Esculina, Urea, KNO_3 , crecimiento en Micocel y Saboraud como parte de la batería de pruebas para la identificación bioquímica (modificado de Contreras, 1995; Linares y Solís, 2007).
- Se realizaron pruebas de asimilación de diversos carbohidratos (lactosa, glucosa, maltosa, celobiosa, sucrosa, galactosa, xilosa, rafinosa, melobiosa, trehalosa, Dulcitol) continuando con el protocolo de pruebas bioquímicas para la identificación taxonómica (modificado de Contreras, 1995).

6.2.4 Análisis Estadístico

6.2.4.1 Variación de los parámetros fisicoquímicos

- Para determinar si existían diferencias entre los valores de los parámetros fisicoquímicos en cada tiempo de muestreo, se realizó un análisis de varianza, utilizando el paquete estadístico PAST (Hammer y Harper, 2001), el cual es un procedimiento estadístico cuya hipótesis nula es que muestras tomadas de poblaciones diferentes poseen la misma media. Para realizar el análisis de varianza paramétrico (ANOVA) la muestras debieron tener una distribución normal y poseer homogeneidad de sus varianzas. Si las suposiciones no se cumplían, se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.
- Con el objetivo de relacionar con cambios en la abundancia de la comunidad fúngica con el comportamiento de las variables fisicoquímicas se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), utilizando el paquete estadístico PAST (Hammer y Harper, 2001), la cual es una técnica estadística de síntesis de la información. Esta técnica redujo el número de variables utilizadas perdiendo la menor cantidad de información posible. Las variables utilizadas fueron combinaciones lineales de las variables originales, que además fueron independientes entre sí.

6.2.4.2 Tasa de Descomposición

Para calcular la pérdida de materia vegetal se consideró la disminución de peso seco con un modelo exponencial negativo, descrito por la ecuación $W_t = W_o \cdot e^{-kt}$. Donde W_t es el peso perdido a tiempo t , medido en días; W_o es el peso inicial en tiempo T_0 ; k es la tasa

constante por día; t es el tiempo y e es el logaritmo de base natural (Olson 1963 citado por: Odum, 1975; Bastardo, 1988; Hobaica, 1989; Bastardo, 1999; Aké-Castillo y col., 2006; Sierra-Rozo, 2009; Querales y col., 2012).

6.2.4.3 Abundancia

- La matriz de datos se reportó en UFC/cm² obteniéndose valores en el orden de hasta 10¹⁰, por lo que para la realización de los análisis estadísticos se efectuó la transformación de esta matriz a una de Log₁₀ con lo cual se minimiza la magnitud de los datos y disminuye el efecto de la varianza de los mismos.

6.2.4.4 Caracterización Bioquímica comunidad fúngica

Una vez realizadas las diferentes pruebas de caracterización bioquímicas de la degradación o transformación de diferentes sustratos probados:

- Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), utilizando el paquete estadístico PAST (Hammer y Harper, 2001), para relacionar la temporalidad, la variación de los parámetros fisicoquímicos y la utilización de los sustratos por parte de la comunidad fúngica asociada a los discos foliares en descomposición.

7. RESULTADOS

7.1 PARÁMETROS FISICOQUÍMICOS

En el proceso de descomposición del material foliar se liberan al medio iones y biomoléculas presentes en las células vegetales, como proteínas, aminoácidos, lípidos, carbohidratos, que pueden estar disueltas o ser insolubles en agua, definiendo su composición física y química.

El pH es un parámetro fisicoquímico que define la concentración de iones de hidrogeno presente en el medio, el valor determinado *in situ* fue $7,067 \pm 0,404$, siendo mayor que los valores tomados del microcosmos donde se llevó a cabo la descomposición de *R. mangle.*, el cual fue ligeramente ácido durante todo el tiempo de muestreo, con un valor promedio de $6,36 \pm 0,06$, los valores extremos alcanzado fueron 6,06 y 6,85, a los 5 y 75 días respectivamente (**Figura 5**).

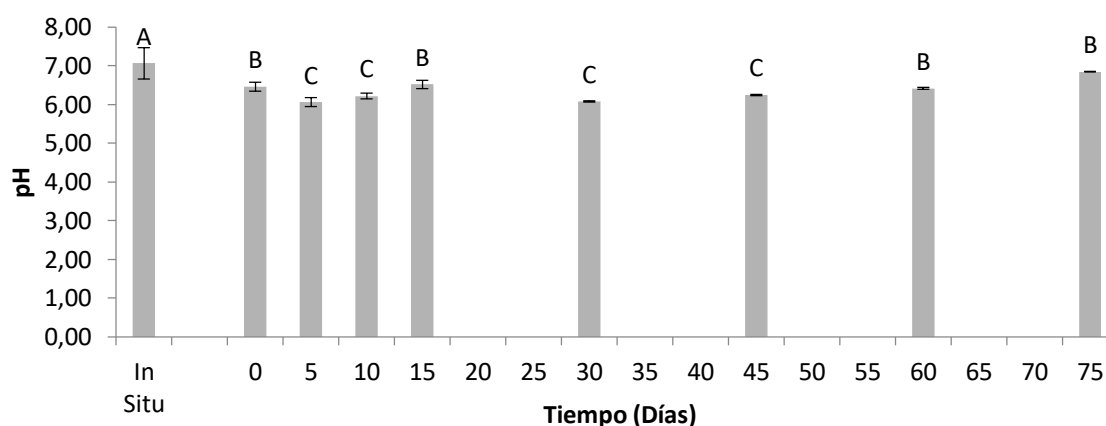


Figura 5. Valores medios ($\pm$ D. E) de **pH** del agua durante los 75 días experimento. Las columnas representadas con letras diferentes son significativamente diferentes ($p < 0,05$; $n=3$) de acuerdo al test de Kruskal–Wallis.

Existen diferencias significativas entre los días 0, 15, 60, 75 y 5, 10, 30, 45, mientras que el pH tomado *in situ* en la laguna es significativamente diferente de todos los tiempos previos.

La conductividad es una medida de la capacidad del agua para transportar la corriente eléctrica, este parámetro permite determinar la concentración de especies iónicas presentes en el agua del microcosmos. La conductividad *in situ* tuvo un valor de 55,1mS/cm, mientras que el valor promedio determinado del agua del microcosmos fue de $56,6 \pm 0,39$ mS/cm, los

valores extremos alcanzados estuvieron entre 55,8 mS/cm y 57,1 mS/cm, respectivamente (**Figura 6**).

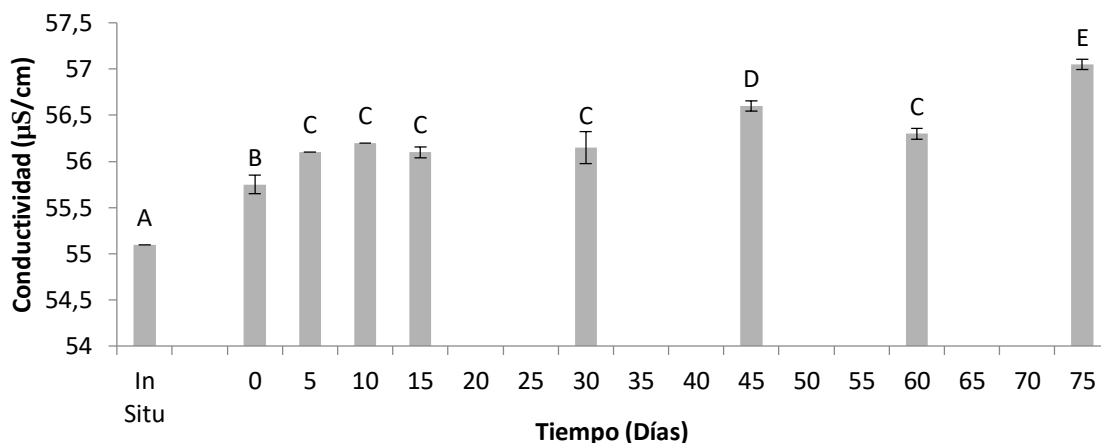


Figura 6. Valores medios ($\pm$ D. E) de **Conductividad** en el microcosmos durante los 75 días de experimento. Las columnas representadas con letras diferentes son significativamente diferentes ($p < 0,05$; $n=3$) de acuerdo a la prueba de ANOVA.

Se observan diferencias significativas entre el inicio, los tiempos intermedios y el final de tiempo de incubación del microcosmos, además el valor determinado en la laguna es menor y significativamente diferente de los valores determinados en el agua del microcosmos.

La salinidad es un parámetro fisicoquímico que mide la cantidad total de sales disueltas en un volumen determinado de agua. La salinidad determinada *in situ* mostró un valor de 3,65 %, mucho menor que el promedio obtenido en el microcosmos de $3,73 \pm 0,03$, los valores extremos alcanzado fueron 3,71 y 3,80, respectivamente (**Figura 7**).

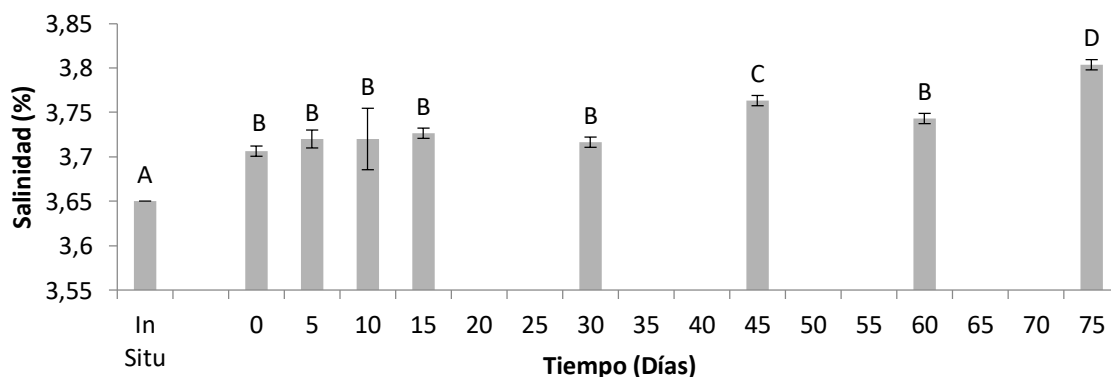


Figura 7. Valores medios ($\pm$ D. E) de **Salinidad** durante los 75 días de experimento. Las columnas representadas con letras diferentes son significativamente diferentes ($p < 0,05$; $n=3$) de acuerdo al test de Kruskal–Wallis.

Se determinaron diferencias significativas ($p < 0,05$) de los valores de salinidad, siendo menores los valores iniciales, que fueron aumentando progresivamente durante el tiempo de muestreo, los valores más elevados se reportaron para los 75 días de incubación.

El oxígeno disuelto es un parámetro indicativo de la calidad de un agua, necesario para la vida de los peces y otros organismos acuáticos. El oxígeno es moderadamente soluble en agua, depende de la temperatura, la salinidad, la turbulencia del agua y la presión atmosférica, disminuyendo cuando aumenta la temperatura y la salinidad. El valor de oxígeno disuelto determinado en la laguna fue $6,35 \pm 0,378$ ppm, al realizar el análisis al microcosmos se observó un valor promedio de $5,38 \pm 1,09$ ppm, los valores extremos alcanzado fueron 3,98 ppm y 6,91 ppm, respectivamente (**Figura 8**).

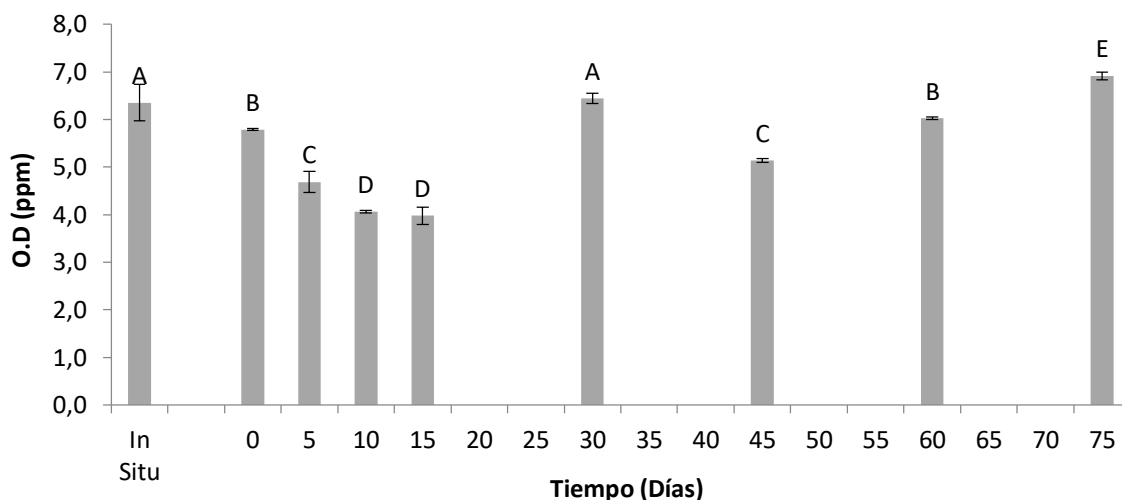


Figura 8. Valores medios ($\pm$ D. E) de **Oxígeno Disuelto (O.D)** del agua durante los 75 días de experimento. Las columnas representadas con letras diferentes son significativamente diferentes ($p < 0,05$; $n=3$) de acuerdo al test de Kruskal–Wallis.

El oxígeno disuelto tuvo un comportamiento fluctuante durante el experimento con diferencias significativas entre los tiempos ($p < 0,05$).

La turbidez es causada por las partículas que forman los sistemas coloidales; es decir, aquellas que por su tamaño, se encuentran suspendidas y reducen la transparencia del agua en menor o mayor grado. La turbidez determinada in situ fue de 28 ± 1 UNT, el valor promedio determinado en el microcosmos fue $17,62 \pm 8,29$ UNT, con valores extremos 3,2 UNT y 29,7 UNT, respectivamente (**Figura 9**).

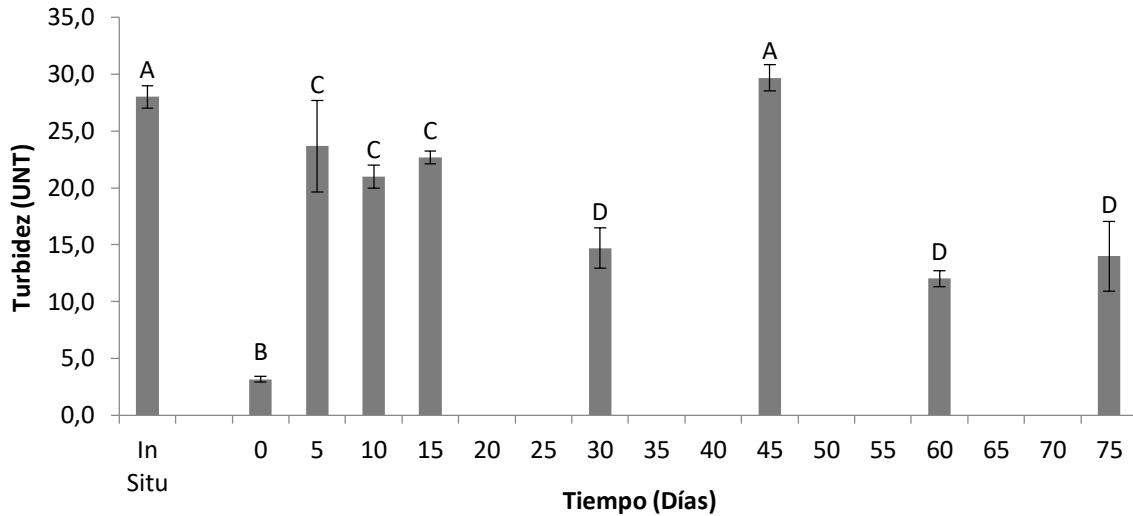


Figura 9. Valores medios ($\pm$ D. E) de **Turbidez** durante los 75 días de experimento. Las columnas representadas con letras diferentes son significativamente diferentes ($p < 0,05$; $n=3$) de acuerdo al test de Kruskal–Wallis.

La turbidez tuvo un comportamiento fluctuante durante toda la duración del experimento, con diferencia significativas ($p < 0,05$) entre el valor determinado *in situ*, los días 0; 5, 10, 15; y los días 30, 60 y 75, mientras el valor el día 45 fue diferente de todos los tiempos.

7.2 DESCOMPOSICIÓN

La pérdida de peso del material foliar durante los 75 días de incubación evaluada en gramos tuvo un comportamiento negativo (**Figura 10**). La tasa de descomposición ($-k$) para las hojas de *R. mangle* tuvo un valor de $-0,0184 \pm 0,0025$; $R^2 = 0,3964$.

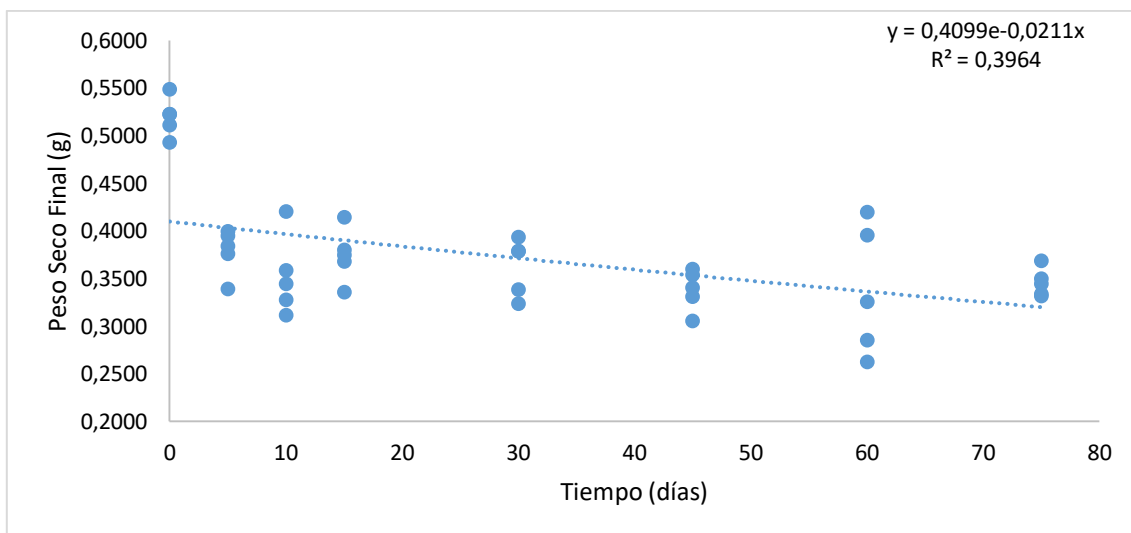


Figura 10. Pérdida de peso seco en gramos (g) durante el tiempo de incubación de las hojas de *Rhizophora mangle*. La línea continua representa la tendencia negativa de los valores con un coeficiente de correlación, $R^2 = 0,3964$ ($n=5$).

7.3 ABUNDANCIA

Asociada al proceso de descomposición se observó presencia de cepas fúngicas (hongos filamentosos) desde el tiempo inicial (0 días) hasta los 15 días del experimento, mientras que las levaduras (hongos unicelulares no filamentosos) se observaron a partir de los 5 días hasta los 75 días de incubación (**Figura 11**).

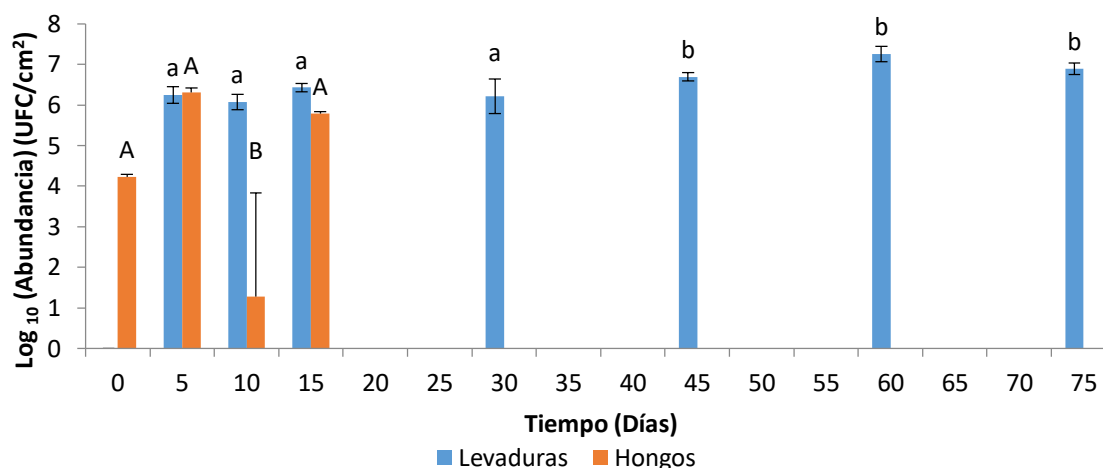


Figura 11. Densidad de la comunidad fúngica asociada al proceso de descomposición. Media $\pm$ D. E de Abundancia Total de Hongos filamentosos y Levaduras. Las columnas representadas con letras diferentes (Mayúsculas = Hongos; minúsculas = Levaduras) indican diferencias significativas ($p < 0,05$, $n=5$) de acuerdo al test de Kruskal–Wallis.

La abundancia de hongos filamentosos solo se muestra significativamente diferente a los 10 días de iniciado el experimento. La abundancia de levaduras muestra diferencias significativas marcada por un patrón temporal entre los días 5 a 30 y 45 a 75 días ($p < 0,05$).

El análisis de componentes principales realizado a las variables fisicoquímicas y la abundancia total de hongos filamentosos y levaduras reflejó el cambio temporal que se da en las condiciones fisicoquímicas y biológicas del microcosmos durante el proceso de descomposición (**Figura 12**). Previo a la realización del análisis se hizo una tabla de correlación la cual mostró que el comportamiento de la variable salinidad y conductividad eran similares, por lo que se tomó la decisión de excluir la variable conductividad del PCA. Primeramente, el día 0 marca las condiciones iniciales del sistema, se encuentra asociado al

segundo componente, caracterizado por la presencia de hongos filamentosos, luego se observan los días 5,10 y 15, todos representados por el primer componente, en asociación con el vector de la abundancia de hongos filamentosos como principal característica, seguido por el vector turbidez, con valores sobre la media durante este periodo. Los 30 días de incubación están asociado al primer componente, se presenta como un punto crítico que refleja un cambio en la dinámica de descomposición en este sistema, los vectores pH y oxígeno disuelto son los que caracterizan el sistema en este punto de la incubación. Los 45 días se relacionan con el segundo componente, reflejando un cambio de estadio sucesional marcado por el aumento en la abundancia de levaduras y la turbidez del microcosmos. A los 60 días está relacionado al primer componente y está caracterizado por las variables fisicoquímicas: pH, oxígeno disuelto y salinidad. Por último, a los 75 días presenta unas condiciones fisicoquímicas diferentes a los tiempos previos que muestran un cambio de las condiciones del microcosmos asociadas al proceso de descomposición, está asociado al primer componente y muestra los valores más elevados de pH, oxígeno disuelto y salinidad.

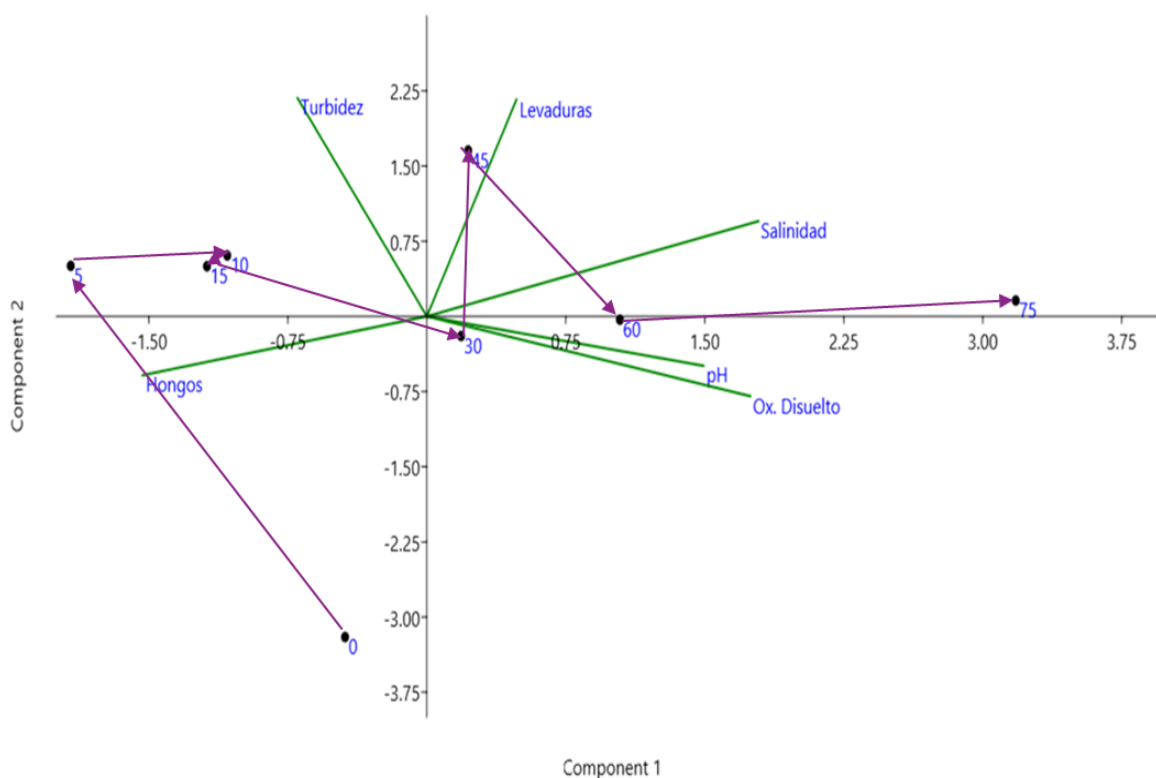


Figura 12. Biplot del Análisis de Componentes Principales (PCA) realizados para las variables fisicoquímicas y la abundancia de hongos filamentosos y levaduras. Los vectores en color verde representan las variables fisicoquímicas, los puntos negros representan los tiempos del muestreo de 0 a 75 días.

Se analizó abundancia de bacterias, actinomicetos, hongos filamentosos y levaduras presentes en muestras de agua del microcosmos donde se estaba llevando a cabo el proceso de descomposición. Se observó la presencia de cepas bacterianas y fúngicas en todos los tiempos probados, mientras que los actinomicetos se presentaron en los días 0, 15 y 60. La abundancia de bacterias estuvo en el orden de 10^9 UFC/ml en las muestras tomadas los días 0 y 15 y luego disminuyó a 10^8 UFC/ml en los días 45 y 60, mientras que la abundancia de los actinomicetos en el día 0 está en el orden de 10^7 UFC/ml aumentando en los días sucesivos hasta 10^9 UFC/ml, por último se observó la presencia de cepas fúngicas levaduriformes con abundancias que van desde 10^4 hasta 10^8 UFC/ml (**Figura 13**).

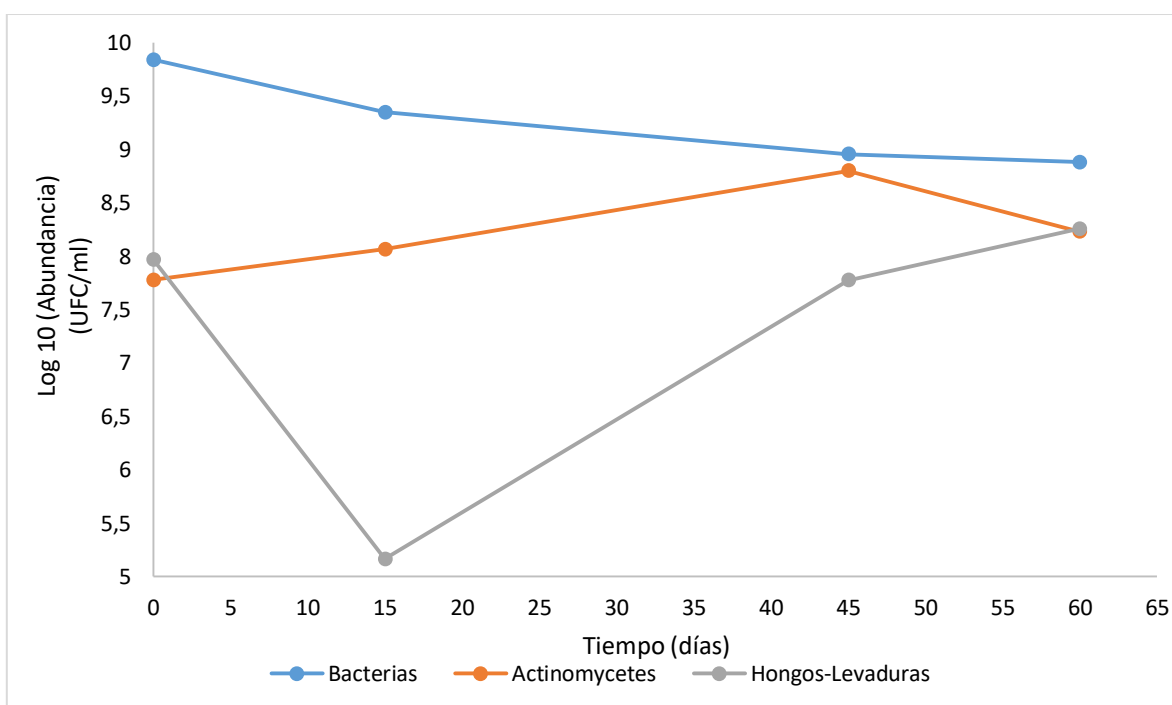


Figura 13. Densidad de bacterias, actinomicetos, hongos filamentosos y levaduras presentes en el agua del microcosmos a los 0, 15, 45 y 60 días de experimento.

Por último, se realizó un análisis de componentes principales para relacionar las variables fisicoquímicas y la abundancia de bacterias, actinomicetos, hongos filamentosos y levaduras que se refleja en el cambio temporal que se da en las condiciones del microcosmos durante el tiempo de incubación (**Figura 14**). Primeramente, el día 0 marca las condiciones iniciales del sistema, se encuentra asociado al primer componente, caracterizado por la presencia de bacterias y cuyos parámetros determinantes son pH y oxígeno disuelto, luego se observa los días 15, representado por el segundo componente, en asociación con el vector de abundancia

de bacterias, seguido por el vector pH, con valores sobre la media. Los 45 días se relacionan con el primer componente, reflejando un cambio marcado por el aumento en la abundancia de actinomicetos asociados con un aumento de la salinidad y en menor grado la turbidez del microcosmos. A los 60 días está relacionado al segundo componente y está caracterizado el mayor valor de abundancia de hongos filamentosos y levaduras asociado con el oxígeno disuelto.

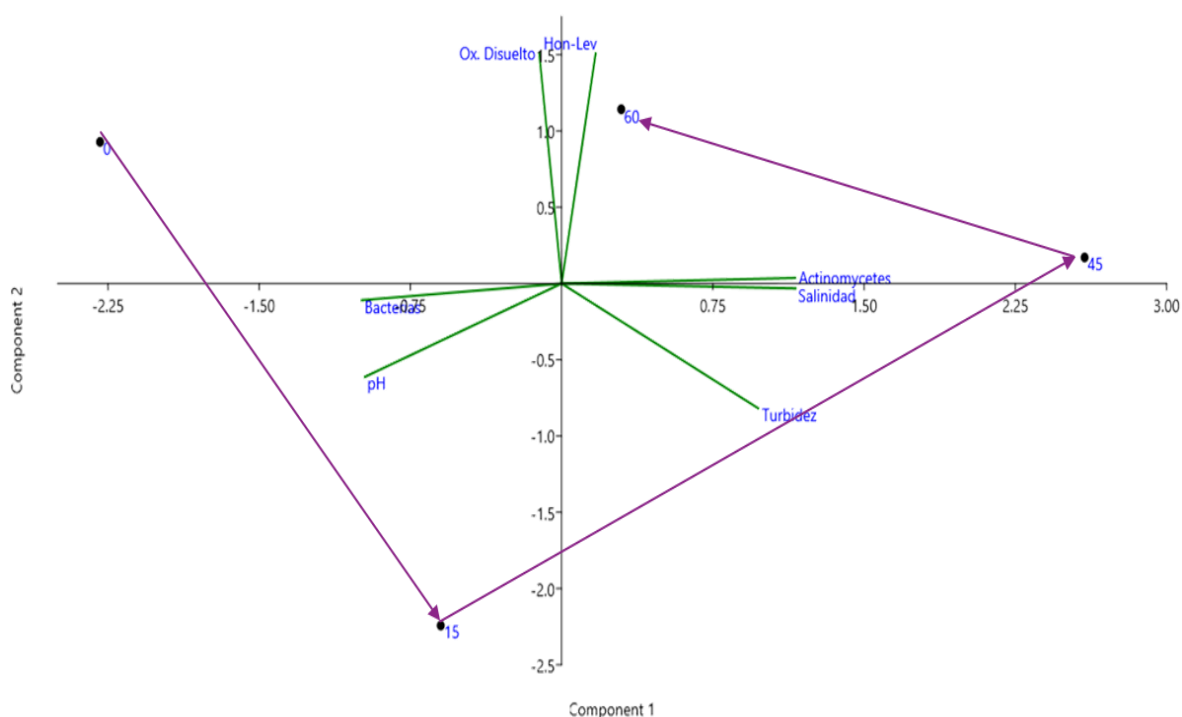


Figura 14. Biplot del **Análisis de Componentes Principales (PCA)** realizados para las variables fisicoquímicas y la abundancia de bacterias, actinomicetos, hongos filamentosos y levaduras. Los vectores en color verde representan las variables fisicoquímicas, los puntos negros representan los tiempos del muestreo a los 0, 15, 45 y 60 días.

7.4 CARACTERIZACIÓN BIOQUÍMICA DE LA COMUNIDAD FÚNGICA

Como parte de esta caracterización se determinó la abundancia de hongos filamentosos y levaduras expuestos a diversos compuestos que emulan los sustratos encontrados en las hojas de *R. mangle*. Se observó primeramente la asimilación de compuestos estructurales, celulosa, pectina y lignina. La presencia de cepas fúngicas se reportó desde el día 0, hasta los 15 días de incubación (**Figura 15**), mientras que en las levaduras se observaron con un crecimiento diferencial a los 10, 45 y 60 días de muestreo (**Figura 16**).

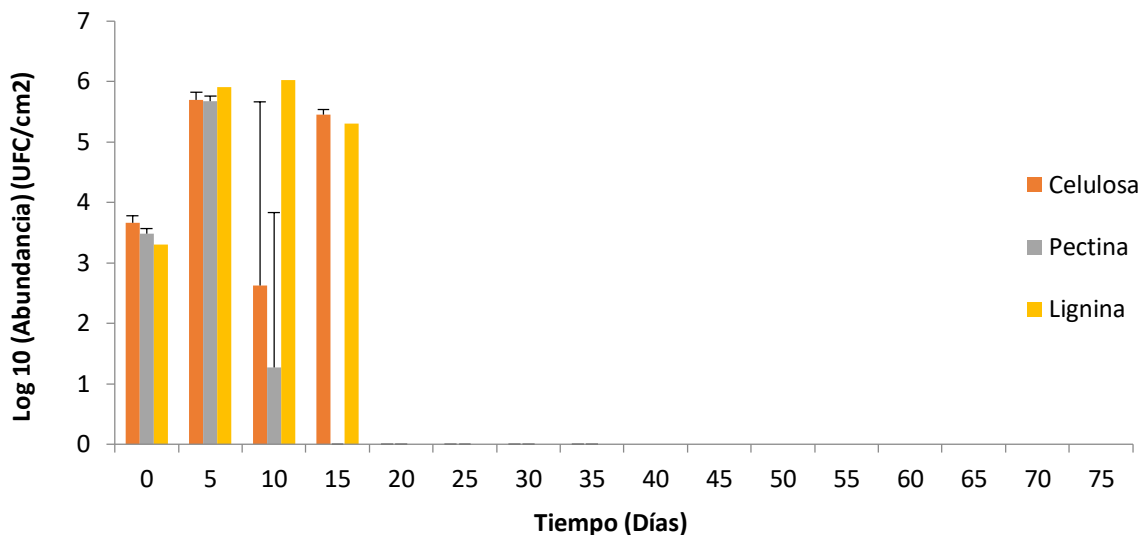


Figura 15. Media $\pm$ D. E (n=5) de la densidad de hongos filamentosos en presencia de celulosa, pectina y lignina.

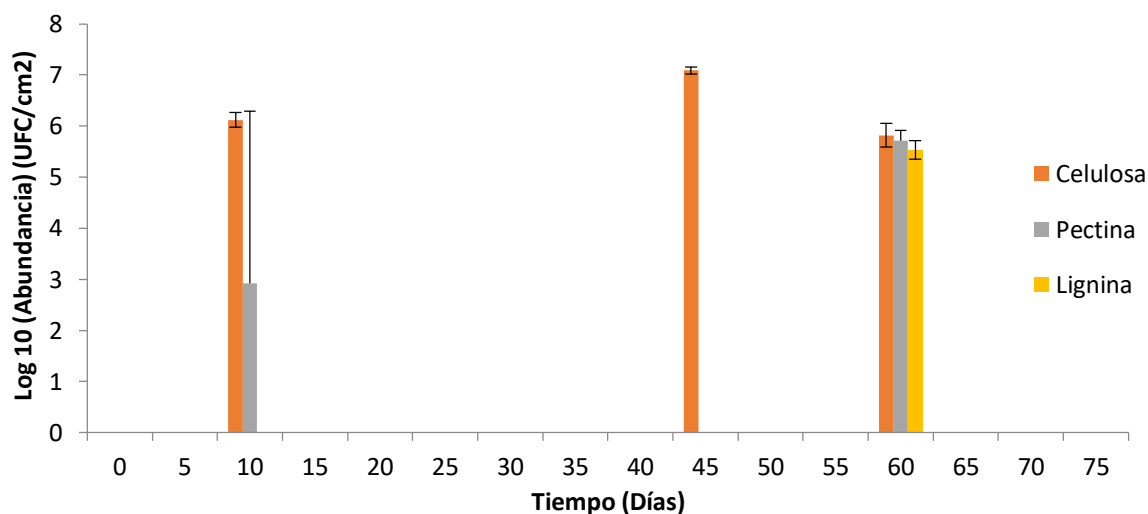


Figura 16. Media $\pm$ D. E (n=5) de la densidad de levaduras en presencia de celulosa, pectina y lignina.

Como parte de esta caracterización se determinó la abundancia de cepas hongos filamentosos que asimilaron diversos carbohidratos. La presencia de cepas hongos filamentosos se reportó desde el día 0 hasta los 15 días del experimento (**Figura 17**), reportando los valores de abundancia más elevados para glucosa, celobiosa y xilosa a los 5 días. En cuanto a la abundancia de levaduras, se observó crecimiento en los cuatro carbohidratos utilizados (**Figura 18**).

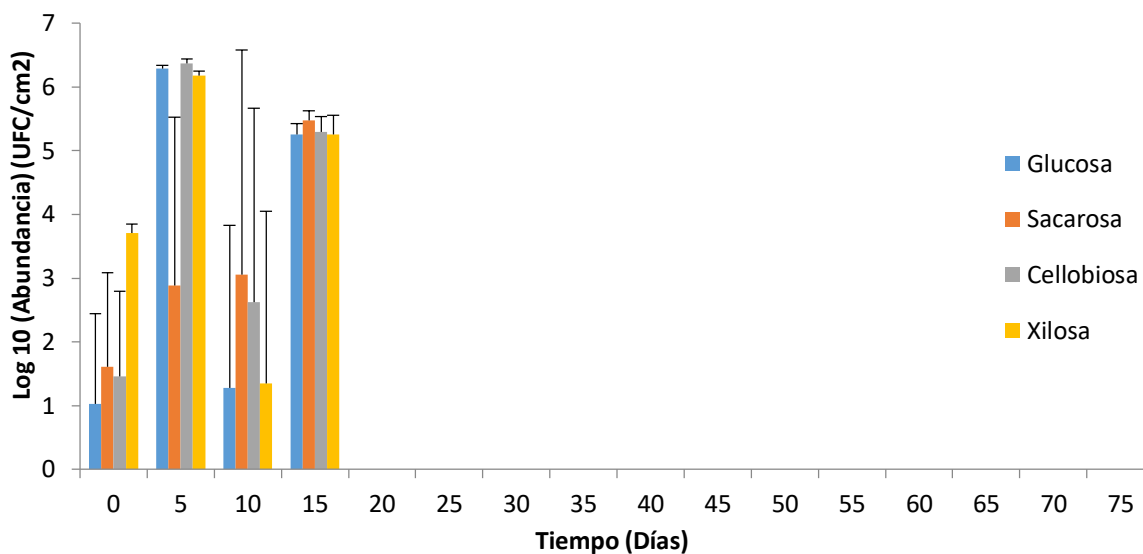


Figura 17. Media $\pm$ D. E (n=5) de la densidad de hongos filamentosos en presencia de glucosa, sacarosa, cellobiosa, xilosa.

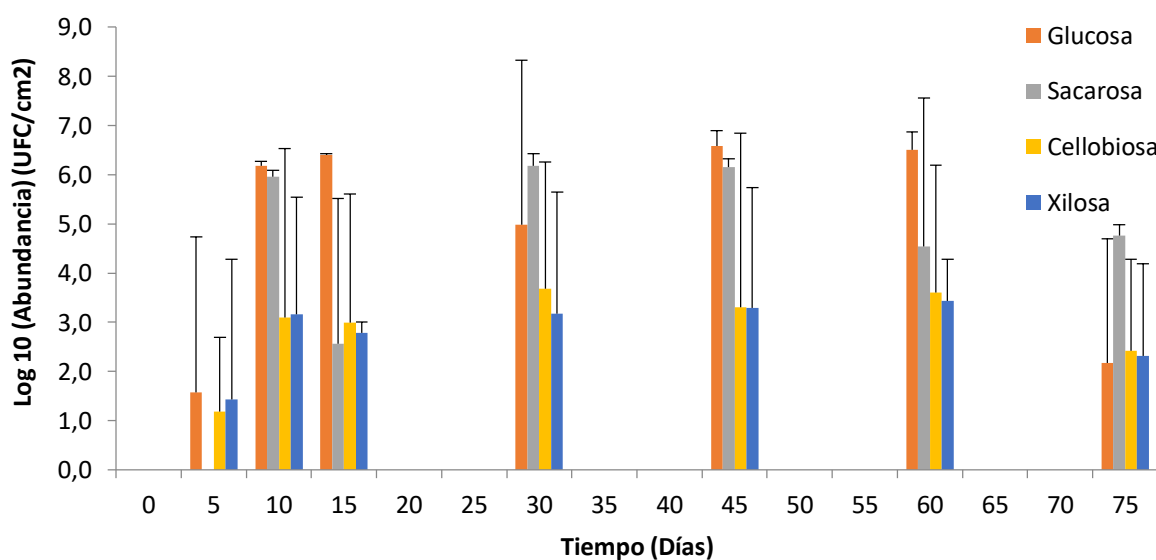


Figura 18. Media $\pm$ D. E (n=5) de la densidad de levaduras en presencia de glucosa, sacarosa, cellobiosa, xilosa.

Siguiendo la caracterización se determinó la abundancia de cepas de hongos filamentosos que asimilaron compuestos polisacáridos como la quitina y el almidón. Primeramente la presencia de hongos filamentosos se observó diferencialmente desde el día 0 hasta los 15 días del experimento (**Figura 19**), alcanzando valores de abundancia más elevados para almidón a los 5 días, y el valor menos abundante quitina a los 10 días. En cuanto a la abundancia de levaduras, se observó crecimiento desde los 5 días hasta los 75 días (**Figura 20**).

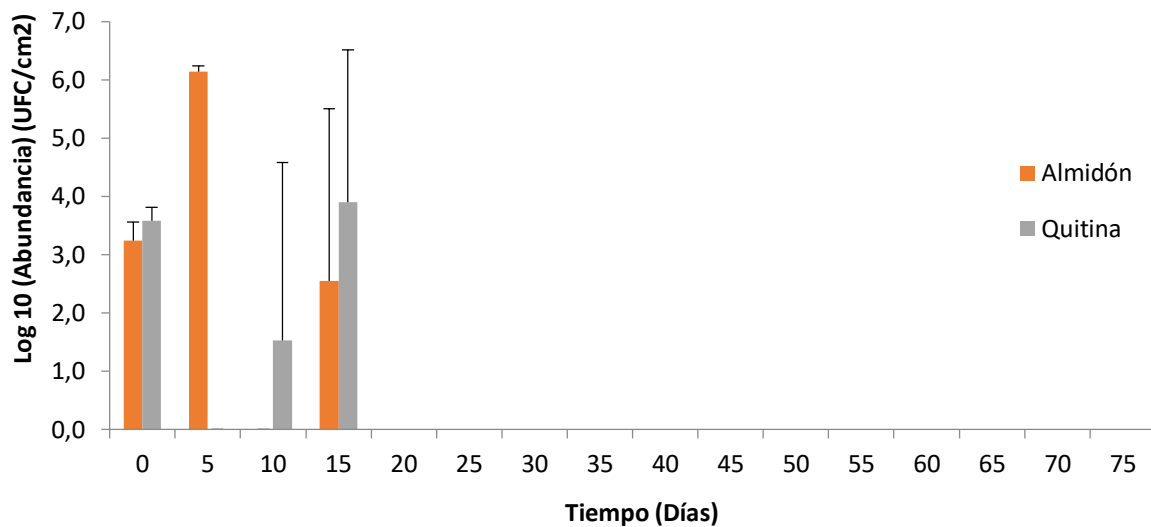


Figura 19. Media $\pm$ D. E (n=5) de la densidad de hongos filamentosos en presencia de almidón y quitina.

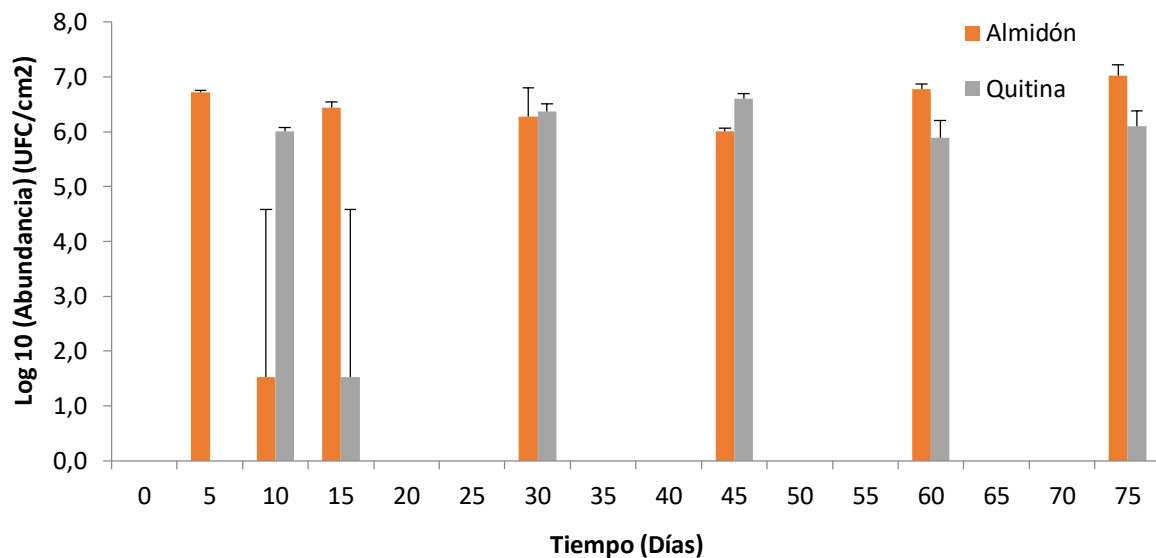


Figura 20. Media $\pm$ D. E (n=5) de la densidad de levaduras en presencia de almidón y quitina.

Se realizó la caracterización de la actividad proteolítica de las cepas fúngicas presentes durante el proceso de descomposición. Nuevamente se observó la presencia de cepas fúngicas hasta los 30 días de incubación, mientras que las levaduras se observaron desde el día 5 hasta los 75 días de incubación (**Figura 21**). Para la abundancia de levaduras se reportan diferencias significativas marcada por un patrón temporal, donde se observa una diferencia significativa entre el inicio del montaje, día 0, los tiempos intermedios entre los días 5 a 45 días T1 a T5 y los últimos tiempos desde los 60 hasta los 75 días ($p < 0,05$).

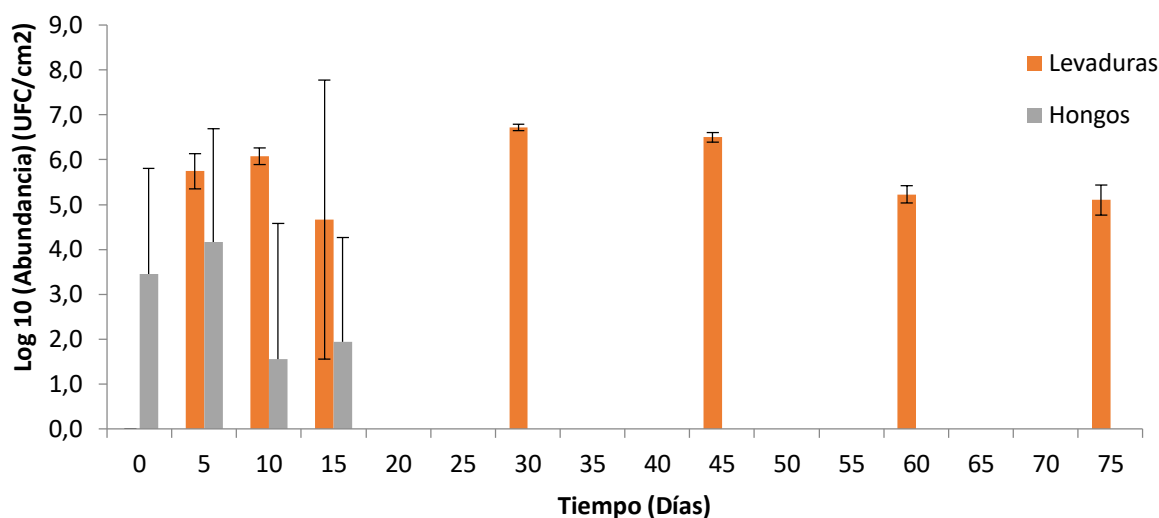


Figura 21. Media $\pm$ D. E (n=5) de la densidad de hongos filamentosos y levaduras con **Actividad Proteolítica**.

Por último, se analizó la caracterización de la actividad lipolítica de las cepas fúngicas presentes encontradas durante el proceso de descomposición. Se observó la presencia de cepas fúngicas únicamente hasta los 30 días de incubación, mientras que las levaduras se presentaron desde el día 5 hasta los 75 días con excepción del muestreo correspondiente a los 45 días, donde no hubo presencia de hongos filamentosos ni levaduras (**Figura 22**). Para las cepas fúngica no se encontraron diferencias significativas, mientras que para las cepas de levaduras a los 30 días de experimento se presenta una diferencia significativa al compararla con los demás tiempos de muestreo ($p < 0,05$).

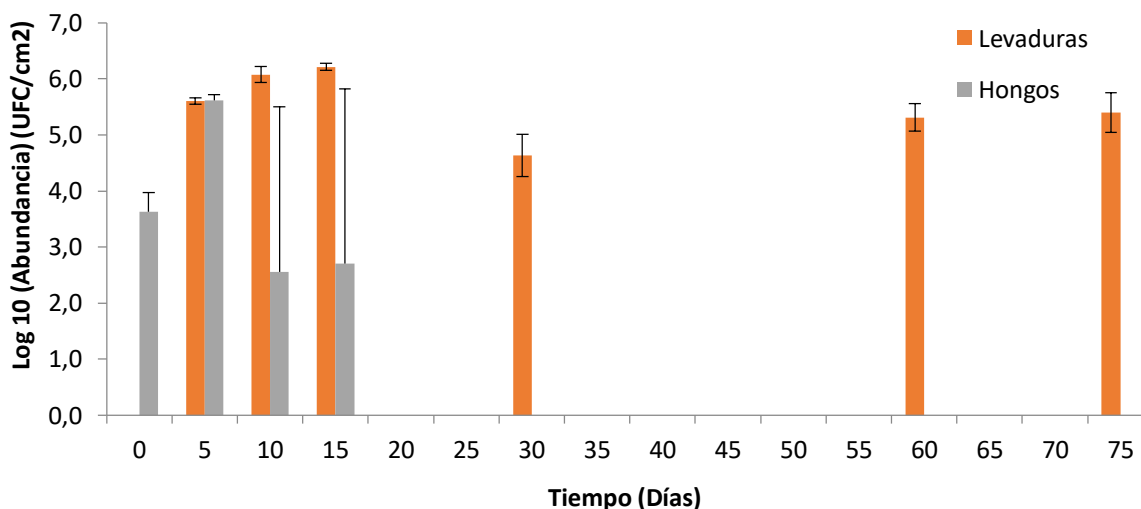


Figura 22. Media $\pm$ D. E (n=5) de la densidad de hongos filamentosos y levaduras con **Actividad Lipolítica**. Las columnas representadas con letras diferentes (Mayúsculas = Hongos; minúsculas = Levaduras) son significativamente diferentes ($p < 0,05$) de acuerdo al test de Kruskal–Wallis.

Para complementar la caracterización bioquímica se realizó un análisis de componentes principales a las variables fisicoquímicas, la abundancia total de hongos filamentosos y levaduras y la actividad de la comunidad fúngica frente a cada sustrato estudiado, expresando el cambio temporal que se da en las condiciones fisicoquímicas y biológicas del microcosmos durante el proceso de descomposición (**Figura 23**).

Primeramente, el día 0 señala las condiciones iniciales del sistema, se encuentra asociado al segundo componente, caracterizado por los vectores pH y oxígeno disuelto presentado valores sobre la media, mientras que para el vector turbidez poseen un valor por debajo de la media, los sustratos representativos de este tiempo son la pectina y la caseína, los 5 días están asociado al primer componente, caracterizado por un aumento para el vector turbidez, y relacionado con la abundancia de hongos filamentosos, y los sustratos xilosa, tween 80 y lignina. A los 10 días de incubación se observa un cambio en la estructura de la comunidad, estando más relacionada con el segundo componente, y con los vectores turbidez, caseína y abundancia de levaduras. A los 15 días, vuelve a estar representado por el primer componente, en asociación con el vector de sacarosa, celobiosa y glucosa, seguido por el vector turbidez, con valores sobre la media. Los 30, 45 y 60 días de incubación son periodos homogéneos asociados al primer componente, se observa un cambio en la comunidad relacionándose con los vectores de conductividad y salinidad además de quitina, sacarosa y celobiosa. Por último, los 75 días presenta unas condiciones fisicoquímicas diferentes a los tiempos previos que muestran un cambio de las condiciones del microcosmos asociadas al proceso de descomposición, está relacionado al segundo componente y muestra los valores más elevados de oxígeno disuelto, pH conductividad y los sustratos quitina y lignina.

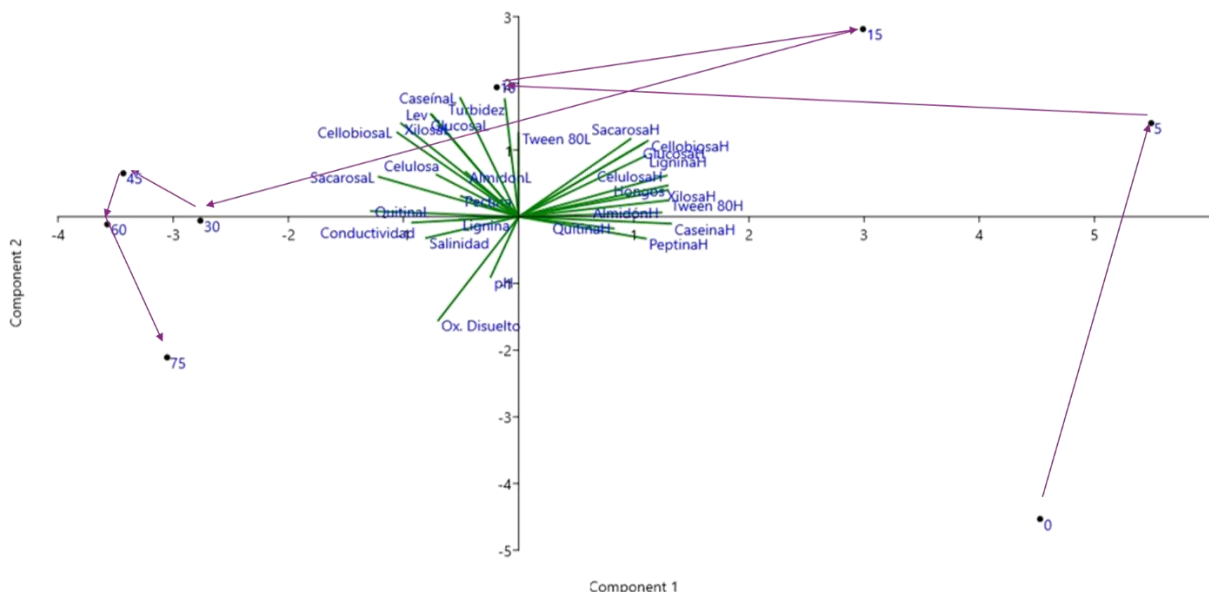


Figura 23. Biplot del **Análisis de Componentes Principales (PCA)** realizados para las variables fisicoquímicas y la abundancia de hongos filamentosos, levaduras en los diferentes sustratos. Los vectores en color verde representan las variables fisicoquímicas y las abundancias, los puntos negros representan los tiempos del muestreo desde 0 a 75 días.

7.5 IDENTIFICACIÓN DE HONGOS FILAMENTOSOS Y LEVADURAS

Durante el experimento se pudieron aislar 2 especies de hongos filamentosos, que se expresaron hasta los 15 días de montaje, las cepas de *Penicillium commune* se encontraron desde el inicio del experimento hasta el día 15, mientras que las cepas de *Trichoderma viride* solo se registraron a los 10 y 15 días de incubación, además de 3 géneros, distribuidos en 4 especies de levaduras, observadas desde los 5 días hasta el final del experimento. Se observaron cepas de *Candida guilliermondii* continuamente hasta los 75 días de incubación, *Trichosporon pullulans* a los 60 días, *Trichosporon capitatum* a los 5, 10, 15 y 60 días, mientras que se observaron cepas de *Geotrichum candidum* solo al final del experimento (Tabla 9).

Tabla 9. Aislados fúngicos identificados del material foliar en descomposición durante el experimento.

Especies / Días	0	5	10	15	30	45	60	75
<i>Candida guilliermondii</i> Castell.		x	x	x	x	x	x	x
<i>Geotrichum candidum</i> Link.							x	x
<i>Penicillium commune</i> Thom	x	x	x	x				
<i>Trichoderma viride</i> Pers.			x	x				
<i>Trichosporon capitatum</i> Diddens y Lodder.		x	x	x			x	
<i>Trichosporon pullulans</i> Lindner.							x	

*Las (x) marcan la presencia de esta especie en cada tiempo de muestreo

7.5.1 Clasificación

Candida guilliermondii

Dominio: Eukarya
Reino: Fungi
Phyllum: Ascomycota
Clase: Saccharomycetes
Orden: Saccharomycetidae
Familia: Saccharomycetales
Género: Candida
Especie: *Candida guilliermondii*

Geotrichum candidum

Dominio: Eukarya
Reino: Fungi
Phyllum: Ascomycota
Clase: Saccharomycetes
Orden: Saccharomycetidae
Familia: Saccharomycetales
Género: Geotrichum
Especie: *Geotrichum candidum*

Penicillium commune

Dominio: Eukarya
Reino: Fungi
Phyllum: Ascomycota
Clase: Eurotiomycetes
Orden: Eurotiales
Familia: Trichocomaceae
Género: Penicillium
Especie: *Penicillium commune*

Trichoderma viride

Dominio: Eukarya
Reino: Fungi
Phyllum: Ascomycota
Clase: Sordariomycetes
Orden: Hypocreales
Familia: Hypocreaceae
Género: Trichoderma

Especie: *Trichoderma viride*

Trichosporon pullulans

Dominio: Eukarya

Reino: Fungi

Phyllum: Basidiomycota

Clase: Tremellomycetes

Orden: Trichosporonales

Familia: Trichosporonaceae

Género: Trichosporon

Especie: *Trichosporon pullulans*

Trichosporon capitatum

Dominio: Eukarya

Reino: Fungi

Phyllum: Basidiomycota

Clase: Tremellomycetes

Orden: Trichosporonales

Familia: Trichosporonaceae

Género: Trichosporon

8. DISCUSIÓN

8.1 PARÁMETROS FISICOQUÍMICOS

Las variaciones en los parámetros fisicoquímicos de los humedales dependerán de las características locales, donde interactúan factores como la concentración de agua de mar, los escurrimientos, la lluvia, el flujo de agua, la temperatura, la presencia de detritus orgánico y la actividad metabólica de los microorganismos que, en consecuencia, influyen sobre la vida acuática y sobre las condiciones generales del sistema (Moreno-Casasola, 2006; Malaver, 2014). En los ecosistemas acuáticos la comunidad fúngica es responsable de degradar el material vegetal autóctono y alóctono en estos sistemas, contribuyendo de esta manera al continuo flujo de materia y energía hacia los niveles tróficos superiores (Obispo, 2015). En la Laguna de Tacarigua, las condiciones imperantes debido el efecto de los cambios entre temporadas climáticas, además del efecto de la fase cálida del fenómeno de El Niño, se traduce en una disminución en la magnitud de las precipitaciones en un periodo más prolongado y, en consecuencia, interrupción en el flujo de agua entre la laguna y el mar, lo que influye en la dinámica de circulación de agua en la laguna. De tal manera que las condiciones fisicoquímicas influirán en la presencia de grupos morfológicos de hongos tolerantes a variaciones en las condiciones ambientales, tales como concentración de nutrientes y materia orgánica, salinidad, conductividad, pH, concentración de oxígeno disuelto, y temperatura.

Entre las variables fisicoquímicas evaluadas, el pH se encuentra estrechamente relacionado a numerosos fenómenos químicos y biológicos relacionados con la estabilidad de los sistemas acuáticos. El pH registrado *in situ* en la Boca, muestra condiciones de neutralidad ($\text{pH } 7,07 \pm 0,40$) (**Figura 5**). Los estudios de Malaver (2014b) reportan para este parámetro, en la localidad de La Boca, Laguna de Tacarigua, condiciones ácidas en el año 2009 ($\text{pH } 6,5 \pm 0,21$) y de basicidad en los años 2010 y 2011 ($\text{pH } 8,1 \pm 0,09$ y $8,7 \pm 0,03$ respectivamente). Sierra Rozo en 2009, reporta en manglares ubicados en la Isla de San Andrés, Colombia, valores de pH, cercanos al neutro, entre 6,3 y 7,6, mientras que Rivera (2001) determina en el humedal Jaboque situado en Bogotá, Colombia variaciones de pH entre 5,82-7,34, con una media de 6,44.

En procesos biológicos, el pH interviene especialmente sobre el metabolismo y aspectos fisiológicos de los organismos asociados a estos sistemas acuáticos. En los procesos de descomposición de material orgánico y en la respiración ocurre la liberación de CO_2 , originando ácido carbónico e iones de hidrogeno que contribuyen en la acidificación del medio, por otra parte la tendencia ácida del pH en bosques de manglar puede ser atribuida al contenido de ácidos húmicos disueltos en el agua (Talavera y col., 1998; Malaver, 2014b). Los valores de pH obtenidos en el agua del microcosmos fueron más bajos que el valor determinado *in situ* (**Figura 5**), lo cual puede ser atribuido al proceso de descomposición que ocurría en el microcosmos.

En los ecosistemas la conductividad constituye otra variable fisicoquímica de importancia. La conductividad registrada *in situ* en la Boca fue de 55,1 mS/cm (**Figura 6**). Los estudios de Malaver (2014) reportan en esta localidad, en el año 2009 en sequia severa ($33,00 \pm 0,0021$ mS/cm), 2010 en época de transición ($23,3 \pm 0,0047$ mS/cm) y 2011 en saliendo de la época de lluvia ($50,4 \pm 0,442$ mS/cm). Los valores de conductividad pueden variar a causa de la sequía o los periodos de precipitaciones, en época de sequía existe una mayor evaporación en los cuerpos de agua por lo que la presencia de iones, aniones se concentran, en épocas de lluvia hay mayor cantidad de agua por lo que hay menos concentración de iones, por lo que la conductividad disminuye.

La salinidad es una variable fisicoquímica estrechamente relacionada a la conductividad. En la Laguna de Tacarigua, la salinidad media en el sector de La Boca fue de 3,65%, la cual corresponde a valores reportados anteriormente en este sistema lagunar (**Figura 7**). Conde (1996) reporta para la Laguna de Tacarigua, en un periodo de 10 años desde 1976 a 1986, valores de salinidad entre 1,34% a 2,77% con un m s desde 1976 a Los estudios de Malaver (2014) señalan para este sector, en el año 2009, un valor de $2,3 \pm 0,08\%$, y de $1,4 \pm 0,02\%$ y $3,2 \pm 0,02\%$ en 2010 y 2011 respectivamente. Los valores de salinidad determinados *in situ* en el presente trabajo, pueden ser atribuidos al periodo imperante de fuerte y prolongada sequía debido al evento climático El Niño, el cual ocasionó un cierre de la boca, interrumpiendo el canal de comunicaciones con el mar, por la sedimentación y el cierre del mismo, que acarrió un aumento en la concentración salina en las localidades de la laguna con influencia marina (Malaver y col., 2014).

El aumento en los valores de conductividad y salinidad en el microcosmos durante el periodo de incubación pueden ser atribuidos a los procesos de degradación de la materia orgánica mediada por las comunidades de microorganismos, que ocasionan la lisis celular y aceleran la concentración de iones y sales disueltas en el medio acuoso (Rivera, 2001).

El oxígeno disuelto (OD) es un parámetro indicativo de la calidad del agua, siendo vital en la dinámica de los ecosistemas acuáticos. Dicho parámetro medido *in situ* tuvo una media de $6,35 \pm 0,378$ ppm (**Figura 8**). Conde (1996) reporta para la Laguna de Tacarigua, en el año 1967 valores de 4,62 ppm, en 1978 y 1983 8,02 ppm y 4,39 ppm respectivamente. Sierra Roza en 2009 reporta en manglares ubicados en la Isla de San Andrés, Colombia, valores de oxígeno disuelto bajos (1,8-3,4 ppm).

Las variaciones de la concentración de oxígeno en las aguas superficiales de los sistemas acuáticos provienen principalmente del oxígeno aportado por la atmósfera y de la actividad de los organismos fotosintéticos. Su concentración depende principalmente de la fotosíntesis, la respiración, penetración de la luz y la disponibilidad de nutrientes. El comportamiento fluctuante de la concentración de oxígeno durante el periodo de incubación en el microcosmos, puede ser atribuida al consumo de este gas en las reacciones de biodegradación de la materia orgánica, generadas por los microorganismos degradadores presente en el sistema (Rivera, 2011; Obispo, 2015).

El valor de turbidez determinado *in situ* fue de 28 ± 1 UNT y en el microcosmos se registró un media de $17,62 \pm 8,29$ UNT (**Figura 9**), Malaver y col. (2014) reportan en 2009 una media de turbidez de $25 \pm 5,77$ UNT, para 2010 de $47,3 \pm 13,64$ UNT y en 2011 de $5,8 \pm 0,32$ UNT. Los valores de este parámetro son determinados por el material suspendido en la columna de agua absorbe la luz, el cual está conformado por la concentración de partículas que forman los sistemas coloidales como arcillas, materias orgánicas e inorgánicas finamente divididas, compuestos orgánicos solubles coloidales, plancton, sedimentos procedentes de la erosión y microorganismos, haciendo que el agua tenga un aspecto turbio. De esta manera, en las condiciones del microcosmos se puede relacionar el aumento de los valores obtenidos para la turbidez, con el incremento de la abundancia en la comunidad fúngica y el aporte de partículas del material vegetal en descomposición, que se hace notorio a los 45 días del experimento.

8.2 DESCOMPOSICIÓN

La tasa de descomposición *in vitro* ($-k$) de los discos foliares de hojas *R. mangle* fue de $-0,0184 \pm 0,0025$ g/día (**Figura 10**). Este valor obtenido para la tasa de descomposición es inferior al reportado por Bastardo (1999) en estudios *in situ* en el bosque de manglar de *R. mangle* ubicado en la Laguna de Tacarigua, estimando que el 95% de la descomposición del material foliar ocurriría a los 124,5 días. Igualmente son comparables a los descritos por Querales y col. (2012), en Punta de Capitán Chico, Edo Zulia (Venezuela) para un manglar marino-costero con características fisiográficas y estructurales muy similares a las encontradas en los bosques de manglar de la Laguna de Tacarigua. La tasa de descomposición del presente trabajo es superior a los señalados por Juman (2005) para *R. mangle* en la Laguna de Bon Accord en Trinidad y Tobago y Aké-Castillo y col. (2006) en el Golfo de México (**Tabla 10**).

Tabla 10. Diferentes tasas de descomposición de material foliar de *Rhizophora mangle*.

Especie	Localización	$-k$	R ²	Fuente
<i>R. mangle</i>	Tobago Acoord. Trinidad y Tobago	0,004	(-)	Juman, 2005
<i>R. mangle</i>	Golfo de México	0,0048 – 0,0142	0,63 – 0,91	Aké-Castillo y col., 2006
<i>R. mangle</i>	Punta de Capitán Chico. Venezuela	0,01245	0,82	Querales y col., 2012
<i>R. mangle</i>	Laguna de Tacarigua	0,0241	0,96	Bastardo, 1999
<i>R. mangle</i>	Laguna de Tacarigua	$0,0184 \pm 0,0025$	0,3964	Presente Trabajo

El material vegetal está compuesto de fracciones lábiles y recalcitrantes cuyas tasas de descomposición son variables. En el inicio del proceso de descomposición ocurre una rápida pérdida de biomasa que se atribuye al proceso físico de lavado del material orgánico soluble y de compuestos inorgánicos, Sierra-Rozo (2009) describe que entre el 13 y 40 % del material original foliar puede liberarse por lixiviación en los primeros tres a nueve días de descomposición, similar a lo observado durante el proceso de descomposición foliar llevado a cabo en el microcosmos. Al transcurrir el tiempo la tasa de descomposición se ralentiza debido a que la degradación del material vegetal restante es mediada por poblaciones microbianas que se desarrollan durante los primeros 30 días de incubación, las cuales son las encargadas de degradar el material refractario y recalcitrante remanente.

El valor de R^2 y la tasa de descomposición de los discos foliares de *R. mangle* presentados en el microcosmos puede sugerir que además del corto periodo del tiempo de incubación, la composición del sustrato influyó sobre la respuesta del cambio en biomasa remanente, adicional a que se omitió el lavado de la bolsa de descomposición como paso previo a la estimación del peso seco del material foliar durante el experimento. Por otra parte, la elección de hojas verdes de edad media, influyó en la tasa de descomposición y calidad del sustrato, ya que éstas poseen una mayor concentración de compuestos como la lignina y los ácidos tánicos, además de altos valores en la relación C:N. Al respecto autores como Querales y col. (2012) y Twilley y col. (1986) sugieren que el material vegetal con un mayor contenido estos compuestos son más recalcitrantes, por lo que la colonización microbiana en la hojarasca de *R. mangle* se facilitará después que el contenido de taninos en la descomposición de las hojas se reduzca, y es de esperar una velocidad de descomposición más lenta que en los materiales vegetales senescentes con una concentración inicial menor de estos.

8.3 ABUNDANCIA

A través de un análisis de componentes principales, se vinculó el comportamiento de las variables fisicoquímicas con las abundancias de hongos filamentosos y levaduras durante los 75 días de experimento (**Figura 12**). Este análisis permitió confirmar que la ocurrencia del proceso de descomposición está mediado por diversos factores, el tiempo de estudio, el cual tuvo una duración máxima de 75 días, en un microcosmo con condiciones controladas que difieren de las condiciones ambientales naturales, además del tratamiento dado a cada set de muestras estudiadas, las cuales pueden influir en la velocidad de descomposición del material vegetal. Sin embargo, se observan claras diferencias entre las condiciones iniciales del sistema y sus condiciones finales, pudiéndose establecer que las variaciones en los parámetros fisicoquímicos están asociadas a la ocurrencia del proceso de descomposición del material vegetal, destacando el papel del pH, el oxígeno disuelto y la salinidad, las cuales caracterizan el microcosmos a partir de los 30 días de incubación, similar a las observaciones de Malaver y col. (2014) al evaluar la relación de diversos bioindicadores y las variables fisicoquímicas en diferentes sectores de la Laguna de Tacarigua, en donde variables como pH, el oxígeno disuelto, la salinidad, la temperatura y la profundidad del cuerpo de agua caracterizan las comunidades microbianas presentes en el sistema.

Las comunidades bacterianas y fúngicas son los organismos más abundantes en los ecosistemas, quienes se encargan de canalizar gran cantidad de la materia orgánica y energía, siendo responsables de la continuidad de los flujos de materia y energía, especialmente el carbono, debido a que este se encuentra en forma disuelta o en fracciones microscópicas, y es altamente recalcitrante, por lo que solo puede ser asimilado a través del metabolismo microbiano (Raghukumar, 2004; Álvarez, 2005).

Valenzuela y col. (2001) y Álvarez (2005) establecen que la descomposición surge como un bucle sucesional en el que la comunidad microbiana, posee un metabolismo capaz de producir enzimas extracelulares que pueden degradar y modificar el sustrato. A su vez, este proceso está sujeto a la influencia de factores ambientales externos, y en él las enzimas enlazan el metabolismo microbiano con la composición del detrito.

Sin embargo, se pueden caracterizar la presencia y abundancia de los diferentes grupos microbianos de acuerdo a la composición del sustrato a degradar al relacionarlo con las capacidades enzimáticas específicas que permita degradar determinado tipo de compuesto orgánico, esto influirá en la especie o especies dominantes en el proceso de sucesión de los microorganismos descomponedores (Bastardo, 1999; Berrier y col., 2014).

8.4 CARACTERIZACIÓN BIOQUÍMICA DE LA COMUNIDAD FÚNGICA

La caracterización bioquímica, en especial la producción de enzimas, permiten determinar el potencial degradativo de la comunidad microbiana y proporciona una base fisiológica dentro del proceso sucesional (Valenzuela y col., 2001). Autores como Raghukumar (2004) han investigado la producción de enzimas degradativas en hojarasca proveniente de *Rhizophora apiculata*, donde se observó en todas las especies fúngicas encontradas la producción de enzimas como xilasas, pectinasas, amilasas y proteasas.

Álvarez (2005) establece que en las comunidades microbianas asociadas al proceso de descomposición, la comunidad fúngica suele estar asociada a mayores actividades hidrolíticas y celulíticas al inicio de la degradación, mientras que las actividades oxidativas está más relacionadas a la comunidad bacteriana. Mientras que autores como Bastardo (1999) y Sosa-Rodríguez (2009) establecen que la comunidad fúngica es de mayor relevancia en los estados más avanzados del proceso de descomposición debido a que su actividad está

relacionada con la producción de enzimas específicas para la degradación de los componentes estructurales del material vegetal.

Según Raghukumar (2004) y Álvarez (2005), si se toma en cuenta solo la capacidad de los microorganismos degradadores para asimilar el material orgánico por el tamaño de las partículas, los hongos filamentosos serían la comunidad son más abundantes en los inicios del proceso de descomposición, cuando la materia orgánica particulada es gruesa debido a que ha sufrido menor degradación, mientras que conforme el tamaño de partícula de materia orgánica en degradación sea más pequeña y más recalcitrante se observará un aumento de la abundancia bacteriana en el estado intermedio del proceso.

En el análisis de la composición de la microbiota presente en el agua del microcosmos donde se colocaron las muestras foliares a descomponer, se observó la presencia de cepas bacterianas y fúngicas en los intervalos de tiempo considerados, cuya abundancia determinada estuvo entre 10^8 a 10^{10} UFC/ml, incluyendo a los actinomicetos (**Figura 13**). La abundancia de la comunidad bacteriana disminuye a medida que transcurre la degradación del material foliar, esto se puede explicar bajo lo establecido por Bastardo (1999) y Sosa-Rodríguez (2009), donde la comunidad bacteriana es más abundante al inicio del proceso debido a que los primeros compuestos que se liberan por lixiviación son fáciles de degradar por la maquinaria metabólica bacteriana, lo que explica que se hayan encontrado en mayor abundancia en las muestras tomadas del agua del microcosmos al inicio de la incubación con respecto al final. Mientras que la comunidad fúngica asociada al proceso de descomposición se comportó como establece Álvarez (2005), observándose al inicio del proceso una comunidad de hongos filamentosos cuya abundancia decae hasta su desaparición a los 15 días de montaje. Sin embargo, esta comunidad de hongos filamentosos está acompañada por la comunidad de levaduras, la cual se observó en las muestras estudiadas desde el día 5 hasta los 75 días de la incubación (**Figura 11**). A través del análisis de componentes principales se establece que los primeros 15 días de incubación es la comunidad bacteriana, junto con el pH, los vectores que caracterizan las etapas iniciales del proceso de descomposición, debido a que las bacterias son más sensibles a las variaciones de este parámetro, mientras que la comunidad de actinomicetos está estrechamente asociada al aumento de la salinidad hacia los 45 días, como lo establece Ramírez (2006), ya a los 60 días de experimento, la comunidad

asociada al proceso de descomposición es dominada por la comunidad de hongos, representados por las levaduras, estando relacionada con los altos valores de oxígeno disuelto.

Como parte de la caracterización de la comunidad fúngica asociada a la dinámica de degradación del material vegetal se expuso las cepas encontradas a diversos sustratos que emulan los compuestos encontrados en las hojas de *R. mangle*, tomando que cuenta que el material a descomponer posee partes que son estructurales, complejas y dinámicas como la lignina, y partes no estructurales que incluyen compuestos orgánicos fácilmente degradables como azúcares solubles (Bastardo, 1999).

Según lo establecido por Sosa-Rodríguez (2009), Ortiz y col. (2010) y Buitrago y col. (2014) los hongos filamentosos son muy importantes en los estados más avanzados del proceso de biodegradación de la hojarasca, estando su actividad relacionada a la producción de enzimas extracelulares específicas que catabolizan la lignina, la celulosa y la hemicelulosa los cuales son compuestos estructurales de la pared celular de células vegetales. Estos compuestos son polímeros vegetales cuya degradación es determinante en la dinámica del ciclo del carbono en ecosistemas tropicales como los humedales. Además, la degradación de estos componentes de la biomasa vegetal asegura el retorno de nutrientes al sistema, lo que permite la sostenibilidad de la productividad del ecosistema.

Ortiz (2009) plantea que en la pared celular vegetal, la lignina forma una matriz que envuelve a la celulosa y hemicelulosa, siendo la degradación de este compuesto un prerequisite para la hidrólisis de los demás componentes de la biomasa vegetal, sin embargo, debido a la complejidad de la molécula de lignina, le confiere resistencia a la degradación. Los resultados observados en el presente trabajo en cuanto a la degradación de compuestos estructurales fueron consistentes con la observación de cepas hongos filamentosos degradadores de lignina en los primeros 15 días de montaje (**Figura 15**), las hifas de estos hongos son capaces de extenderse y penetrar la matriz de los compuestos estructurales facilitando el ataque enzimático y por ende la descomposición del sustratos. Atlas y Bartha (2006) destacan que géneros como *Aspergillus*, *Fusarium*, *Phoma* y *Trichoderma* son degradadores de compuestos estructurales como la celulosa.

Durante el resto del experimento, se observó la presencia de cepas de levaduras degradadoras de estos compuestos solamente a los 60 días de montaje (**Figura 16**), lo que se puede explicar debido a que las levaduras son organismos más simples que los hongos filamentosos, poseen un metabolismo que cataboliza más lentamente este tipo de compuestos estructurales, lo cual sugiere un recambio en la comunidad de levaduras al final del tiempo del experimento.

Bastardo (1999) estudiando la capacidad que tienen los microorganismos para utilizar azúcares, proteínas y componentes lignocelulósicos provenientes de la hojarasca del manglar, determinó que las bacterias fueron las más eficientes usando azúcares solubles como sustrato. Sin embargo, los hongos presentan una mayor habilidad para fermentar monosacáridos como la glucosa. Para la caracterización bioquímica se determinó la abundancia de cepas fúngicas que asimilaron diversos carbohidratos, los cuales se clasificaron en azúcares simples como la glucosa y la sacarosa, siendo éstos mono y disacáridos respectivamente, y azúcares complejos como la celobiosa y la xilosa componentes de la pared celular en las células vegetales.

Se observó una mayor abundancia de cepas capaces de hidrolizar glucosa y sacarosa debido son compuestos esenciales en el metabolismo celular al estar al inicio de las rutas catabólicas encargadas de sintetizar compuestos energéticos (Valenzuela y col., 2001), encontrándose que tanto las cepas de hongos filamentosos como levaduriformes fueron capaces de hidrolizar estos compuestos. Mientras que para los azúcares complejos, xilosa y celobiosa, se encontró una menor abundancia de cepas capaces de hidrolizar estos sustratos. Se determinó que los hongos filamentosos presentes solo hasta los 15 días de montaje obtuvieron mayor abundancia de cepas que hidrolizaron estos azúcares complejos, mientras que las levaduras, presentes hasta los 75 días de experimento (**Figuras 17 y 18**), mostraron menor abundancia, sugiriendo un metabolismo menos eficiente para hidrolizar este tipo de compuestos en el microcosmo.

Siguiendo la caracterización se determinó la abundancia de cepas fúngicas que asimilaron compuestos polisacáridos como la quitina y el almidón (**Figuras 19 y 20**). Estos polímeros de alto peso molecular pueden ser hidrolizadas totalmente por ácido o enzimas para transformarse en monosacáridos utilizables en ruta metabólicas más sencillas en las primeras etapas de la descomposición del material foliar (Valenzuela y col., 2001). Se observó que las

levaduras presentaron mayor capacidad de hidrolizar estos polisacáridos con respecto a las cepas de hongos filamentosos, las levaduras producen amilasas las cuales pueden hidrolizar compuestos como el almidón haciéndolas eficientes en el uso de estos compuestos.

Otro aspecto estudiado se refiere a la función que tienen los microorganismos descomponedores para digerir compuestos insolubles o moléculas poliméricas grandes, debido a que poseen un alto potencial para producir enzimas extracelulares, entre las que se encuentran las lipasas, las cuales catalizan la hidrólisis de triglicéridos y otros lípidos en la interface lípido-agua, otras son las proteínas enzimáticas, las cuales se asocian a la utilización de los productos de la degradación para el crecimiento microbiano (Solera y col. 2010; Rosas, 2015). Se observó que las levaduras presentaron mayor actividad tanto lipolítica como proteolítica, lo que sugiere las levaduras producen enzimas lipasas y proteasas lo cual las hace eficientes en el metabolismo de lípidos y proteínas (**Figuras 21 y 22**).

En este estudio, ninguno de los aislados fúngicos fue capaz de crecer sobre el medio que contenía taninos como sustrato a probar, lo que podría ser explicado por la actividad antimicrobiana que poseen estos compuestos, que están presentes en altas concentraciones en hojas no senescentes.

A través de un análisis de componentes principales, se vinculó finalmente el comportamiento de las variables fisicoquímicas con las abundancias totales de hongos filamentosos y levaduras y el potencial de utilización de los diferentes sustratos probados durante los 75 días de experimento (**Figura 23**). Este análisis permitió confirmar que la ocurrencia del proceso de descomposición esta mediado por factores como el tiempo de incubación, tomando en cuenta que el microcosmo presentó condiciones controladas que difieren de las condiciones ambientales naturales. Sin embargo, se observan claras diferencias entre las condiciones iniciales del sistema y sus condiciones finales, pudiéndose establecer que las variaciones en los parámetros fisicoquímicos están asociadas a la ocurrencia del proceso de descomposición del material vegetal, destacando el papel del pH, el oxígeno disuelto y en menor grado la salinidad y la turbidez, los cuales condicionan la estructura de la comunidad fúngica durante el proceso de descomposición.

La ocurrencia del proceso de descomposición es caracterizada en primeros 15 días de incubación por el dominio de comunidad de hongos filamentosos sobre la de levaduras,

durante este periodo se observó la utilización diferencial de los diversos sustrato en respuesta a las capacidades metabólicas específicas de la comunidad, de esta manera la abundancia de hongos filamentosos se relaciona estrechamente con la utilización inicial de pectina y caseína, y entre los 5 a 15 días de incubación, compuestos estructurales de la pared celular de las células vegetales como la lignina y la celulosa, carbohidratos como la xilosa, la celobiosa y la glucosa y la actividad lipolítica asociada la utilización de tween 80. A los 30 días de experimento el microcosmos presenta un cambio en la estructura de la comunidad fúngica, donde la población de hongos filamentosos es sustituida por las levaduras, esto puede explicarse por los cambios sufridos por el material vegetal en descomposición y la acción previa de la comunidad de hongos filamentosos, la cual facilita la asimilación de nuevos sustratos disponibles, esta comunidad responde a los valores de turbidez y en menor grado la salinidad y conductividad, siendo el potencial bioquímico de esta comunidad primeramente la asimilación de carbohidratos simples (glucosa y sacarosa), luego polisacáridos (almidón y quitina) y caseína como representación de la actividad proteolítica.

8.5 IDENTIFICACIÓN DE HONGOS FILAMENTOSOS Y LEVADURAS

En una comunidad, una población ocupa un nicho determinado en el ecosistema, el cambio en la composición, abundancia y patrón espacial de las especies que comprenden esta comunidad define la ocurrencia de un proceso sucesional, donde cada población desarrolla un conjunto de procesos específicos (Valenzuela y col., 2001; Atlas y Bartha, 2006). En este sentido, a medida que la hojarasca se degrada, las comunidades fúngicas sufren variaciones secuenciales en su composición y en el potencial de degradación, debido a cambios en la disponibilidad y calidad del sustrato, así como en los factores ambientales.

Existen especies de hongos saprófitos ampliamente distribuidos que incluyen aquellos que se encuentran principalmente en la hojarasca y que son los colonizadores iniciales después de la caída de la hoja. Estas especies poseen adaptaciones que les permiten resistir condiciones desfavorables existentes en las superficies foliares, como la formación de esporas, o en el caso del mangle rojo (*R. mangle*) al alta concentraciones de taninos, los cuales son compuestos fenólicos que actúan como agentes antimicrobianos.

Suryanarayanan y col. (1998) y Ananda y Sridhar (2002) reportan la presencia de los géneros *Penicillium* sp. y *Trichoderma* sp., los cuales son categorizados como hongos saprofitos de origen terrestre, en diversos estudios realizados a las comunidades fúngicas asociadas a los procesos de descomposición de *Rhizophora* sp. en manglares tropicales de la India, de igual manera Bracale y col. (2015), Capitillo y col. (2015) y Malaver (comunicación personal, 2015) identificaron estos géneros en estudios realizados en el bosque de manglar en la Laguna de Tacarigua.

Valenzuela y col. (2001) describió el género *Penicillium* sp. como colonizador de la hojarasca a descomponer, pero al mismo tiempo se presentó como un género observado continuamente durante toda la incubación. Este género se cataloga como saprofito secundario, que posee un rápido crecimiento y la capacidad para utilizar compuesto carbonados simples. En este estudio se describe a *Penicillium commune* como colonizador de la hojarasca de *R. mangle*, observándose durante los primeros 15 días del proceso de descomposición y *Trichoderma viride* como secundario en el proceso de sucesión. Estos resultados coinciden con los estudios de Valenzuela y col. (2001) quienes reportaron la presencia del género *Trichoderma* sp. desde el inicio del proceso de descomposición, donde las mayores abundancias de registraron a los 6 meses de incubación *in situ*, lo que sugiere que este género es secundario en el proceso de sucesión, Atlas y Bartha, (2006) atribuyen a este género un papel de vital importancia en el proceso degradativo aeróbico de la celulosa. Además, Valenzuela y col. (2001) y Buitrago y col. (2014) señalan para ambos géneros, actividad celulolítica y la producción de exoenzimas amilasas, proteasas y pectinasas.

Rosas (2015) enlista hongos filamentosos y levaduras asociados a la producción de lipasas extracelulares, entre los que se encuentran los géneros, *Rhodococcus* sp., *Rhizopus* sp., *Mucor* sp., *Candida* sp., *Aspergillus* sp. y *Geotrichum* sp. de los cuales se observaron los géneros *Candida guilliermondii* y *Geotrichum candidum* en el experimento realizado. Coincidiendo con estos hallazgos, Capitillo y col. (2015) reportaron los géneros *Candida* sp., *Aspergillus* sp. y *Geotrichum* sp. asociados a la zona intermareal en las raíces de *R. mangle* en la Laguna de Tacarigua, Edo. Miranda.

9. CONCLUSIONES

- Los resultados permitieron evidenciar que la velocidad del proceso de descomposición del material foliar, la abundancia y composición de la comunidad fúngica asociada cambian a través del tiempo, así como las condiciones fisicoquímicas del microcosmos, predominando la influencia que ejerce el pH, el oxígeno disuelto y en menor grado la salinidad y la turbidez en el proceso de descomposición.
- El proceso de descomposición durante los primeros 15 días estuvo caracterizado por el dominio de hongos filamentosos; mientras que a partir de los 30 días la estructura de la comunidad cambió, siendo sustituida completamente por hongos levaduriformes.
- La comunidad fúngica durante el proceso sucesional, mostró el uso diferencial de los diversos sustratos en respuesta a sus capacidades metabólicas. En las etapas iniciales, los hongos filamentosos se relacionaron con la utilización de lignina, celulosa, xilosa, celobiosa, glucosa y lípidos, mientras que las levaduras mostraron potencial bioquímico para la asimilación de carbohidratos simples (glucosa y sacarosa), polisacáridos (almidón y quitina) y proteínas.
- Se identificaron seis especies de hongos: dos de hongos filamentosos, *Penicillium commune* y *Trichoderma viride*, y cuatro especies de hongos levaduriformes: *Candida guilliermondii*, *Geotrichum candidum*, *Trichosporon capitatum*, *Trichosporon pullulans*. Se consideran colonizadores del proceso de descomposición la especie de *Penicillium commune* presente en las primeras etapas de proceso y *Candida guilliermondii* colonizadora que se mantiene durante todo el periodo experimental. Se identificaron como especies secundarias en la sucesión *Trichoderma viride* y *Trichosporon capitatum*, y en los tiempos finales, *Geotrichum candidum* y *Trichosporon pullulans*.

10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Abdel-Wahab, M. (2005). Diversity of marine fungi from Egyptian Red Sea mangroves. *Botánica Marina*. 48, 348-355.
2. Aguilar, C. N., Augur, C., Favela-Torres, E. y Viniegra-Gonzalez, G. (2001). Induction and repression patterns of fungal tannase in solid-state and submerged cultures. *Process Biochemistry*. 36 (2001) 565–570.
3. Aké-Castillo, J. A., Vázquez, G. y López, J. (2005). Litterfall and decomposition of *Rhizophora mangle* L. in a coastal lagoon in the southern Gulf of Mexico. *Hydrobiologia*. 559, 101-111.
4. Alias, S. A., Kuthubutheen, A. J. y Jones, E. B. G. (1995). Frequency of occurrence of fungi on wood in Malaysian mangroves. *Hydrobiologia*. 295, 97-106.
5. Alias, S.A. y Jones, G. (2000). Vertical distribution of marine fungi on *Rhizophora apiculata* at Morib mangrove, Selangor, Malaysia. *Mycoscience*. 41, 431-436.
6. Álvarez, J (1996). Ubicación, origen, características y problemática ambiental del Parque Nacional Laguna de Tacarigua. Coordinación PNLT, Informe Técnico INPARQUES.
7. Álvarez, S. (2005). La descomposición de materia orgánica en humedales: la importancia del componente microbiano. *Ecosistemas*. 14 (2), 17-29.
8. Ananda, K. y Sridhar, K.R. (2002). Diversity of endophytic fungi in the roots of mangrove species on the west coast of India. *Canadian Journal of Microbiology*. 48: 871–878.
9. Atlas, R. y Bartha, R. (2006). Ecología Microbiana y Microbiología Ambiental. 4ª Edición. Madrid: Pearson Educación.
10. Ball, M. (1988). Ecophysiology of mangroves. *Trees*. 2, 129-142.
11. Bastardo, H. (1981). Actividad microbiana durante la descomposición de Gramíneas tropicales en sabanas inundables. *Acta Biológica Venezuelica*. 11(2): 149-168
12. Bastardo, H. y Rivera, C. J. (1986). Colonización y sucesión microbiana durante la descomposición de gramíneas tropicales. *Acta Biológica Venezuelica*. 12(2): 66-71.
13. Bastardo, H. (1988). Estudio preliminar del proceso de descomposición en el bosque de manglar de la Laguna de Tacarigua. *Acta Científica Venezolana*. 39, 184-185.

14. Bastardo, H. (1999). *El proceso de descomposición y su importancia ambiental*. Trabajo de Ascenso a la categoría de Profesor Titular. Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
15. Blanco, L., Bastardo, A., Rosales, J. y Bastardo, H. (2004). Contribución funcional de invertebrados, bacterias y hongos a la descomposición de hojas en un río tropical de aguas negras. *Acta Científica Venezolana*. 24(2):1-10.
16. Benner, R. y Hodson, R. E. (1985). Microbial degradation of the leachable and lignocellulosic components of leaves and wood from *Rhizophora mangle* in a tropical mangrove swamp. *Marine Ecology Progress Series*. 23, 221-230.
17. Benner, R., Peele, E. R. y Hodson, R. E. (1986). Microbial Utilization of Dissolved Organic Matter from Leaves of the Red Mangrove, *Rhizophora mangle*, in the Fresh Creek Estuary, Bahamas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 23, 607-619.
18. Berrier, D. J., Rawls, M.S., Leigh McCallister, S., Franklin, R. B. (2014). Influence of Substrate Quality and Moisture Availability on Microbial Communities and Litter Decomposition. *Open Journal of Ecology*. 4, 421-433.
19. Bracale, K., Capitillo, N., Malaver, N. y Rodríguez, M. P. (2015). Identificación de la comunidad fúngica asociada a *Rhizophora mangle* en las localidades Manatí y Caño Tuy del Parque Nacional Laguna de Tacarigua. En IX Congreso Venezolano de Ecología. Margarita, Nueva Esparta, Venezuela.
20. Brinson, M., Lugo, A. y Brown, S. 1981. Primary Productivity, Decomposition and Consumer Activity in Freshwater Wetlands. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 12:123-161.
21. Boede, E.O. (1982). Parque Nacional Laguna de Tacarigua. *Natura*. 72, 1-8.
22. Buitrago, S., Sánchez, E. y Guerrero, H. (2014). Aislamiento de microorganismos amilolíticos, celulolíticos y lignolíticos a partir del suelo de humedales de Bogotá. *Revista Sennova*. 1(1): 148-155.
23. Capitillo, N., Bracale, K., Malaver, N. y Rodríguez, M. P. (2015). Estudio de las comunidades fúngicas asociadas a raíces de *Rhizophora mangle* en la localidad Club Miami, Laguna de Tacarigua-Estado Miranda. En IX Congreso Venezolano de Ecología. Margarita, Nueva Esparta, Venezuela.

24. Carrillo, L. (2003). In *Microbiología agrícola: hongos, bacterias, micro y macrofauna, control biológico, planta microorganismo*. Cap 7. México D.F., México: Editorial Trillas.
25. 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
26. Cheng, Z. S., Pan, J.H., Tang, W.C., Chen, Q. J. y Lin, Y. C. (2009). Biodiversity and biotechnological potential of mangrove-associated fungi. *Journal of Forestry Research*. 20(1): 63–72.
27. Chinnaraj, S., 1993. Higher marine fungi from mangroves of Andaman and Nicobar Islands. *Sydowia*. 45: 109-115.
28. Cressa, C., Vásquez, E., Zoppi, E., Rincón, J. E. y López, C. (1993). Aspectos generales de la limnología en Venezuela. *Interciencia*. 18(5), 237-248.
29. Conde, J. E. (1996). A Profile of Laguna de Tacarigua, Venezuela: A Tropical Estuarine Coastal Lagoon. *Interciencia*. 21(5), 282-292.
30. Contreras, L. (1995). *Manual Práctico para la Identificación de Levaduras*. Unidad de Micología, Servicio de Patología Clínica, Hospital Vargas de Caracas. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
31. Cundell, A.M., Brow, M. S. y Mitchell R. (1979). Microbial Degradation of *Rhizophora mangle* Leaves Immersed in the Sea. *Estuarine and Coastal Marine Science*. 9, 281-286.
32. Dade, H.A. y Gunnell, J. (1969). Classwork with fungi. CMI, Kew.
33. Dávila, M., Gallegos, G., Hernández, F., Ochoa, Y. y Flores, A. (2013). Actinomicetos antagónicos contra hongos fitopatógenos de importancia agrícola. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. 4(8), 1187-1196.
34. D'Croz, L., Del Rosario, J y Holness, R. (1989). Degradation of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) leaves in the Bay of Panama. *Revista de Biología Tropical*. 37(1), 101-104.
35. Domínguez, N. (2012). *Caracterización de las actividades bacterianas presentes en el humedal artificial 1 de la UAM Iztapalapa*. Universidad Autónoma Metropolitana, México, D. F., México.

36. Escobar, S., Mora, M. P., De los Santos, R. B., Vásquez, P. S. y Tovilla, C. (2006). Degradación de hojas de manglar en un humedal costero. En III Encuentro Participación de la Mujer en la Ciencia, León, Guanajuato, México.
37. Fenchel, T. M. y Barker, B. (1977). Detritus Food Chains of Aquatic Ecosystems: The Role of Bacteria. En: Alexander, M. (Ed). *Advances in Microbial Ecology*. pp. 1- 58. New York: Plenum Press.
38. Goulter, P. y Allaway, W.G. (1979). Litter Fall and Decomposition in a Mangrove Stand, *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh., in Middle Harbour, Sydney. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*. 30, 541-6.
39. Haitao, W., Xianguo, L., Qing, Y., Ming, J., Shouzheng, T. (2007). Early-stage litter decomposition and its influencing factors in the wetland of the Sanjiang Plain, China. *Acta Ecológica Sinica*. 27(10), 4027–4035.
40. Hammer, Ř., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. (2001). *PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis*. Versión 3.15. Palaeontología Electrónica. 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
41. Hobaica, I. (1989). *Efectos de Crudos Sobre la Descomposición de Rhizophora mangle*. Trabajo de pregrado. Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
42. Holguin, G. y Bashan, Y. 2007. La importancia de los manglares y su microbiología para el sostenimiento de las pesquerías costeras. En: Ferrera-Cerrato, R. y Alarcon, A (Eds.). *Microbiología agrícola: hongos, bacterias, micro y macrofauna, control biológico, planta microorganismo*. pp. 239-253. México D.F., México: Editorial Trillas.
43. Hossain, M. y Fazlul, A.K. (2008). Litter production and decomposition in mangrove – A Review. *Indian Journal of Forestry*. 31(2). 227-238.
44. Hyde, K.D. (1991). Fungal colonization of *Rhizophora apiculata* and *Xylocarpus granatum* poles in Kampong Kapok mangrove, Brunei. *Sydowia*. 43, 31-38.
45. Jennerjahn, T.C. y Ittekkot, V. (2002). Relevance of mangroves for the production and deposition of organic matter along tropical continental margins. *Naturwissenschaften*. 89, 23–30.

46. Juman, R.A. (2005). Biomass, litterfall and decomposition rates for the fringed *Rhizophora mangle* forest lining the Bon Accord Lagoon, Tobago. *Revista de Biología Tropical*. 53 (1), 207-217.
47. Kathiresan, K. y Bingham, B.L. (2001). Biology of Mangroves and Mangrove Ecosystems. *Advances in Marine Biology*. 40, 81-251.
48. Kjøller, A. y Struwe, S. 1982. Microfungi in Ecosystems: Fungal Occurrence and Activity in Litter and Soil. *OIKOS*. 39 (3) 391-422.
49. Lee, K.H., Moran, M. A., Benner, R. y. Hodson, R.E. (1990). Influence of soluble components of red mangrove (*Rhizophora mangle*) leaves on microbial decomposition of structural (lignocellulosic) leaf components in seawater. *Bulletin of Marine Science*. 46(2): 374-386.
50. Linares, M. J. y Solís, F. (2007). Cap. 11. Identificación de levaduras. *Revista Iberoamericana de Micología*. ISBN: 978-84-611-8776-8
51. Lugo, A y Snedaker, S. (1974). The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*.5: 39-64.
52. McFaddin, J. (2004). Pruebas bioquímicas para la identificación de bacterias de importancia clínica. 3ª Edición. Ediciones Panamericana. Buenos aires, Argentina.
53. Madigan, M., Martinko, J.M. y Parker, J. (2004). Brock. Biología de los Microorganismos. 10ª Edición. Pearson Edicación, S.A. Madrid, España.
54. Malaver, N., Rodríguez, M. P., Montero, R y Aguilar, V. H. (2014a). Uso de Bioindicadores de contaminación para determinar la calidad de Agua en el Parque Nacional Laguna de Tacarigua. Consideraciones Espacio-Temporales. *Observador del Conocimiento*. 2(3), 75-88.
55. Malaver, N., Rodríguez, M. P., Montero, R, Aguilar, V. H. y Salas, M. (2014b). Cambios Espaciales y Temporales en las Características Fisicoquímicas y Microbiológicas del Agua de la Laguna de Tacarigua, Estado Miranda, Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica*. 34(1):117-151.
56. Maria, G.L. y Sridhar, K.R. (2003). Diversity of filamentous fungi on woody litter of five mangrove plant species from the southwest coast of India. *Fungal Diversity*. 14: 109-126.

57. Martínez, C., Balcázar, E. y Folch, J. L. (2008). Celulasas fúngicas: Aspectos biológicos y aplicaciones en la industria energética. *Revista Latinoamericana de Microbiología*. 50 (3-4): 119-131.
58. Mitsch, W.J. y Gosselink, J.G. (2000). The value of wetlands: importance of scale and landscape Setting. *Ecological Economics*. 35, 25–33.
59. Montoya, S. (2008). *Actividad enzimática, degradación de residuos sólidos orgánicos y generación de biomasa útil del macromiceto Grifola Frondosa*. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia, Manizales, Colombia.
60. Moreno-Casasola, P. (2006). Humedales costeros. P. Moreno-Casasola, E, Peresbarbosa y A.C. Travieso-Bello (Eds).
61. Nieves, A. M. (2005). *Coastal mycology of Puerto Rico: a survey and biological aspects of marine, estuarine, and mangrove fungi*. Tesis Doctoral. University Of Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico.
62. Obispo, A. (2015). *Caracterización de la calidad de agua del Río Vigirima (Municipio Guacara, Edo Carabobo) a través de la diversidad de hifomicetos acuáticos*. Tesis de Pregrado. Universidad de Carabobo. Valencia, Venezuela.
63. Odum, W. E. y Heald, E.J. (1975). Mangrove forest and aquatic productivity In: *Compling of land and water system*. Hasler, A.D. Ed. 129 -136
64. Orihuela, D.E.; Tovilla, C., Vester, H.F.M. y Álvarez T. (2004). Flujo de materia en un manglar de la costa de Chiapas, México. *Madera y Bosques*.2, 45-61.
65. Ortiz, M. (2009). Aproximaciones a la comprensión de la degradación de la lignina. *Orinoquia*. 13(2): 137-144.
66. Ortiz, M. y Uribe, D. (2010). Determinación de la actividad lignocelulolítica en sustrato natural de aislamientos fúngicos obtenidos de sabana de pastoreo y de bosque secundario de sabana inundable tropical determinación de la actividad lignocelulolítica en sustrato natural de aislamientos fúngicos obtenidos de sabana de pastoreo y de bosque secundario de sabana inundable tropical. *CI. Suelo (argentina)*. 28(2): 169-180.

67. 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 Programed. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
68. Prats, G. (2005). Microbiología Clínica. Editorial Médica Panamericana. 1ª Edición. Madrid, España.
69. Querales, Y., Barboza, F., Briceño, J. y Medina, E. (2012). Descomposición de material foliar de *Rhizophora mangle* en el manglar de punta capitán chico, estado Zulia, Venezuela. *Boletín del centro de investigaciones biológicas*. 46 (1): 19-31.
70. Ramírez, N., Serrano, J.A. y Sandoval, H. (2006). Microorganismos extremófilos. Actinomicetos halófilos en México. *Revista Mexicana de Ciencias Farmacéuticas*. 37 (3): 56-71.
71. Raghukumar S., Sharma, S., Raghukumar, C., Sathe-Pathak, V. y Chandramohan, D. (1994). Thraustochytrid and fungal component of marine detritus. IV. Laboratory studies on decomposition of leaves of the mangrove *Rhizophora apiculata* Blume. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 183(1), 113-131.
72. Raghukumar, S. (2004). The Role of Fungi in Marine Detrital Processes. En: Ramaiah, N (Ed.). *Marine Microbiology: Facets & Opportunities*. pp. 91-101. National Institute of Oceanography, Goa.
73. Ramsar Convention Secretariat. (2016). An Introduction to the Ramsar Convention on Wetlands (Anteriormente The Ramsar Convention Manual). 7th ed. Ramsar Convention Secretariat, Gland, Suiza.
74. Rivera, J. J. (2001). *Relación entre la composición y biomasa de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos y las variables físicas y químicas en el humedal Jaboque Bogotá-Colombia*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D. C., Colombia.
75. Rosas, J. (2015). *Aislamiento y caracterización de un hongo productor de enzimas lipolíticas*. Trabajo de pregrado. Universidad Veracruzana, Xalapa, México.
76. Sahoo, K y Dhal, N. K. (2009). Potential microbial diversity in mangrove ecosystems: A review. *Indian Journal of Marine Sciences*. 38(2), 249-256.

77. Salazar, A. M. y Ordoñez, C. (2013). Aislamiento e Identificación de Actinomicetos Fijadores de Nitrógeno en suelo del Jardín Botánico De La Universidad Tecnológica De Pereira. Trabajo de pregrado. Universidad Tecnológica De Pereira. Pereira, Colombia.
78. Samson, R. (1995) Curso. Detención e identificación de hongos en alimentos. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencia. Instituto de ciencias y tecnología de alimentos. Caracas, Venezuela.
79. Sessegolo, G.C. y Lana, P.C. (1991). Decomposition of *Rhizophora mangle*, *Avicennia schaueriana* and *Laguncularia racemosa* Leaves in a Mangrove of Paranaguá Bay (Southeastern Brazil). *Botánica Marina*. 34, 285-289.
80. Sierra-Rozo, O., Mancera, J. E. Y Santos-Martínez, A. (2009). Velocidad de descomposición de la hojarasca en diferentes sustratos de manglar durante la época de lluvias en San Andrés isla, caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. 38 (1), 59-84.
81. Solera, F., Rodríguez, A. y Soto, B. (2010). Evaluación de la producción de proteasas en dos cepas de *Mucor* sp. por fermentación sumergida empleando dos tipos de medio de cultivo. *Uniciencia*. 24:63-68.
82. Sosa, T., Sánchez, J. y Melgarejo, L. M. (2009). Papel funcional de los hongos en ecosistemas de manglar. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. 38 (1), 39-57.
83. Sridhar, K. R., Kishore, S.K. y Prabhu, S. (2010). Fungal colonization and breakdown of sedge (*Cyperus malaccensis* Lam.) in an Indian mangrove. *Botanica Marina*. 53 (2010): 525-533.
84. Suryanarayanan, T.S., Kumaresan, V. y Johnson, J.A. (1998). Foliar fungal endophytes from two species of the mangrove *Rhizophora*. *Canadian Journal of Microbiology*. 44, 1003-1006.
85. Talavera, V., Zapata, L. M. y Sánchez, D. (Eds). (1998). Influencia del pH sobre los organismos acuáticos. Disponible en: http://www.nicovita.com.pe/extranet/Boletines/jul_98_03.pdf.

86. Thatoi, H., Behera, B.C., Mishra, R.R. y Dutta, S. K. (2012). Biodiversity and biotechnological potential of microorganisms from mangrove ecosystems: a review. *Annals of Microbiology*. 63:1-19.
87. Twilley, R., Lugo, A. y Zucca, C. (1986). Litter production and turnover in basin mangrove forests in South-West Florida, USA. *Ecology*. 67(3): 670-683.
88. Valenzuela, E., Leiva, S. y Godoy, R. (2001). Variación estacional y potencial enzimático de microhongos asociados con la descomposición de la hojarasca de *Nothofagus pumilio*. *Revista Chilena de Historia Natural*. 74: 737-749.
89. Zamora, A., Malaver, N. y Ramos, J. (2012). Análisis funcional de microorganismos: un estimador de diversidad y estructura comunitaria. *Acta Biológica Venezuelica*. 32(1):57-86.

ANEXOS

Para realizar el análisis de varianza paramétrico ANOVA se deben cumplir como parte de los supuestos, las pruebas de Normalidad de Shapiro-Wilk y de homogeneidad de varianzas, si estos supuestos no se cumplen se realiza la Prueba de Kruskal-Wallis para la igualdad de las medianas no paramétrica. La prueba Tukey es una prueba a posteriori pareada que permite comparar las medias de los t niveles de un factor después de haber rechazado la Hipótesis nula de igualdad de medias mediante el análisis de varianza.

Tabla 1. Análisis de Varianza realizados para pH.

Prueba de Normalidad				Shapiro-Wilk W		p(normal)		0,1377			
Prueba de homogeneidad de varianzas				Prueba de Levene		p (same):		0,004832			
Prueba de medias iguales											
		Suma de cuadrados		df		Promedio cuadrado		F		p (same)	
Entre grupos:		3,09766		7		0,442523		66,21		1,27E-10	
Dentro de los grupos:		0,106933		16		0,00668333					
Total:		3,2046		23							
Prueba de Welch F (para varianzas desiguales): F=100, df=6,378						p (same):				4,742E-06	
Prueba de Kruskal-Wallis para la igualdad de las medianas						p (same):				0,005847	
Prueba de Tukey											
	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7			
T0		0,0003556	0,02361	0,9753	0,0004453	0,05809	0,9963	0,0004453			
T1	8,969		0,2688	0,0001991	1	0,1242	0,0008617	0,0001746			
T2	5,456	3,513		0,003804	0,3636	0,9996	0,08549	0,0001746			
T3	1,345	10,31	6,802		0,0002127	0,009425	0,7228	0,001922			
T4	8,67	0,299	3,214	10,02		0,1774	0,001212	0,0001746			
T5	4,784	4,186	0,6727	6,129	3,887		0,1934	0,0001747			

T6	0,9717	7,998	4,485	2,317	7,699	3,812		0,0002458
T7	8,67	17,64	14,13	7,325	17,34	13,45	9,642	

*Las celdas sombreadas representa los valores significativos para cada una de las pruebas con una valor de significancia p (same) $< 0,05$.

Tabla 2. Análisis de Varianza realizados para los valores de conductividad.

Prueba de Normalidad				Shapiro-Wilk W		p(normal)		0,01507			
Prueba de homogeneidad de varianzas				Prueba de Levene		p (same):		0,003249			
Prueba de medias iguales											
		Suma de cuadrados		df		Promedio cuadrado		F		p (same)	
Entre grupos:		3,11263		7		0,444661		66,7		1,20E-10	
Dentro de los grupos:		0,106668		16		0,00666675					
Total:		3,2193		23							
Prueba de Welch F (para varianzas desiguales): F=100, df=6,378							p (same):		3,012E-11		
Prueba de Kruskal-Wallis para la igualdad de las medianas							p (same):		0,005847		
Prueba de Tukey											
	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7			
T0		0,006766	0,0005195	0,002676	0,0005232	0,0001746	0,0002198	0,0001746			
T1	6,372		0,7973	0,9995	0,8001	0,00018	0,2648	0,0001746			
T2	8,493	2,121		0,9669	1	0,0003109	0,9688	0,0001746			
T3	7,071	0,6985	1,422		0,9678	0,0001904	0,5108	0,0001746			
T4	8,485	2,113	0,007778	1,414		0,0003096	0,9678	0,0001746			
T5	17,68	11,31	9,185	10,61	9,192		0,001104	0,0003096			
T6	0,9717	7,998	4,485	2,317	7,699	3,812		0,0002458			
T7	8,67	17,64	14,13	7,325	17,34	13,45	9,642				

*Las celdas sombreadas representa los valores significativos para cada una de las pruebas con una valor de significancia p (same) $< 0,05$.

Tabla 3. Análisis de Varianza realizados para los valores de salinidad.

Prueba de Normalidad		Shapiro-Wilk W		p(normal)	0,08265
Prueba de homogeneidad de varianzas		Prueba de Levene		p (same):	0,0003802
Prueba de medias iguales					
	Suma de cuadrados	df	Promedio cuadrado	F	p (same)
Entre grupos:	0,02145	7	0,00306429	16,34	3,42E-06
Dentro de los grupos:	0,003	16	0,0001875		
Total:	0,02445	23			
Prueba de Welch F (para varianzas desiguales): F=100, df=6,378				p (same):	1,95E-05
Prueba de Kruskal-Wallis para la igualdad de las medianas				p (same):	0,005847

Prueba de Tukey								
	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
T0		0,9228	0,9228	0,6354	0,9824	0,00236	0,07023	0,0001758
T1	1,687		1	0,9985	1	0,02282	0,4614	0,0001921
T2	1,687	0		0,9985	1	0,02282	0,4614	0,0001921
T3	2,53	0,8433	0,8433		0,9824	0,07023	0,8017	0,0002408
T4	1,265	0,4216	0,4216	1,265		0,01285	0,3108	0,0001838
T5	7,168	5,481	5,481	4,638	5,903		0,6354	0,0403
T6	4,638	2,951	2,951	2,108	3,373	2,53		0,001382
T7	12,23	10,54	10,54	9,698	10,96	5,06	7,589	

*Las celdas sombreadas representa los valores significativos para cada una de las pruebas con una valor de significancia $p \text{ (same)} < 0,05$.

Tabla 4. Análisis de Varianza realizados para los valores de Oxígeno disuelto.

Prueba de Normalidad				Shapiro-Wilk W		p(normal)		0,07749	
Prueba de homogeneidad de varianzas				Prueba de Levene		p (same):		0,002114	
Prueba de medias iguales									
			Suma de cuadrados	df	Promedio cuadrado		F	p (same)	
Entre grupos:			24,8533	7	3,55048		270,5	2,12E-15	
Dentro de los grupos:			0,21	16	0,013125				
Total:			25,0633	23					
Prueba de Welch F (para varianzas desiguales): F=100, df=6,378							p (same):		1,699E-09
Prueba de Kruskal-Wallis para la igualdad de las medianas							p (same):		0,002155
Prueba de Tukey									
	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	
T0		0,0001746	0,0001746	0,0001746	0,0002213	0,0002344	0,2507	0,0001746	
T1	16,63		0,0002635	0,0001887	0,0001746	0,003551	0,0001746	0,0001746	
T2	26,1	9,474		0,9863	0,0001746	0,0001746	0,0001746	0,0001746	
T3	27,31	10,68	1,209		0,0001746	0,0001746	0,0001746	0,0001746	
T4	9,877	26,51	35,98	37,19		0,0001746	0,007471	0,00256	
T5	9,777	6,854	16,33	17,54	19,65		0,0001747	0,0001746	
T6	3,578	20,21	29,68	30,89	6,299	13,35		0,0001747	
T7	16,98	33,61	43,09	44,3	7,106	26,76	13,41		

*Las celdas sombreadas representa los valores significativos para cada una de las pruebas con una valor de significancia $p \text{ (same)} < 0,05$.

Tabla 5. Análisis de Varianza realizados para los valores de turbidez.

Prueba de Normalidad		Shapiro-Wilk W	p(normal)	0,2686	
Prueba de homogeneidad de varianzas		Prueba de Levene	p (same):	0,0174	
Prueba de medias iguales					
	Suma de cuadrados	df	Promedio cuadrado	F	p (same)
Entre grupos:	1440,95	7	205,85	51,34	8,79E-10

Dentro de los grupos:	64,1533	16	4,00958					
Total:	1505,11	23						
Prueba de Welch F (para varianzas desiguales): F=100, df=6,378				p (same):	4,039E-08			
Prueba de Kruskal-Wallis para la igualdad de las medianas				p (same):	0,003119			
Prueba de Tukey								
	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
T0		0,0001746	0,0001746	0,0001746	0,000215	0,0001746	0,001255	0,0002767
T1	17,73		0,7269	0,9982	0,001133	0,03384	0,0002102	0,0005877
T2	15,43	2,307		0,9645	0,02383	0,001548	0,001133	0,01043
T3	16,87	0,865	1,442		0,003381	0,01043	0,0003086	0,001548
T4	9,976	7,756	5,449	6,891		0,0001749	0,7269	0,9998
T5	22,92	5,19	7,497	6,055	12,95		0,0001746	0,0001747
T6	7,67	10,06	7,756	9,198	2,307	15,25		0,9197
T7	9,371	8,362	6,055	7,497	0,6055	13,55	1,701	

*Las celdas sombreadas representa los valores significativos para cada una de las pruebas con una valor de significancia $p \text{ (same)} < 0,05$.

Tabla 6. Análisis de Varianza realizados para los valores de abundancia total de levaduras.

Prueba de Normalidad			Shapiro-Wilk W				
	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
p(normal)	0,04868	0,2278	0,4299	0,9988	0,398	0,5876	0,7792
Prueba de homogeneidad de varianzas			Prueba de Levene		p (same):		0,06952
Prueba de medias iguales							
		Suma de cuadrados	df	Promedio cuadrado	F	p (same)	
Entre grupos:		4,29444	6	0,715741	14,87	1,35E-06	
Dentro de los grupos:		1,01072	21	0,0481297			
Total:		5,30517	27				
Prueba de Welch F (para varianzas desiguales): F=100, df=6,378					p (same):		0,000279
Prueba de Kruskal-Wallis para la igualdad de las medianas					p (same):		0,001264
Prueba de Tukey							
	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
T1		0,9122	0,9053	1	0,1098	0,0001794	0,00739
T2	1,595		0,3002	0,962	0,01026	0,0001559	0,0006827
T3	1,624	3,219		0,8258	0,6182	0,0006	0,08588
T4	0,271	1,324	1,895		0,07557	0,0001697	0,004817
T5	4,04	5,635	2,416	4,311		0,02261	0,8555
T6	9,167	10,76	7,543	9,438	5,127		0,2676
T7	5,844	7,439	4,22	6,115	1,804	3,324	

*Las celdas sombreadas representa los valores significativos para cada una de las pruebas con una valor de significancia $p \text{ (same)} < 0,05$.

Tabla 7. Tabla de correlación de las variables fisicoquímicas y las abundancias de Levaduras y hongos.

	pH	Cond	Salinidad	Ox. Dis	Turbidez	Lev	Hongos
--	-----------	-------------	------------------	----------------	-----------------	------------	---------------

pH		0,17983	0,063228	0,37442	0,37355	0,89185	0,75295
Cond.	0,52675		7,04E-05	0,24542	0,55328	0,13012	0,10829
Salinidad	0,68054	0,96934		0,2318	0,70484	0,24508	0,19953
Ox. Dis	0,36469	0,46521	0,47721		0,12916	0,88485	0,12749
Turbidez	-0,3653	0,24826	0,16014	-0,58319		0,083854	0,8728
Lev.	-0,057808	0,58201	0,4655	-0,061567	0,64551		0,3816
Hongos	-0,13333	-0,61002	-0,50718	-0,58524	0,068048	-0,35962	

*Las celdas sombreadas representa los valores significativos para cada una de las pruebas con una valor de significancia p (same) $< 0,05$.

Tabla 8. Análisis de Varianza realizados para los valores de abundancia total de hongos.

Prueba de Normalidad		Shapiro-Wilk W			
	T0	T1	T2	T3	
p(normal)	0,7633	0,971	0,6298	0,8941	
Prueba de homogeneidad de varianzas		Prueba de Levene		p (same):	0,001462
Prueba de medias iguales					
	Suma de cuadrados	df	Promedio cuadrado	F	p (same)
Entre grupos:	61,3393	3	20,4464	13,56	0,0002683
Dentro de los grupos:	19,605	13	1,50808		
Total:	80,9443	16			
Prueba de Welch F (para varianzas desiguales): F=100, df=6,378				p (same):	3,429E-08
Prueba de Kruskal-Wallis para la igualdad de las medianas				p (same):	0.003143
Prueba de Tukey					
	T0	T1	T2	T3	
T0		0,1152	0,0185	0,301	
T1	3,472		0,0004276	0,9245	
T2	4,932	8,403		0,0008631	
T3	2,597	0,8745	7,529		

*Las celdas sombreadas representa los valores significativos para cada una de las pruebas con una valor de significancia p (same) $< 0,05$.

Tabla 9. Análisis de Varianza realizados para los valores de actividad proteolítica levaduras.

Prueba de Normalidad			Shapiro-Wilk W					
	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
p(normal)	0,8061	0,1135	0,2278	0,9149	0,4828	0,05518	0,6264	0,5767
Prueba de homogeneidad de varianzas				Prueba de Levene		p (same):		0,0002649
Prueba de medias iguales								
		Suma de cuadrados		df	Promedio cuadrado		F	p (same)
Entre grupos:		29,458		7	4,20829		87,25	4,83E-15
Dentro de los grupos:		1,10936		23	0,0482328			
Total:		30,5674		30				
Prueba de Welch F (para varianzas desiguales): F=100, df=6,378						p (same):		4,411E-10

Prueba de Kruskal-Wallis para la igualdad de las medianas						p (same):	0,0002253	
Prueba de Tukey								
	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
T0		0,0001504	0,0001504	0,0001504	0,0001504	0,0001504	0,0001504	0,0001504
T1	19,97		0,4388	0,09975	0,0002017	0,00189	0,06017	0,01016
T2	22,96	2,982		0,985	0,01018	0,1839	0,0005668	0,0002016
T3	24,2	4,228	1,246		0,07099	0,6362	0,0001918	0,0001549
T4	28,67	8,694	5,712	4,466		0,8596	0,0001504	0,0001504
T5	26,72	6,751	3,769	2,523	1,943		0,0001507	0,0001504
T6	15,39	4,579	7,561	8,807	13,27	11,33		0,9913
T7	14,26	5,713	8,695	9,941	14,41	12,46	1,134	

*Las celdas sombreadas representa los valores significativos para cada una de las pruebas con una valor de significancia $p \text{ (same)} < 0,05$.

Tabla 10. Análisis de Varianza realizados para los valores de actividad lipolítica de levaduras.

Prueba de Normalidad			Shapiro-Wilk W					
	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
p(normal)	0	0,9288	0,4226	0,9149	0,245	0	0,01319	0,399
Prueba de homogeneidad de varianzas				Prueba de Levene	p (same):		0,06107	
Prueba de medias iguales								
		Suma de cuadrados	df	Promedio cuadrado	F	p (same)		
Entre grupos:		5,28429	5	1,05686	18,39	3,98E-06		
Dentro de los grupos:		0,919459	16	0,0574662				
Total:		6,20374	21					
Prueba de Welch F (para varianzas desiguales): F=100, df=6,378					p (same):		0,0001303	
Prueba de Kruskal-Wallis para la igualdad de las medianas					p (same):		0,003421	
Prueba de Tukey								
	T1	T2	T3	T4	T6	T7		
T1		0,1428	0,03478	0,0007805	0,5769	0,8555		
T2	3,739		0,969	0,0001666	0,006138	0,01672		
T3	4,827	1,088		0,0001648	0,001439	0,003712		
T4	7,677	11,42	12,5		0,01726	0,006334		
T6	2,342	6,081	7,169	5,336		0,995		
T7	1,619	5,359	6,447	6,058	0,7221			

*Las celdas sombreadas representa los valores significativos para cada una de las pruebas con una valor de significancia $p \text{ (same)} < 0,05$.

Tabla 11. AutoValores y Varianza para el Analisis de Componente principal de los valores físicoquímicos del agua del microcosmos y Abundancia de Hongos Filamentosos y Levaduras

PC	AutoValores	% Varianza
----	-------------	------------

1	336.845	48.121
2	209.469	29.924
3	0,985681	14.081
4	0,271253	3.875
5	0,248887	35.555
6	0,0271859	0,38837
7	0,0038527	0,055039

Tabla 12. AutoValores y Varianza para el Análisis de Componente principal de los valores fisicoquímicos del agua del microcosmos y Abundancia de Hongos Filamentosos y Levaduras y los sustratos a descomponer

PC	Eigenvalue	% variance
1	144.513	49.832
2	558.647	19.264
3	296.859	10.237
4	204.263	70.436
5	191.741	66.118
6	113.671	39.197
7	0,896932	30.929