

DIVERSIDAD FUNCIONAL DE LAS BACTERIAS HETERÓTROFAS DEL BAJO RÍO ORINOCO, VENEZUELA

FUNCTIONAL DIVERSITY OF THE HETEROTROPHIC BACTERIA IN THE LOWER ORINOCO RIVER, VENEZUELA

Asmine Bastardo¹, Héctor Bastardo² y Judith Rosales³

¹Estación de Investigaciones Hidrobiológicas de Guayana. Fundación La Salle de Ciencias Naturales. San Félix, estado Bolívar. Fax: 0286 9311045.

E-mail: asmine.bastardo@fundacionlasalle.org.ve

²Centro de Biotecnología, Universidad Nacional Experimental de Guayana. Upata, estado Bolívar.

³Centro de Investigaciones Ecológicas de Guayana, Universidad Nacional Experimental de Guayana. Puerto Ordaz, estado Bolívar.

RESUMEN

Este estudio se enfocó en determinar las variaciones más importantes de las bacterias heterótrofas y su estructura funcional en el agua del corredor ribereño del bajo río Orinoco, durante las principales etapas hidrológicas. Las muestras se colectaron en diez estaciones localizadas a ambos márgenes del río distribuidas en tres paisajes contrastantes por sus características hidrogeológicas y sanitarias (Almacén aguas arriba de Ciudad Bolívar, Ciudad Guayana-estado Bolívar y Castillos de Guayana-estado Delta Amacuro). Se realizaron cultivos en placas para obtener cepas bacterianas las cuales se caracterizaron bioquímicamente para la obtención de los grupos funcionales y la determinación del índice de diversidad funcional (IDF). Se identificaron 35 grupos funcionales, el mayor IDF se encontró en el paisaje Castillos de Guayana (0,26) y la más baja en el paisaje Ciudad Guayana (0,13). Así mismo, el mayor IDF se encontró en la etapa de aguas altas (0,22) y el más bajo se registró en aguas bajas (0,18). El margen derecho del río presentó un IDF relativamente mayor que el izquierdo (0,14 y 0,12 respectivamente). Los resultados de este estudio permiten inferir una alta influencia antropogénica y estacional sobre la diversidad funcional de la comunidad bacteriana en el bajo río Orinoco.

Palabras clave: bacterias, dinámica, diversidad, grupo funcional, río Orinoco, etapas hidrológicas

ABSTRACT

The more important variations of heterotrophic bacteria and their functional structure in the riparian corridor of the lower during the main hydrological stages were determined in this study. The samples were collected in ten stations located on both riverbanks, in three hydrogeological and sanitary opposite landscapes (Almacen (AI) Ciudad Guayana (CG) and Castillos de Guayana (C). Bacterial strains were isolated from cultivated plates and were biochemically characterized. Functional groups and functional diversity index (IDF) were determined utilizing principal component analysis. Thirty-five functional groups were identified. The highest IDF it was found in the C landscape (0.26) and the lowest in the CG landscape (0.13). The highest IDF was in the high waters stage (0.22) and the lowest registered in low waters stage (0.18). The right margin of the river presented a relatively higher IDF than the left one (0.14 and 0.12 respectively). The results allow to infer in relation to a higher anthropogenic and temporal influence on the functional diversity of the bacterial community.

Key words: bacteria, dynamic, diversity, functional group, Orinoco river, hydrological stages

INTRODUCCIÓN

La composición estructural y funcional de las comunidades bacterianas es el principal índice del estado de los ecosistemas y se caracterizan por una actividad fisiológica alta y rápida respuesta a los cambios ambientales. Las bacterias heterotróficas son las más inestables ante estos cambios y fluctuaciones de los factores abióticos del sistema (De Giorgio y Cole 1998, Bobkova 2002, Kudryavtsev y Tsuban 2002). La diversidad de las comunidades microbiológicas generalmente disminuye en respuesta a perturbaciones o estrés ambiental. El número de poblaciones sobrevivientes poseen propiedades específicas que le permiten persistir dentro de las comunidades perturbadas (Atlas *et al.* 1991).

La mayoría de los ríos y lagunas de inundación tropicales soportan una fuerte influencia de la estacionalidad hidrológica. La dinámica de inundación de estos ríos causa cambios hidrográficos que se reflejan en la variación de los procesos bióticos y biogeoquímicos (Hamilton y Lewis 1987). La importancia de estos cambios asociados a la inundación se centra en el enfoque de la hipótesis del pulso de inundación de Junk *et al.* (1989), la cual destaca la importancia de la conexión estacional y predecible del canal con la planicie de inundación. Así mismo, permite la inclusión de análisis parches, sucesión y dinámica de perturbaciones a lo largo de la cuenca (Wiens 2002).

La abundancia y la actividad bacteriana en varias lagunas de inundación, muestran un componente estacional asociado con el ciclo de inundación (Addo-Ashong 1969, Rai y Hill 1981 a, b, 1984b, Lindell, 1996). En las lagunas de aguas negras de la Amazona Central, las máximas densidades y actividad de las bacterias se asociaron con altas concentraciones de clorofila a (Rai y Hill 1981 b). Los incrementos en la abundancia bacteriana son debidos al incremento de bacterias autóctonas transportadas por el río; la ocurrencia de estos máximos varía entre lagunas, ocurriendo durante el periodo de aguas bajas en algunas y a comienzos de la estación lluviosa en otras (Rai y Hill 1984 b). En la cuenca media del Orinoco, se ha determinado también la mayor abundancia bacteriana durante el periodo de aguas bajas (Weibezahn 1990, Villaró 1997, Castillo 2000a, 2000b, Castillo *et al.* 2003).

Tradicionalmente el corredor del Orinoco ha sido un foco para viajes y expediciones, así como para el establecimiento de pueblos. La belleza

escénica del corredor es mencionada por los expedicionarios por lo que tiene un valor turístico importante. Sin embargo, muchas de las actividades humanas en los centros poblados localizados a lo largo del corredor se han asociado a la alteración del mismo. Algunas de las ciudades más grandes al sur de Venezuela como Ciudad Guayana y Ciudad Bolívar (alrededor de 1.500.000 habitantes) están ubicadas a lo largo del río Orinoco y ello ha contribuido a generar focos de contaminación orgánica e industrial, cuyos efectos ecológicos aún no están completamente evaluados (Sánchez 1990). La industrialización es especialmente intensa en el área de Ciudad Guayana, donde las industrias han establecido muelles de cargamento y las áreas de procesamiento, incluyendo depósitos de lodos rojos en la planicie de inundación del Orinoco.

En Venezuela, los estudios sobre estructura de comunidades bacterianas acuáticas y diversidad funcional son muy escasos y, los pocos que se han desarrollado se basan, en su mayoría, en el estudio de sucesiones microbianas durante los procesos de descomposición de materia vegetal (Bastardo 1988, Bastardo 1993, Danovaro *et al.* 1998, Bastardo 1999). Por otra parte, son pocos los estudios realizados en el río Orinoco sobre bacterias (Weibezahn 1990, Villaró 1997, Castillo 2000a, 2000 b) y ninguno ha contemplado la importante funcionalidad metabólica que desarrollan estos microorganismos en el ecosistema.

Este trabajo permitió conocer la variación de la estructura funcional de la comunidad bacteriana y establecer grupos indicadores que pueden ser utilizados para evidenciar condiciones de alteraciones ambientales e identificar potenciales áreas prioritarias de conservación. El estudio se realizó en el marco del Proyecto Vegetación y fitoambiente asociado en el corredor ribereño bajo Orinoco entre Ciudad Bolívar y Ciudad Guayana, un trabajo interinstitucional y multidisciplinario coordinado por el Centro de Investigaciones Ecológicas de Guayana de la Universidad Nacional Experimental de Guayana, que planteó estudiar algunas características bióticas y abióticas del corredor ribereño del Bajo Orinoco, con la finalidad de producir una base científica para la conservación y manejo de la diversidad vegetal y las funciones de los ecosistemas ecotonaes de este paisaje ribereño.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El río Orinoco se origina en Sierra Parima a una elevación de 1.074 m, y recibe más 2.000 tributarios a lo largo de sus 2.150 kilómetros de curso hasta el Océano Atlántico. La cuenca de drenaje cubre un área de aproximadamente 1×10^6 km², siendo la tercera en Sur América y representando la tercera descarga de agua más alta en el mundo (Paolini *et al.* 1987, Weibezahn 1990). Este río, exhibe a lo largo del canal principal una planicie de inundación de aproximadamente 7.000 km², con una cubierta de bosque macrotérmico de tierras bajas que cubre aproximadamente el 80% (Huber y Alarcón 1988, Hamilton y Lewis 1990). Presenta un ciclo hidrológico anual definido por dos estaciones sobre el plano de inundación: inundación y aislamiento y dos fases de llenado y vaciado durante este proceso (Hamilton y Lewis 1987).

El corredor ribereño del bajo Orinoco está localizado entre los 8°05' y 8°33' de latitud Norte y 63°40' y 64°40' de longitud Oeste, forma parte de los estados Bolívar, Anzoátegui, Monagas y Delta Amacuro, con una superficie de 71.988 km².

Longitudinalmente se extiende desde las cercanías del poblado El Almacén en el estado Bolívar, hasta la iniciación de las ramificaciones deltaicas cercano a la población Los Castillos de Guayana en el estado Delta Amacuro (Figura 1).

Se realizaron 4 muestreos estacionales (aguas bajas, subida de aguas, aguas altas y bajada de aguas) a lo largo del año 2004, iniciándose en el periodo de aguas bajas (marzo). Se tomaron dos muestras de agua en la margen izquierda y derecha en cada uno de los sectores identificados como Almacén, Ciudad Guayana, y Castillos de Guayana (Figura 1), seleccionados por las características hidrogeológicas y sanitarias contrastantes que presenta estos paisajes, las cuales fueron evidenciadas en estudios preliminares (Bastardo *et al.* 2004).

El agua se colectó en botellas de vidrio de DBO (100 mL de capacidad) previamente esterilizadas, a una profundidad no mayor de 30 cm y a 10 metros del borde del río. Todas las muestras se mantuvieron a una temperatura aproximada de 4° C y fueron trasladadas en cavas con hielo hasta el laboratorio, donde se procesaron antes de seis (6) horas de haber sido colectadas (A.P.H.A, 2000).

Se caracterizaron 400 cepas (10 unidades

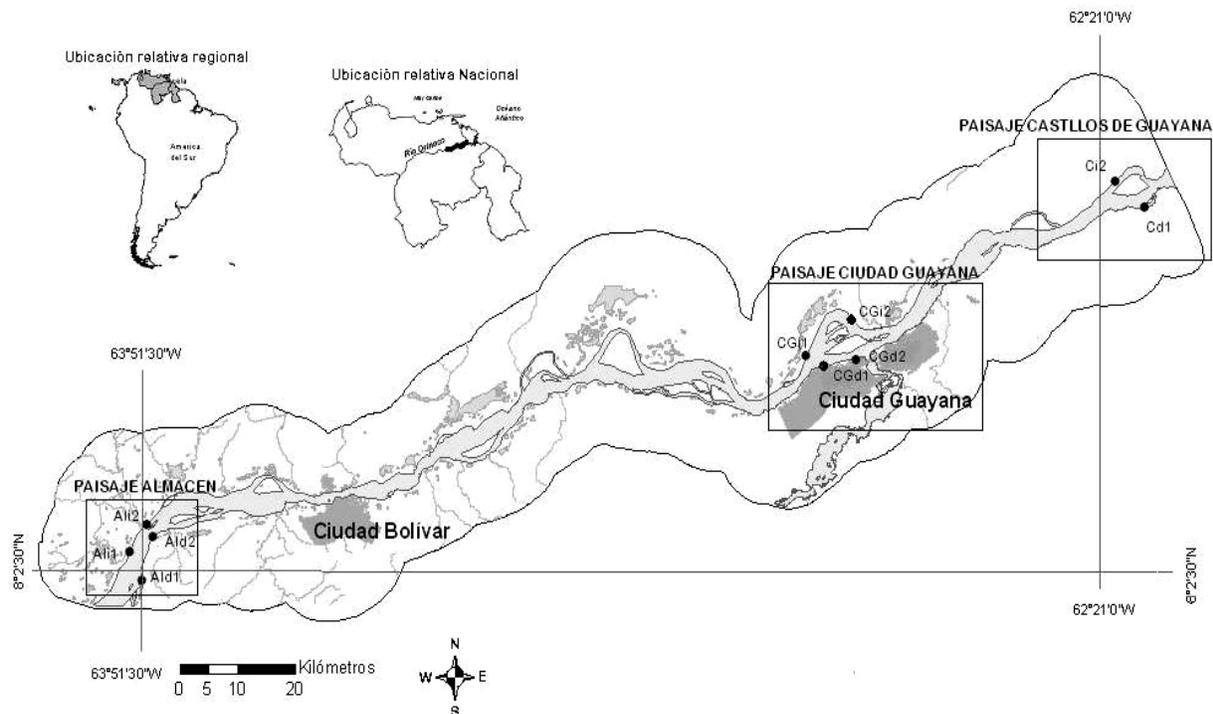


Figura 1. Área de estudio. Corredor Ribereño Bajo Orinoco (Venezuela), mostrando los puntos de muestreo.

formadoras de colonias por cada muestra) aisladas a partir de placas de agar nutritivo, inoculadas con 1 mL de muestra e incubada a 28° C durante 5 días. Cada una de las cepas se resuspendieron por separado en caldo nutritivo y luego nuevamente en agar nutritivo para verificar su pureza, previamente a la realización de las pruebas bioquímicas. Las cepas puras se mantuvieron almacenadas a 4°C en agar nutritivo y las pruebas se realizaron en cultivos no mayor de 48 horas. En cada cepa aislada se determinó la capacidad de fermentar la glucosa, producción de ácido sulfhídrico e indol, utilización de citrato, presencia de las enzimas catalasa y gelatinasa, según Mac Faddin (1993) y, la presencia de las enzimas ornitina-decarboxilasa, pectinasa, celulasa y lipasa siguiendo la metodología explicada por Bastardo (1988).

Basado en los resultados de las pruebas bioquímicas aplicadas, se aplicó un análisis multivariado (Cluster de datos) utilizando el programa estadístico Multi-Variate Statistical Package (MSVP) Versión 3.1 con el fin de obtener grupos de bacterias con las mismas características funcionales. Se utilizó como medida la distancia euclidiana media (Sneath y Sokal 1973). Aquellas cepas cuya distancia fue cero, se consideraron integrantes de un mismo grupo funcional (Vargas *et al.* 1992).

Con la obtención de estos datos se procedió a calcular la frecuencia de aparición de los grupos funcionales (Fi), el índice de diversidad funcional (IDF) y el índice de importancia (Pi), según Ramos (1996) mediante las siguientes relaciones matemáticas, con el fin de observar los cambios en la estructura funcional de la comunidad bacteriana en el tiempo y el espacio.

- $F_i = (\text{Número de grupos funcionales} / \text{Total de grupos funcional}) \times 100$
- $IDF = \text{Número de grupos funcionales} / \text{Total de cepas}$
- $P_i = \text{Número de cepas en el grupo funcional (n}_i) / \text{Total de cepas (N)}$

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La mayor parte de las bacterias heterótrofas que habitan en el Orinoco son capaces de hidrolizar diferentes compuestos macromoleculares como recurso de energía. Se encontraron 35 grupos funcionales durante el tiempo de estudio, basado

en las capacidades metabólicas que poseen para degradar diferentes compuestos orgánicos de origen animal y vegetal (Tabla 1). El 65% del total de estos grupos presentó capacidad para degradar pectina de los cuales el 28% puede degradar además celulosa. El 77% de todos estos grupos puede utilizar glucosa, el 65,7% tiene actividad proteolítica, y 20% del total de estos grupos no utilizan pectina ni glucosa como fuente de carbono. Por otra parte, el 54% de todos los grupos funcionales utiliza además de la pectina, celulosa y/o glucosa, la ornitina como fuente de carbono, y el 40 % utiliza además el citrato como fuente de carbono, 34% presentaron actividad proteolítica y sólo 11,42% producen ácido sulfhídrico. Esta caracterización soporta el hecho de que los ecosistemas acuáticos continentales están habitados por bacterias capaces de realizar varios procesos metabólicos que facilitan la transformación de materia y energía (Riemann 1983, Mudryk y Donderski 1997).

El índice de importancia funcional fue mayor en el grupo 33 que agrupó 72 cepas, seguido del grupo 25 con 45 cepas, luego el grupo 32 con 37 cepas y el grupo 8 agrupando 35 cepas, coincidiendo esto además, con el 100% de aparición de estos grupos en todas las etapas y paisajes estudiados. La variación de la diversidad funcional y la frecuencia de aparición de los diferentes grupos funcionales en los paisajes estudiados para cada una de las etapas hidrológicas consideradas se resume en la Figura 2. Sólo se encontraron diferencias significativas en la variación del índice de diversidad funcional entre los diferentes paisajes durante el periodo de aguas bajas ($F= 6,83$) ($p<0,05$) con valores superiores en el paisaje Castillos de Guayana. Por otra parte, la variación de la frecuencia de aparición de los grupos funcionales sólo fue significativa en el paisaje Almacén entre las diferentes etapas, encontrándose los más altos valores durante aguas altas ($F= 7,08$) ($p<0,05$). La margen derecha del río presentó mayor índice de diversidad funcional en los paisajes Castillos (0,22) y Ciudad Guayana (0,10) que la margen izquierda, el paisaje Almacén el mayor índice de diversidad funcional se encontró en la margen izquierda (0,13) (Tabla 2). Sin embargo no se halló significancia estadística en estas variaciones ($F=0,32$) ($p<0,05$).

Cuando el nivel de inundación está en su máximo nivel, el 79% del área de la planicie de inundación de Orinoco es bosque inundado y 21% es área descubierta de las cuales aproximadamente la mitad está abierta al agua y la mitad corresponde

BASTARDO, BASTARDO Y ROSALES

Tabla 1. Grupos Funcionales presentes en el agua del bajo río Orinoco, Venezuela

GF	CAT	GLU	GEL	H2S	PEC	CEL	CIT	ORN	LIP	N° CEPAS	PI
1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0,0025
2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0,0025
3	0	1	1	0	1	0	0	0	0	6	0,015
4	0	0	1	0	1	0	0	0	1	7	0,017
5	1	0	1	0	1	1	0	1	0	2	0,005
6	1	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0,005
7	1	0	1	0	1	0	0	1	0	5	0,0125
8	1	0	0	0	1	0	0	0	1	35	0,0875
9	1	0	1	0	1	0	0	0	1	3	0,0075
10	1	1	1	0	0	1	0	0	0	2	0,005
11	1	1	1	0	0	1	1	1	0	4	0,01
12	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0,0025
13	1	1	1	0	0	0	1	1	1	2	0,005
14	1	1	0	0	0	1	1	1	0	4	0,01
15	1	1	1	0	0	1	1	1	0	2	0,05
16	1	1	1	0	0	0	1	1	1	2	0,005
17	1	1	0	0	1	0	1	1	0	2	0,005
18	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0,0025
19	1	1	1	0	1	1	1	1	0	4	0,01
20	1	1	1	0	1	1	0	0	0	2	0,005
21	1	1	1	0	1	1	0	1	0	19	0,0475
22	1	1	1	0	0	0	0	1	1	14	0,035
23	1	1	0	0	1	1	1	0	0	11	0,0275
24	1	1	1	0	1	1	0	0	0	11	0,0275
25	1	1	0	0	1	1	0	1	1	45	0,1125
26	1	1	1	0	1	1	1	1	0	31	0,0775
27	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0,0025
28	1	1	0	1	0	0	0	1	0	2	0,005
29	1	1	1	1	0	0	0	0	0	3	0,075
30	1	1	1	0	0	0	1	1	1	20	0,05
31	1	1	1	0	0	0	1	0	1	22	0,055
32	1	1	0	0	0	0	0	0	0	37	0,0925
33	1	1	0	0	0	0	0	1	0	72	0,18
34	1	1	0	0	0	0	0	0	0	7	0,0175
35	1	1	1	1	0	0	0	0	1	14	0,035

Grupo funcional (GF) Pruebas bioquímicas: catalasa (CAT), fermentación de glucosa (GLU), Hidrólisis de gelatina (GEL), Producción de ácido Sulfúrico (H2S), actividad pectinolítica (PEC) y celulolítica (CEL), utilización de citrato (CIT), actividad descarboxilasa-ornitina (ORN) y lipolítica (LIP). Índice de importancia bacteriana (Pi), Resultado positivo (1) resultado negativo (0).

DIVERSIDAD FUNCIONAL DE LAS BACTERIAS DEL ORINOCO

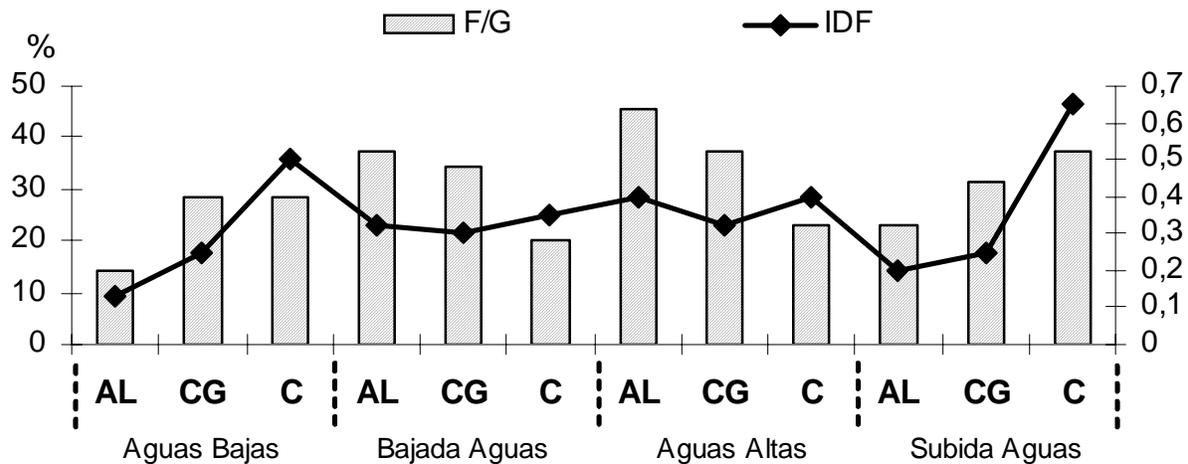


Figura 2. Variación de la frecuencia de aparición de grupos funcionales (F/G) e índice de diversidad funcional (IDF) en los paisajes Almacén (AL); Ciudad Guayana (CG) y Castillos (C), durante las diferentes etapas hidrológicas, en el bajo río Orinoco, Venezuela

a mantos de macrofitas. Las aguas se extienden sobre la planicie entera sólo por breve tiempo (aproximadamente durante tres meses por año) (Hamilton y Lewis 1987). Cuando se expanden los márgenes de las lagunas de inundación, se cubre una vasta cantidad de materia orgánica remanente de la desecación del manto de macrofitas que se desarrolló durante la etapa previa a la inundación, así como también la hojarasca acumulada en los bosques después de la última inundación. Estas dos grandes reservas de materia orgánica no se descomponen durante la estación seca porque la insuficiencia de lluvias no soporta el metabolismo microbiano. La intensa descomposición comienza cuando las aguas inundan a la materia orgánica (Hamilton *et al.* 1995).

Este proceso puede explicar el aumento de la diversidad funcional durante la etapa de subida de aguas y aguas altas, encontradas en los paisajes Almacén y Ciudad Guayana, así como también la aparición y dominancia de grupos funcionales bacterianos capaces en su mayoría, de descomponer gran parte de los componentes vegetales.

La variación de la diversidad funcional bacteriana en el agua del Orinoco determinada en este estudio, es comparable con la reportada para un ecosistema costero de Venezuela, donde este índice varió entre 0,64 y 0,42 (Linares 1996). La diversidad de las comunidades microbiológicas generalmente disminuye en respuesta a perturbaciones o estrés ambiental, mientras que el

Tabla 2. Frecuencia de aparición de grupos funcionales (F/G) e índice de diversidad funcional (IDF) en el agua en la margen derecha (d) y margen izquierda (i) en los paisajes Almacén (AL); Ciudad Guayana (CG) y Castillos (C) del bajo río Orinoco, Venezuela

	AL i	AL d	CG i	CG d	C i	C d
F/G	57,1	48,5	40	48,5	37,1	51,4
IDF	0,125	0,106	0,08	0,106	0,16	0,225

número de poblaciones sobrevivientes poseen propiedades específicas que le permiten persistir dentro de las comunidades perturbadas (Atlas *et al.* 1991). En el río Orinoco, la marcada variación estacional del índice de diversidad funcional encontrada para el paisaje Almacén y Castillos de Guayana, indica la respuesta de las comunidades bacterianas a los cambios ambientales derivados del proceso de inundación. Por otra parte, la poca variabilidad de éste índice sólo en el paisaje Ciudad Guayana, que está fuertemente afectado por la actividad industrial, se traduce en una respuesta a la modificación de este patrón en áreas alteradas permanentemente por la actividad humana.

Así como existen diferencias entre los tipos de cuerpos de agua en la composición y contenido de materia orgánica, la intensidad de la biodegradación por la microflora bacteriana difiere en función de la actividad bioquímica de los grupos fisiológicos dominantes (Krstulovic y Soliæ 1988). En las aguas dulces la importancia de la celulosa es mayor que en las aguas marinas, por la mayor proporción de macrofitas, de algas de membrana fundamentalmente celulósica y de aportes detríticos procedentes de la vegetación terrestre (Mudryk y Donderski 1997). En el Orinoco, el aislamiento del canal principal del río con respecto al borde de la planicie de inundación que está en contacto con el sustrato vegetal, limita la disponibilidad de este recurso durante las etapas de sequía.

La presencia de grupos funcionales específicos en un paisaje o margen en particular, así como en una etapa precisa, permiten inferir que existen diferencias en la constitución del sustrato durante todo el año, o pueden indicar la presencia de focos de contaminación en aquellas zonas como el margen derecho de Ciudad Guayana, donde se realiza una intensa actividad industrial. Los grupos funcionales encontrados sólo en este punto mostraron una amplia capacidad de degradar diferentes sustratos como fuente de carbono además de algunos compuestos vegetales, lo cual puede conferirles mayor tolerancia a los cambios adversos en el agua pudiendo ser utilizados como indicadores, ya que las comunidades bacterianas son capaces de hacer disponible los metales pesados para los organismos que conforman las diferentes tramas tróficas, favoreciendo los procesos de bioacumulación, biotransferencia y biomagnificación.

Estos procesos toxicológicos traen consecuencia importantes sobre los organismos y

modificaciones relevantes sobre el ambiente (Suárez y Reyes 2002). La interacción entre los polímeros microbianos y los metales pesados tiene implicaciones ecológicas y prácticas muy importantes ya que puede mediar la fijación de metales a las partículas de arcilla en el suelo, con las consecuentes alteraciones en los cultivos agrícolas, intervenir en algunos pasos de los ciclos biogeoquímicos de los elementos alterándolos, e inmovilizar los metales tóxicos de efluentes líquidos, reduciendo su biodisponibilidad (Corzo *et al.* 1994). La transformación enzimática del mercurio es la más estudiada y mejor conocida en relación a otros metales (Silver 1996, Madigan *et al.* 1997).

Aunque la relación entre las fuentes de sustrato de carbono, nutrientes y contaminantes con la actividad bacteriana en el río Orinoco puede ser difícil de determinar, primero, porque la producción bacteriana puede ser influenciada por cambios en la composición de la comunidad bacteriana, por ejemplo, crecimiento más rápido y eficiente de especies o grupos bacterianos durante períodos cuando el carbono orgánico disuelto está cambiando y, segundo, la cantidad relativa de material alóctono y autóctono pueden variar estacionalmente; los resultados obtenidos en este estudio, constituyen una base importante para entender parte de estas relaciones. También evidencia la necesidad de técnicas moleculares en estudios futuros, que contemplen el uso de metodologías avanzadas y confiables, para el estudio de estructura de comunidades bacterianas, que permitan obtener resultados comparables a los que se están realizando a nivel mundial.

Basados en la estrecha relación de las bacterias con los procesos ecológicos en los sistemas acuáticos y su sensibilidad a las perturbaciones, se recomienda tomar en mayor consideración el estudio de las comunidades bacterianas en aquellas investigaciones que involucren la evaluación integral de estos ecosistemas.

LITERATURA CITADA

- ADDO-ASHONG, F. 1969. The effect of flooding on the decomposition of wood. Man-made lakes: The Accra Symposium., L. Obeng. Accra, Ghana Univ. Press.
- AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION (A.P.H.A.). 2000. Standard methods for the examination of water and wastewater. 20th edition American Public Health Association, New York.

DIVERSIDAD FUNCIONAL DE LAS BACTERIAS DEL ORINOCO

- ATLAS, R., A. HOROWITZ, M. KRICHEVSKY y A. BEJ. 1991. Response of microbial populations to environmental Disturbance. *Microbial Ecology* 22: 249-256.
- 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.
- BASTARDO, H. 1993. Decomposition process in *Avicenia germinans*, *Rhizophora mangle* and *Laguncularia racemosa* under oil spill. *Acta Biológica Venezuelica* 14(2):53-60.
- BASTARDO, H. 1999. El proceso de descomposición y su importancia ambiental. Trabajo de ascenso a Titular en el escalafón Universitario de la Ilustre Universidad Central de Venezuela.
- BASTARDO, A., H. BASTARDO y J. ROSALES. 2004. Distribución temporal de coliformes totales y fecales en el bajo río Orinoco. III Jornadas de Investigación Institucional de la Universidad Nacional Experimental de Guayana. Puerto Ordaz, Estado Bolívar.
- BOBKOVA, A. 2002. The matter in sedimentation traps as a biological system. *Hydrobiological Journal* Vol. 38(1): 97-104.
- CASTILLO, M. 2000a. The dynamics of bacterial production and abundance in tropical lowland rivers of the Orinoco basin. PhD. Thesis, University of Michigan.
- CASTILLO, M. 2000b. Influence of hydrological seasonality on bacterioplankton in two neotropical floodplain lakes. *Hydrobiologia* 437: 57-65.
- CASTILLO, M., G. KLING y J. ALLAN. 2003. Bottom-up controls on bacterial production in tropical lowland rivers. *Limnology and Oceanography* 48(4): 1466-1475.
- CORZO, J., M. LEÓN-BARRIOS, V. HERNANDO-RICO y A. GUTIERREZ-NAVARRO. 1994. Precipitation of metallic cations by the acidic exopolysaccharides from *Bradyrhizobium japonicum* and *Bradyrhizobium (chamaecytisus)* strain BGA-1. *Applied Environmental Microbiology* 60 (12): 4531-4536.
- DANOVARO, R., N. DELLA CROCE y M. FABIANO. 1998. Biochemical composition of particulate organic matter and bacterial dynamics at the sediments-water interface in a Mediterranean seagrass system. *Hydrobiologia* 363: 241-251.
- DE GIORGIO P. y J. COLE 1998. Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems. *Annual Review Ecological Systematic* 29: 503-541.
- DONDERSKI, W. y E. LALKE. 1993. Occurrence and physiological properties of epiphytic bacteria isolated from reed (*Phragmites australis* Trin. ex Steudel). *AUNC. Torín Limnological Papers* 14:75-82.
- HAMILTON, S. y W. LEWIS. 1987. Causes of seasonality in the chemistry of a lake on the Orinoco river floodplain, Venezuela. *Limnology and Oceanography* 32: 1277-1290.
- HAMILTON, S. y W. LEWIS. 1990. Physical characteristics of the fringing floodplain of the Orinoco river, Venezuela. *Interciencia* 15:491-500.
- HAMILTON, S., S. SIPPEL y J. MELACK. 1995. Oxygen depletion and carbon dioxide and methane production in waters of the pantanal wetland of Brazil. *Biogeochemistry* 30: 115-141.
- HUBER, O. y C. ALARCÓN. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. Caracas: Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renovables y Nature Conservancy.
- JUNK, W., P. BAYLEY y R. SPARKS. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. Pp. 106: 110-127, *In* Doge, D. (ed.): *Proceedings of the International Large Rivers Symposium (LARS)*. Canadian Special Publication of Fish Aquatic Science .
- KRSTULOVIAE, N. y M. SOLIAE. 1988. Distribution of proteolytic, amylolytic and lipolytic bacteria in Kastela Bay. *Acta Adriatic* 29: 75-83.
- KUDRYAVTSEZ, V. y A. TSUBAN. 2002. Number, biomass, and production of bacterioplankton in the open part of the Baltic sea. *Hydrobiological Journal* 38(1): 134-139.
- LINARES, A. 1996. Distribución espacial y temporal de las bacterias acuáticas y su implicación sanitaria en la calidad del agua de la Laguna de Tacarigua. T.E.G. Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela.
- LINDELL, M. 1996. Influence of light on bacterioplankton in a tropical lake. *Hydrobiologia* 323: 67-73.
- MAC FADDIN, J. 1993. Pruebas bioquímicas para la identificación de bacterias de importancia clínica. Editorial Médica Panamericana S. A. México.
- MADIGAN, J., B. MARTINKO y J. PARKER. 1997. *Biology of microorganisms*. Prentice Hall, New Jersey.
- MUDRYK, Z. y W. DONDESKI. 1997. The occurrence of heterotrophic bacteria decomposing some macromolecular compounds in shallow estuarine lakes. *Hydrobiologia*. 342/343: 71-78.
- PAOLINI, J., R. HERRERA y A. NEMETH. 1987. Transport of Carbon and Minerals in Major World Rivers. Part 2. Pp. 55: 223-236, *in* Degens, E., Kempe, S. y E. Soliman (eds.): *Hydrochemistry of the Orinoco of the Caroní rivers*. Mitt. Geol. Palaont Inst. Univ. Hamburg. SCOPE/UNEP Sonderband Heft.
- RAI, H. y HILL, G. 1981 a. Observations on heterotrophic activity in lago Januari: a ria/várzea lake of central Amazon. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 21: 715-720.
- RAI, H. y HILL, G. 1981 b. Bacterial biodynamics in Lago Tupé, a central Amazonian blackwater "Ria Lake". *Arch. Hydrobiol/suppl.* 58: 420-468.
- RAI, H. y HILL, G. 1984 b. Microbiology of amazonian waters. Pp. 413-444, *in* Sioli, H. (ed): *The Amazon: Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht .
- RAMOS, J. 1996. Modelos matemáticos y estadísticos y la biodegradación de crudos. *Memorias del V Seminario Guayanés sobre Conservación del Ambiente*. Puerto Ordaz. Estado Bolívar, Venezuela.

BASTARDO, BASTARDO Y ROSALES

- RIEMANN, B. 1983. Biomass and production of phytoplankton in eutrophic Lake Tystrup, Denmark. *Freshwater Biology* 13: 389-398.
- SÁNCHEZ, J. 1990. La calidad de las aguas del río Orinoco. *in* F. Weibezahn, H. Alvarez, y W. Lewis Jr. (eds.): El río Orinoco como Ecosistema. Editorial Galac S.A. Caracas-Venezuela.
- SILVER, S. 1996. Bacterial resistances to toxic metals ions- a review. *Gene*. 179: 9-19.
- SNEATH, P. y R. SOKAL. 1973. Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classification. W.H. Freeman and Company.
- SUÁREZ, P. y R. REYES. 2002. La incorporación de metales pesados en las bacterias y su importancia para el ambiente. *Interciencia* 27(4): 75-86.
- VARGAS, B., J. RAMOS, L. MANZANERO y M. RINCONES. 1992. Estudios de las comunidades bacterianas de un sistema de lodos activados. *Ecotropicos* 5(2): 1-10.
- VILLARÓ, M. 1997. Variaciones del fitoplancton y carbono orgánico disuelto en dos ríos del Estado Amazonas. Tesis de maestría. Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela.
- WEIBEZAHN, F. 1990. Hidroquímica y sólidos suspendidos en el alto y medio Orinoco. Pp: 150-210, *in* F. Weibezahn, H. Alvarez, y W. Lewis Jr. (eds.): The Orinoco river as an ecosystem. Editorial Galac. Caracas-Venezuela.
- WIENS, J. 2002. Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water. *Freshwater Biology*. 47:501-515.

Recibido 25 de Marzo de 2006; revisado 29 de Septiembre de 2006; aceptado 20 de Diciembre de 2006.