

CARACTERIZACIÓN FUNCIONAL DE LA COMUNIDAD BACTERIANA ASOCIADAS A SUELOS AFECTADOS POR EL TRANSPORTE DE ROLAS EN LA RESERVA FORESTAL IMATACA

Functional characterization of the bacterial community associated with soils affected by the skid of logs in the Imataca Forest Reserve

Mariangel Milano^{1}, Nora Malaver² y Alicia Cáceres³*

Resumen

La Reserva Forestal Imataca (RFI) es una de las reservas más importantes de Venezuela donde se ejecutan prácticas de manejo forestal, que afectan la disponibilidad de nutrientes del suelo, la biodiversidad de especies vegetales y microbianas. Gran parte de las investigaciones realizadas en la RFI han estado orientadas al estudio de la sucesión de especies vegetales y su componente florístico, siendo escasos los trabajos que relacionan la sucesión vegetal con los microorganismos edáficos presentes. En este trabajo se seleccionaron muestras de suelo de una vía de transporte de rolas (VT) y un bosque de referencia de 34 años de sucesión (BR), a fin de describir los efectos del transporte de rolas sobre la estructura funcional de la comunidad bacteriana activa en la descomposición de la materia orgánica. Se determinó la abundancia bacteriana y se realizó el análisis del potencial fisiológico de la comunidad mediante el uso de diferentes sustratos (carbohidratos, fosfatos, proteínas y lípidos) que inciden en los procesos de descomposición de la materia orgánica y ciclos de nutrientes. La abundancia bacteriana no mostró diferencias significativas entre los sitios, pero si una menor diversidad micromorfológica (coco, bastones y coco bastones) y funcional en la localidad VT con respecto a BR. Finalmente, se detectó redundancia funcional bacteriana en ambas localidades, cuyos aspectos ayudan a identificar comunidades edáficas resilientes y comprender su influencia en el funcionamiento del ecosistema luego de una perturbación. Estos resultados, podrían tomarse ser la base en la elaboración de diferentes planes de manejo en la restauración y conservación forestal asociados a la RFI.

Palabras clave: resiliencia, bacterias, redundancia, Imataca.

[1] Universidad Central de Venezuela. Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. [2] Laboratorio de Ecología de Microorganismos. Instituto de Zoología y Ecología Tropical (IZET). [3] Laboratorio de Nutrición Mineral de Plantas Silvestres. Instituto de Biología Experimental (IBE). *Correo electrónico: foundmar@gmail.com

Abstract

The Imataca Forest Reserve (RFI) is one of the most significant reserves in Venezuela, where forest management practices are carried out, which affect the availability of soil nutrients and the biodiversity of plant and microbial species. A significant part of the studies in the RFI has been oriented to the study of the plant species succession and their floristic component, with few studies relating plant succession to edaphic microorganisms. In this research, soil samples were selected from the RFI of logs logging road (VT) and a reference forest of 34 years of succession (BR) to describe the effects of logs transport on the functional structure of the soil bacterial community. Bacterial abundance was determined, and the community's physiological potential was analyzed using different substrates (carbohydrates, phosphates, proteins, and lipids) that affect the decomposition processes of organic matter and nutrient cycles. Bacterial abundance did not show significant differences between sites, but there was a lower micromorphological and functional diversity in VT concerning BR. Finally, bacterial functional redundancy was detected in both locations. These aspects help identify resilient soil communities and understand their influence on ecosystem functioning after a disturbance. The results could be the basis for developing different management plans for forest restoration and conservation associated with the RFI.

Keywords: resilience, bacteria, redundancy, Imataca

Introducción

Los bosques tropicales durante varias décadas han estado sometidos a perturbaciones de diferentes grados de intensidad, principalmente por actividades de deforestación, causando alteraciones en las condiciones bióticas y abióticas de esos ecosistemas (An *et al.* 2008; Miah *et al.* 2014; McGuire *et al.* 2015; Delgado *et al.* 2018). Venezuela tiene una superficie boscosa mayor al 50% que cubre una importante región de Guyana (Kammesheidt *et al.* 1999; Vilanova *et al.* 2010). Entre estos se encuentra los bosques de la Reserva Forestal Imataca (RFI) ubicada entre los estados Delta Amacuro y Bolívar. La RFI

posee un extenso territorio de comunidades boscosas con un total de 3.821.900 hectáreas (MARN-ULA, 2000; Padilla, 2003), además de una gran diversidad de especies madereras que son aprovechadas para su comercialización (Hernández *et al.* 1997; Padilla, 2003; Lozada *et al.* 2011).

La RFI utiliza el modelo espina de pescado optimizado o de bajo impacto para el aprovechamiento forestal, en el que se procede a la apertura de vías (secundarias y principal), la distribución de una zona de extracción y de patios de rolas donde será resguardada la madera (Figura 1) (Padilla, 2003; Lozada *et al.* 2006). Los troncos sin ramas (rolas) son llevados y apilados en el patio principal o zona de almacenamiento prolongado, hasta la aprobación del permiso

para su posterior traslado (Figura 1); este patio de rolas se ubica en la vía principal y allí se almacenan las rolas provenientes de los distintos patios secundarios, las cuales son trasladadas mediante vehículos pesados (Hendrison, 1990; Amaral *et al.* 1998; Padilla, 2003; Corriá *et al.* 2015).

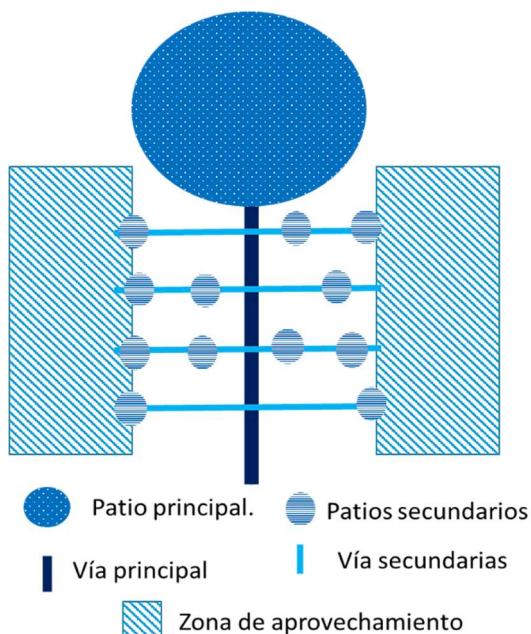


Figura 1. Esquema asociado a la distribución de la espina de pescado. Se detallan las vías de transporte, los patios de resguardo de las rolas y la zona de aprovechamiento.

A diferencia del modelo convencional, este proceso considera aspectos ecológicos, económicos y sociales en un intento de disminuir el impacto generado tras el manejo forestal (ENAFOR, 2012), que garantiza la conservación de la estructura y función del bosque una vez finalizado el proceso (Chheng *et al.* 2015). Entre las actividades operativas se tienen: el inventario pre aprovechamiento, uso de la georreferenciación (ubicación de un espacio

terrestre mediante coordenadas cartográficas) para el establecimiento de vías y patios, disminución de individuos aprovechados por área y aplicación de modelos matemáticos que predicen la caída de los árboles durante el aprovechamiento (Jackson *et al.* 2002; Da Silva *et al.* 2018).

El impacto generado en el ecosistema tras los procesos del aprovechamiento forestal como la deforestación para el establecimiento de vías y patios de almacenamiento, así como el uso de maquinaria pesada para el transporte de rolas influye en la compactación, contenido de carbono orgánico del suelo y en la dinámica de las comunidades vegetales y microbianas asociadas (Lozada y Arends, 1998; Amaral *et al.* 1998; Padilla, 2003; Lozada *et al.* 2006; Hawthorne *et al.* 2011; Banning *et al.* 2011; Miah *et al.* 2014; Corriá *et al.* 2015).

En este sentido, una alteración en los componentes ecosistémicos puede traducirse en cambios de la dinámica microbiana del suelo, particularmente en la comunidad bacteriana, la cual juega un papel importante en el crecimiento y desarrollo de las plantas, además de influir en la descomposición de la materia orgánica, que, a través de una serie de procesos físicos, químicos y biológicos, reducen los carbohidratos complejos (lignina, celulosa, almidón, sacarosa, entre otros), a componentes químicos elementales, necesarios para el desarrollo y supervivencia de otros organismos del suelo (Aerts, 1997; Álvarez, 2010; Miah *et al.* 2014). La rápida respuesta que presentan las comunidades bacterianas ante los procesos

de perturbación, resulta importante en la caracterización de bioindicadores del funcionamiento de estos ecosistemas, especialmente aquellos microorganismos resilientes que mantienen la capacidad de recuperarse tras eventos de perturbación (Gunderson, 2000; Thompson, 2011; Banning *et al.* 2011; Malaver *et al.* 2014).

Cabe destacar que la estructura de la comunidad puede ser medida y descrita en términos de composición de especies (diversidad), las cuales cumplen funciones especializadas dentro del ecosistema (Atlas y Bartha, 2002).

Así, el análisis funcional es una herramienta que permite inferir sobre el estado de los ecosistemas que incluye todos aquellos procesos relacionados con la descomposición de la materia orgánica, ciclaje de nutrientes y su relación con los procesos sucesionales (Zak *et al.* 1994; Zamora *et al.* 2012; Malaver *et al.* 2014).

En la RFI se han realizado numerosos estudios, enfocados principalmente en los procesos sucesionales de las comunidades vegetales, pero pocos son los trabajos que correlacionan la sucesión vegetal con la microbiota del suelo posterior a una perturbación en un bosque húmedo tropical.

Este estudio se realizó en el marco del proyecto GCP/Ven/ 011/GFF (2016): “Ordenación Forestal Sustentable y Conservación de Bosques en la Perspectiva Ecosocial”, en el que se procedió a evaluar el efecto de la perturbación producida por el transporte de rolas sobre las comunidades bacterianas del suelo a través de una

caracterización funcional, considerando diversos sustratos carbonados y otros componentes asociados a la descomposición de la materia orgánica.

Materiales y Métodos

Área de estudio

La RFI se caracteriza por estar bajo la influencia de la zona de convergencia intertropical con un patrón de precipitación que va desde 1.000 mm hasta 3000 mm. La temperatura media anual oscila entre 25 y 27 °C siendo la media anual de 26 °C en altitudes menores a los 300 m.s.n.m. y la evapotranspiración se encuentra oscilando en un rango de 1.250 mm a 1.400 mm (MARN-UCV, 2003).

Generalmente, los suelos de la RFI se caracterizan por ser ácidos (pH: 3- 4,5) (Lozada *et al.* 2011), profundos de baja fertilidad, muy lixiviados, de muy baja capacidad de intercambio catiónico y pobres en macronutrientes como fósforo, sodio, potasio, calcio y magnesio. Las muestras de suelos analizadas provienen de dos localidades ubicadas en la unidad V de la RFI en la zona central de Santa María III (Figura 2), representado por un conjunto de características que lo definen como un Bosque Húmedo Tropical, según el sistema de Holdridge (Ewel *et al.* 1976) en el que se encuentra un predominio de la familia Fabaceae. (MARN- UCV, 2003).

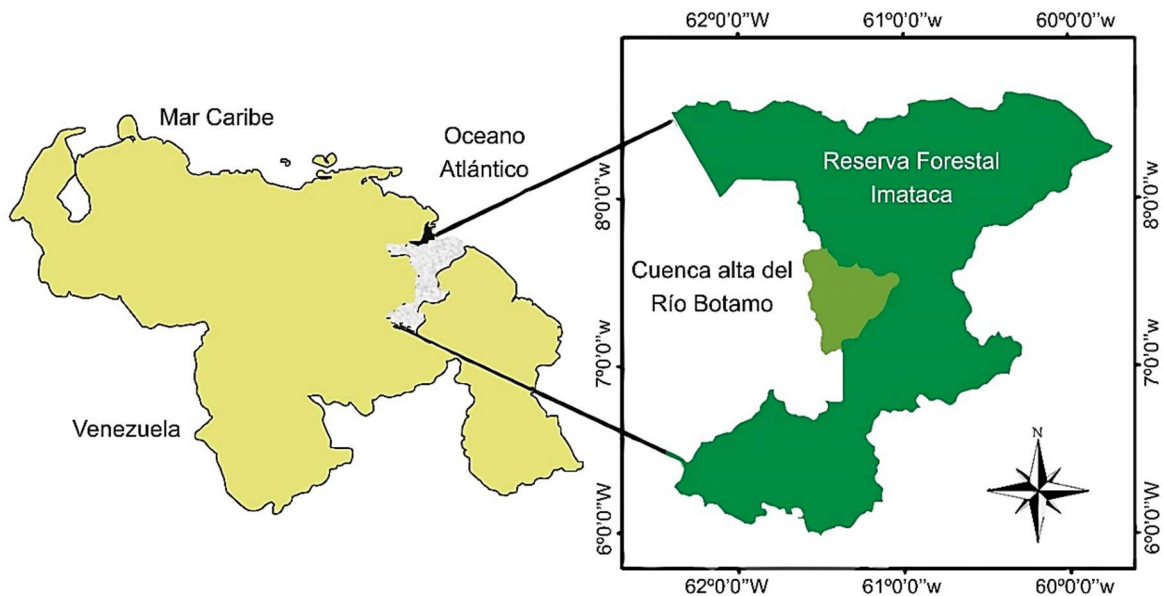


Figura 2. Ubicación de la Reserva Forestal Imataca en la República Bolivariana de Venezuela (extraído de Delgado, 2018).

En este trabajo se realizó un estudio exploratorio en que se caracterizó funcionalmente la comunidad bacteriana edáfica perteneciente a una vía secundaria de transporte de rolas como parte de la planificación del manejo forestal llevado a cabo en la RFI, cuya ubicación UTM se describe como E693906 N839394. Adicional a ello, se tomó como referencia un bosque con 34 años de sucesión intervenido por aprovechamiento forestal, ubicado según las coordenadas (UTM) E702066 N827448.

Cabe mencionar que la vía secundaria presentó colonización de plantas herbáceas luego de 6 meses de intervención forestal, mientras que la composición florística del bosque de referencia, se encontró representada por una estructura comunitaria compleja, dominada por especies de alto

porte y valor económico tales como Fabáceas, Euforbiáceas, Lecitidáceas, Meliáceas, Arecáceas, Sapotáceas, Vochysiáceas, Burseráceas, Bignoniáceas, Poligonáceas, Anacardiáceas y Oleáceas (Serrano J. (2018), datos no publicados).

Muestreo.

Se realizó un muestreo aleatorio simple en el mes de marzo del año 2018 (al finalizar la época lluviosa) de muestras de suelo tomadas en el ecotono entre la vía de transporte de rolas (VT) y el bosque adyacente a esta, así como de un bosque de referencia con 34 años de sucesión (BR). Se prepararon 5 muestras compuestas de suelo por localidad, las cuales corresponden a los primeros 10 cm de profundidad.

Caracterización funcional de la comunidad microbiana cultivable de vida libre. Determinación de la abundancia bacteriana.

Los microorganismos del suelo, en especial las bacterias fueron activadas en una solución salina peptonada y en agitación por 24 h a 37 °C, utilizando 25g de suelo en 50 ml de solución. Posteriormente se realizaron diluciones seriadas y se sembraron en placas de Agar nutritivo (AN) con una incubación a 37 °C (Madigan *et al.* 2015; Ochoa, 2021). Para determinar la abundancia bacteriana, se cuantificaron las unidades formadoras de colonias luego de 24h (Garassini, 1958; Miah *et al.* 2014).

Caracterización micromorfológica y funcional de los aislados bacterianos. Aleatoriamente se seleccionaron 100 colonias bacterianas por localidad. Cada aislado se caracterizó morfológicamente a través de la tinción Gram y observación al microscopio óptico de la forma de la célula y composición de la pared celular (Gram, 1884; López-Jácome *et al.* 2013).

En cuanto a la caracterización funcional, se realizó un análisis del potencial bioquímico de cada aislado, asociado a la asimilación de diversos compuestos orgánicos presentes en la materia orgánica (Zamora *et al.* 2012; Malaver *et al.* 2014; Zamora y Malaver, 2019). Para ello, se utilizaron 10 pruebas bioquímicas de medios suplementados con:

- Carbohidratos complejos: celulosa, lignina, quitina (Parkinson *et al.* 1971), pectina, almidón (MacFaddin, 2004).
- Carbohidratos simples: lactosa, sacarosa y glucosa (TSI: Triple Sugar Iron) (MacFaddin, 2004).

- Otros sustratos orgánicos: lípidos (Tween 80) (Chakrabarty *et al.* 1970), proteínas (gelatina) y urea (MacFaddin, 2004).

- Sustratos inorgánicos: fosfato de calcio (YED-P: yeast extract dextrose phosphate) (Peix *et al.* 2001).

Análisis estadístico.

Las frecuencias relativas correspondientes al uso de sustrato, se obtuvieron mediante la división del número de cepas que utilizan el sustrato entre el número total de cepas. Además, se empleó una prueba no paramétrica Kruskal Wallis, a fin de determinar la significancia de las diferencias entre las abundancias de las comunidades bacterianas correspondientes a cada localidad.

Se utilizó un análisis de agrupamiento simple o Cluster para visualizar semejanzas en cuanto a la asimilación de los diversos sustratos con el fin de crear grupos de acuerdo a su similitud funcional (GF) (Malaver *et al.* 2014; Zamora *et al.* 2012; Zamora y Malaver, 2019).

Es de destacar que los grupos funcionales se extrajeron de un dendrograma con distancia Euclidea 1.0 (Legendre y Legendre, 1998). A través de la distancia, que indica diferencia o semejanza de funciones, se logra discriminar cepas que ejercen una función, llamados grupos funcionales (GF) y el conjunto representado por dos o más cepas con semejanzas funcionales como grupos de identidad funcional (GIF) (Zamora *et al.* 2012).

El DMA o distancia máxima de agrupamiento, es un criterio clave en cuanto a la comparación de la diversidad de diferentes localidades, así como el índice de diversidad funcional o IDF que no es más que el cociente entre GF y el total de cepas involucradas, el cual se encuentra acotado entre 0 y 1, donde 1 representa el valor máximo de diversidad (Ramos, 1996; Zamora *et al.* 2012).

Otra herramienta multivariada es el análisis de componentes principales (ACP), utilizado para reducir la dimensionalidad de un conjunto de variables y hallar patrones de una serie de datos relacionados (Ávila, 2015). De esta manera a través del ACP, se buscó representar la relación entre las muestras de estudio de cada localidad con la actividad fisiológica de las comunidades bacterianas tomando en cuenta la varianza-covarianza de los datos (Paula *et al.* 2014; Malaver *et al.* 2014). Por último, todos estos análisis fueron ejecutados mediante el uso del software estadístico PAST versión 3.1.7 y R versión 4.0.2.

Resultados y discusiones

Los resultados asociados a la abundancia bacteriana en estas dos localidades no mostraron diferencias significativas entre sí (Tabla I), esto no concuerda con lo reportado por diversos estudios, que muestran una disminución marcada en la abundancia de microorganismos en suelos afectados por deforestación, con respecto a bosques no perturbados (Miah *et al.* 2014; Lammel *et al.* 2015; Chang *et al.* 2017; Cáceres *et al.* 2018; Chernov *et al.* 2021).

En este estudio, la localidad VT presentó una mayor proporción de bastones y cocos Gram positivos, mientras que la localidad BR se mostró más heterogénea en diversidad de morfotipos bacterianos (Figura 3).

Tabla I. Abundancia bacteriana asociada a: Vía de Transporte (VT) y Bosque de Referencia (BR). Se muestran los valores de Media y Error Estándar ($\bar{x} \pm ES$).

Localidad	Abundancia (UFC/100gss).
VT	$(1,08 \pm 0,53) \times 10^9$ a
BR	$(2,08 \pm 0,30) \times 10^8$ a

Estos resultados coinciden con los obtenidos por Ochoa (2021), en el que destaca la presencia de bacterias Gram positivas en suelos asociados a bosques de la RFI que han sido perturbados por el manejo forestal. Su predominancia podría deberse a que muestran una mayor resistencia, ya que las bacterias Gram positivas poseen una pared celular gruesa, compuesta por una mayor cantidad de peptidoglicano, además de la producción de endosporas, que le confiere al organismo capacidad de soportar condiciones de crecimiento desfavorables, tales como: temperaturas extremas, sequía y déficit de nutrientes (Madigan *et al.* 2015).

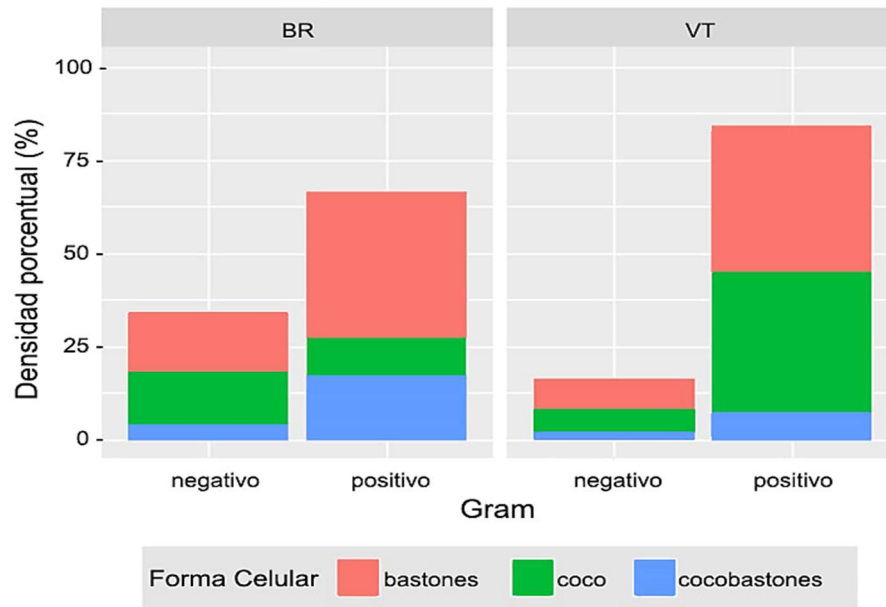


Figura 3. Proporción porcentual de los morfotipos bacterianos (Gram negativo y positivo) asociados a suelos de las localidades de estudio: VT (vía de transporte) y BR (Bosque de Referencia).

Estudios relacionados a bosques perturbados por deforestación señalan, la presencia principalmente de bacterias Gram positivas asociadas a géneros *Clostridium* sp. y *Bacillus* sp. (Banning *et al.* 2011; Chang *et al.* 2017), este último se conoce por su capacidad de solubilizar fosfato y asimilar una amplia diversidad de compuestos carbonados y lipídicos como fuentes de carbono (Kourtev *et al.* 2003; Ruiz *et al.* 2005; Torres, 2010; Corrales *et al.* 2014). Por lo que al hallarse una predominancia de bacterias Gram positivas en los suelos de este estudio, se podría inferir en la presencia de *Bacillus* sp., que es un microorganismo utilizado ampliamente como bioindicador en ecosistemas perturbados y en otros estudios que implican procesos de recuperación y reforestación (Bashan *et al.* 2005; Richardson y Simpson, 2011; Radhapriya *et al.* 2018).

El comportamiento funcional de la comunidad bacteriana del suelo, se detalló a través del ACP precisándose un 53,7% de información entre los dos primeros componentes, además de una separación espacial entre las localidades, donde la localidad VT ocupó el cuadrante II y III, mientras que la localidad BR ocupó el cuadrante I y IV, indicando disimilitud en el comportamiento funcional de la comunidad bacteriana de ambas localidades (Figura 4).

De esta manera, se detalla según la dirección y crecimiento positivo de los vectores asociados hacia las muestras de cada localidad que VT se encontró directamente relacionada con los sustratos pectina, celulosa, lignina, fosfatos y en menor magnitud con quitina, lípidos y proteínas. Mientras que los sustratos correspondientes a almidón, urea, y carbohidratos simples se relacionaron a la localidad BR.

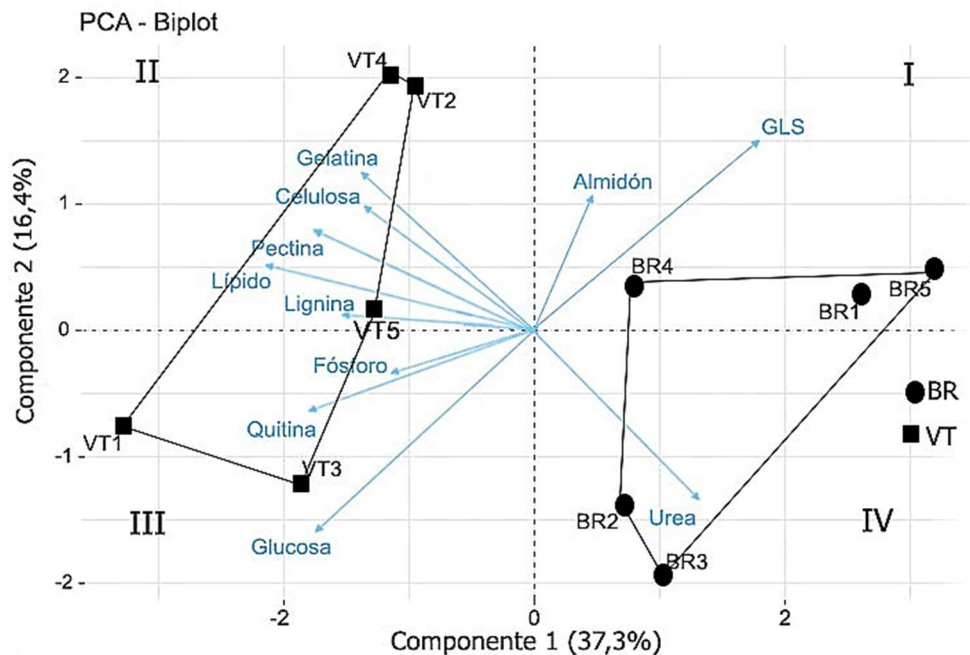


Figura 4. Análisis de componentes principales (ACP) asociado a perfiles fisiológicos de la comunidad bacteriana de los suelos de estudio. GLS: Glucosa-lactosa-sacarosa; BR: 1,2,3,4 y 5 (muestras del bosque de referencia); VT:1,2,3,4 y 5 (muestras de la vía de transporte).

Estas discrepancias probablemente se encuentran relacionadas con las características propias del suelo de cada localidad, tales como: composición florística, pH, contenido de materia orgánica, temperatura y humedad que podrían estar influyendo en el potencial metabólico de la comunidad bacteriana (Priha *et al.* 1999; Chang *et al.* 2017; Paula *et al.* 2014; Lladó *et al.* 2017; Ochoa, 2021).

En el análisis de agrupamiento (Tabla II), se observó una menor diversidad funcional bacteriana en VT con respecto a BR, reflejado por un menor Índice de Diversidad Funcional (IDF), Distancia Máxima de Agrupamiento (DMA) y Grupo de Identidad Funcional (GIF), como consecuencia de la agrupación de un mayor número de cepas funcionalmente equivalentes. Este resultado

difiere con lo obtenido por Ochoa (2021) sobre la caracterización funcional de microorganismos en un patio de rolas secundario en la misma área de estudio, en el que se halló una diversidad funcional heterogénea en el sitio bajo perturbación forestal con respecto al bosque sucesional, probablemente esta diferencia se deba a las características propias del manejo forestal practicadas en cada sitio que conforma la espina de pescado, es decir, el tipo, magnitud y frecuencia de la perturbación ejercida sobre el ecosistema.

Tabla II. Análisis de agrupamiento asociado a cada localidad de estudio: Vía de transporte (VT) y Bosque de Referencia (BR). GF: Grupo Funcional. GIF: Grupo De Identidad Funcional. IDF: Índice De Diversidad Funcional. DMA: Distancia Máxima De Agrupamiento.

	N° Cepas	DMA	GF	GIF	IDF
VT	100	1.8	36	12	0,36
BR	100	2.4	75	19	0,75
VT y BR	200	2.5	93	35	0,46

En el manejo forestal, los patios de rolas reciben el mayor grado de afectación debido a una mayor área de deforestación y pase de maquinaria pesada (que supera las 10 toneladas sin carga), seguido de las vías de transporte y por último los claros generados, que son sitios de aprovechamiento forestal. En consecuencia, se genera cambios en el microclima del suelo debido a un aumento en la temperatura, erosión y compactación, que influye en la humedad y estructura edáfica, degradación de materia orgánica, así como en la dinámica de las comunidades vegetales y microbianas asociadas (Lozada y Arends, 1998; Najafi *et al.* 2009; Corriá *et al.* 2015; Tiwari *et al.* 2019).

Un ejemplo de ello, es una mayor exposición de la materia orgánica lábil producto de la remoción de la capa superficial del suelo, que favorece un aumento de la diversidad funcional de los microorganismos, especialmente los que se desarrollan en ambientes competitivos y

oligotróficos (Jastrow *et al.* 2007; Chapin III *et al.* 2011; Burns *et al.* 2013; Liu *et al.* 2019). Hay que destacar que los procesos de regeneración natural de estos bosques también van a depender de la vegetación remanente y a la cercanía de fuentes de propágulos o bosques no intervenidos. Así, la localidad VT se encontraba asociada al ecotono entre la vía de transporte y el bosque, por lo que mostraba un predominio de plantas herbáceas y pioneras arbóreas de bajo porte, típicas de una sucesión temprana, en consecuencia, se podría estar ejerciendo una presión selectiva sobre los microorganismos del suelo que se encuentran activos en la degradación de la materia orgánica (Miah *et al.* 2014; Chang *et al.* 2017).

La descomposición de la materia orgánica puede estar mediado por consorcios de microorganismos a través del sinergismo de funciones (Campbell *et al.* 1997; Burns *et al.* 2003; Malaver *et al.* 2014; Khan *et al.*

2019; Liu *et al.* 2021) o redes de establecimiento (Fraterrigo *et al.* 2006), donde intervienen diferentes grupos bacterianos que realizan la misma función en el ecosistema. Estos aspectos pudieran relacionarse con la redundancia funcional hallada en el presente estudio, visualizado en el análisis de agrupamiento global a través de un aumento en los GIF que asocian cepas funcionalmente equivalentes de ambas localidades (Tabla II).

Esta redundancia funcional indica que aún bajo los procesos de perturbación, la comunidad bacteriana se encuentra ejerciendo su papel en el ciclaje de nutrientes mediante la degradación de diversos sustratos que componen la materia orgánica, lo cual es clave para la continuidad de los procesos ecológicos, especialmente cuando disminuye la riqueza de especies producto de la perturbación del bosque (Zamora y Malaver, 2019). Además de ser importante para la identificación de microorganismos resilientes o con capacidad de recuperarse luego de una perturbación que podrían ser útiles en los proyectos de restauración de estos bosques (Gunderson, 2000; Chaer *et al.* 2009; Thompson, 2011).

Conclusiones

Las actividades de deforestación y el uso de maquinaria pesada para el transporte de las rolas, genera alteraciones en los componentes edáficos, así como en la vegetación y en consecuencia la dinámica de la comunidad bacteriana de suelo se ve afectada. En este sentido, las variaciones en

la diversidad micromorfológica y funcional bacteriana de las localidades de estudio, pudieran relacionarse con los procesos de deforestación del bosque en la localidad de VT. Sin embargo, la redundancia funcional presentada por la comunidad bacteriana en ambas localidades VT y BR, estaría indicando que aún bajo condiciones de perturbación, los microorganismos asociados se encuentran activos en la degradación de materia orgánica, pudiendo garantizar la continuidad de los procesos esenciales para el funcionamiento del bosque y además de servir como indicadores biológicos de la capacidad de regeneración del sistema, lo cual resulta importante en la consecución de estrategias de restauración y conservación de los boques de la RFI.

Agradecimientos

Este trabajo forma parte del proyecto GCP/Ven/ 011/GFF: “Ordenación Forestal Sustentable y Conservación de Bosques en la Perspectiva Ecosocial”, con apoyo de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y Alimentación (FAO) y el Fondo para el Medio Ambiente Mundial (GEF). A las comunidades Kariñas.

Referencias

Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*. 79: 439-449.

Álvarez, J. 2010. Descomposición y ciclo de nutrientes, en ecosistemas terrestres de México. *Act Zool Mex.* (n.s) 1:11-27.

- Amaral, P., Veríssimo, A., Paulo, Barreto P., Vidal, E. 1998. Bosque para siempre. Manual para la producción de madera en la Amazonía. Traducido por Marcia Imamoto. World Wild Fund. Primera edición. Cali Colombia.
- An, S., Zheng, F., Zhang, F., Van Pelt, S., Hamer, U., Makeschin, F. 2008. Soil quality degradation processes along a deforestation chronosequence in the Ziwuling area, China. *Catena*. 75(3): 248-256.
- Atlas, R. y Bartha, R. 2002. Ecología microbiana y microbiología ambiental. Pearson Educación. Cuarta edición. Madrid, España.
- Ávila, H., Garcia, S. 2015. Análisis de Componentes Principales, como herramienta para interrelaciones entre variables fisicoquímicas y biológicas en un ecosistema léntico de Guerrero. *Rev Iberoameric Cien*. 2(3): 43-53.
- Banning, N., Gleeson, D., Grigg, A., Grant, C., Andersen, G., Brodie, E., Murphy, D. 2011. Soil Microbial Community Successional Patterns during Forest Ecosystem Restoration. *Appl Environ Microbiol*. 77: 6158–6164.
- Burns, R., De Forest, J., Marxsen, J., Sinsabaugh, R., Stromberger, M., Wallenstein, M., Weintraub, M., Zoppini, A. 2013. Soil enzymes in a changing environment: current knowledge and future directions. *Soil Biol. Biochem*. 58: 216-234.
- Cáceres, A., Malaver, N., Hernández, I., Márquez, M., Cáceres, K. 2018. Proyecto GCP/ven/011/GEF. Informe Técnico “Ordenación Forestal Sustentable y Conservación de Bosques en la Perspectiva Ecosocial”.
- Campbell, C., Grayston, S., Hirst, D. 1997. Use of rhizosphere carbon sources in sole carbon source tests to discriminate soil microbial communities. *J. Microbiol. Methods* 30:33–41.
- Chaer, G., Fernandes, M., Myrold, D., Bottomley, P. 2009. Comparative resistance and resilience of soil microbial communities and enzyme activities in adjacent native forest and agricultural soils. *Microb Ecol*, 58(2): 414-424.
- Chakrabarty, A., Sati, A., Pramanik, M. 1970. The Hydrolysis of Tween 80 by Vibrios and Aeromonads. *J. App. Bacteria*. 1. 33: 397-402.
- Chang, E., Tian, G., Chiu, C. 2017. Soil Microbial Communities in Natural and Managed Cloud Montane Forests. *Forests* 8: 33.
- Chapin III, F., Matson, P., Vitousek, P. 2011. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer Science & Business Media.
- Chernov, T., Zhelezova, A., Tkhakakhova, A., Ksenofontova, N., Zverev, A., Tiunov, A. 2021. Soil microbiome, organic matter content, and microbial abundance in forest and forest-derived land cover in Cat Tien National Park (Vietnam). *App. Soil Ecol.*, 165: 103957.

- Chheng, K., Mizoue, N., Khorn, S., Kao, D., Sasaki, N. 2015. Tree-based approach to evaluate size dependence of residual tree damage caused by selective logging: Case study in tropical semi-evergreen forests of Cambodia. *For. Ecol. Manag.* 356: 285-292.
- Corrales, L. Arévalo, Z., Moreno, V. 2014. Solubilización de fosfatos: una función microbiana importante en el desarrollo vegetal. *Nova.* 12:21.
- Corriá, R., Camarero, J., Toledo, M. 2015. Environmental heterogeneity and dispersal processes influence post-logging seedling establishment in a Chiquitano dry tropical forest. *Forest Ecol Manag.* 349: 122-133.
- Da Silva, P., Gomide, L., Figueiredo, E., De Carvalho, L., Ferraz-Filho, A. 2018. Optimal selective logging regime and log landing location models: a case study in the Amazon Forest. *Acta Amazon.* 48(1): 18-27.
- Delgado, L., Matteucci, S., Acevedo, M., Valeri, C., Blanca, R., Márquez, J. 2018. Causas directas que inducen el cambio de uso del suelo y de la cobertura boscosa, a escala de paisaje, en el sur de Venezuela. *Interciencia.* 42(3): 148-156.
- ENAFOR. 2012. Diagnóstico de los aspectos socioculturales de las comunidades Indígenas de la Unidad N-V. Informe Técnico, Empresa Nacional Forestal. Caracas. Venezuela.
- Ewel, J., Madriz, A., Tosi, J. 1976. Zonas de vida de Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría, Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Caracas. Venezuela.
- Fraterrigo, J., Balsler, T., Turner, M. 2006. Microbial community variation and its relationship with nitrogen mineralization in historically altered forests. *Ecology.* 87(3): 570-579.
- Garassini, L. 1958. Microbiología. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- GCP/VEN/011/GFF. 2016. Proyecto: Ordenación Forestal Sustentable y Conservación de Bosques en la Perspectiva Ecosocial. Venezuela.
- Gram, C. 1884. The differential staining of Schizomycetes in tissue sections and dried preparations. *Fortschr Med.* 2:185-189.
- Gunderson, L. 2000. Ecological resilience—in theory and application. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 31(1): 425-439.
- Hawthorne, W., Marshall, C., Abu J., Agyeman, V. 2011. The impact of logging damage on tropical rainforests, their recovery, and regeneration an annotated bibliography. DFID, ITTO. 140pp.
- Henderson, J. 1990. Damage controlled logging in managed tropical rain forest in Suriname. Tesis doctoral. Wageningen Agricultural University. Paramaribo, Surinam.
- Hernández, L., Ochoa, J., Dezzo, N., Herrera, R. 1997. Consideraciones sobre el plan de ordenamiento y reglamento de uso de la Reserva Forestal Imataca. Informe

- para la Comisión del Ambiente, Cámara de Diputados del Congreso de Venezuela. Caracas. 47 pp.
- Jackson, S., Fredericksen, T., Malcolm, J. 2002. Area disturbed and residual stand damage following logging in a Bolivian tropical forest. *For. Ecol. Manag.* 166: 271-283.
- Jastrow, J., Amonette, J., Bailey, V., 2007. Mechanisms controlling soil carbon turnover and their potential application for enhancing carbon sequestration. *Clim Change* 80: 5-23.
- Kammesheidt, L., Torres, A., Franco, W. 1999. Impacto de la explotación selectiva sobre la diversidad de especies arbóreas en un bosque de los Llanos Occidentales de Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* 43(1): 59-67.
- Khan, M., Bohannan, B., Nüsslein, K., Tiedje, J., Tringe, S., Parlade, E., Barberán, A., Rodrigues, J. 2019. Deforestation Impacts Network Co-occurrence Patterns of Microbial Communities in Amazon Soils. *FEMS Microbiol Ecol.* 95(2): 1- 12.
- Kourtev, P., Ehrenfeld, J., Häggblom, M. 2003. Experimental analysis of the effect of exotic and native plant species on the structure and function of soil microbial communities. *Soil Biol. Biochem.* 35(7): 895-905.
- Lladó, S., López-Mondéjar, R., Baldrian, P. 2017. Forest Soil Bacteria: Diversity, Involvement in Ecosystem Processes, and Response to Global Change. *Microb Mol Biol Reviews.* 81: 1-27.
- Lammel, D., Feigl, B., Cerri, C., Nüsslein, K. 2015. Specific microbial gene abundances and soil parameters contribute to C, N, and greenhouse gas process rates after a land change in Southern Amazonian Soils. *Front Microbiol.* 6:1057.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. Numerical ecology: developments in environment a modelling. *Dev Environ Model.* 20 pp.
- Liu, Y., Wang, S., Wang, Z., Zhang, Z., Qin, H., Wei, Z., Feng, K., Shuzhen, L., Wu, Y., Yin, H., Li, H., Deng, Y. 2019. Soil microbiome mediated nutrients decline during forest degradation process. *Soil. Ecol Lett.* 1(1): 59–71.
- Liu, Y., Zhang, G., Luo, X., Hou, E., Zheng, M., Zhang, L., He X., Shena W., Wen, D. 2021. Mycorrhizal fungi and phosphatase involvement in rhizosphere phosphorus transformations improve plant nutrition during subtropical forest succession. *Soil Biol. Biochem.* 153: 108099.
- Lozada, J. y Arends, E. 1998. Impactos ambientales del aprovechamiento forestal en Venezuela. *Interciencia:* 23(2): 74-83.
- Lozada, J., Guevara, J., Hernández, C., Soriano, P., Costa, M. 2011. Los bosques de la zona central de la Reserva Forestal Imataca, Bolívar, Venezuela. *BioLlania edición Esp.*10: 47-62.

- Lozada, J, Guevara, J, Soriano, P, Costa, M. 2006. Estructura y composición florística de comunidades secundarias en patios de rolas abandonados, estación experimental Caparo, Barinas, Venezuela. *Interciencia*. 31(11): 828-835.
- Madigan, M., Martinko, J., Dunlap, P., Clark, D. 2015. *Brock Biología de los microorganismos*. Décima cuarta edición. Pearson Education. Reino Unido.
- Malaver, N., Rodríguez, M., Montero, R., Aguilar, V., Salas, M. 2014. Cambios espaciales y temporales en las características fisicoquímicas y microbiológicas del agua de la laguna de Tacarigua, estado miranda, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 34(1):117-151.
- MARN-UCV. 2003. Bases Técnicas para el Ordenamiento Territorial de la Reserva Forestal Imataca. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales. UCV. Caracas. Venezuela.
- MARN-ULA. 2000. Levantamiento de la información básica existente sobre la flora de la Reserva Forestal de Imataca. Ministerios del Ambiente y de los Recursos Naturales, Comisión Interna para la Evaluación de la Reserva Forestal Imataca. ULA (UGORGA). Mérida. Venezuela. Mimeografiado.
- MacFaddin, J. 2004. Pruebas bioquímicas para la identificación de bacterias de importancia clínica. 3ª Edición. Ediciones Panamericana. Buenos Aires, Argentina.
- McGuire, K., D'Angelo, H., Brearley, F., Gedallovich, S., Babar, N., Yang, N., Gillikin., C., Gradoville, R., Bateman C., Turner B., Mansor P., Leff J., Fierer N. 2015. Responses of Soil Fungi to Logging and Oil Palm Agriculture in Southeast Asia. *Microb Ecol.* 69(4): 733–747.
- Miah, S., Habiba, U., Haque, S.M., Shumi, W., Abdu, A., Shukor, N.A., Hossain, A. 2014. Effects of deforestation on physicochemical properties and microbial population of soils in a South-East Asian tropical forest. *JFAE*. 12:986-991.
- Najafi, A., Solgi, A., Sadeghi, S. 2009. Soil disturbance following fourwheelrubber skidder logging on the steep trail in the north mountainous forest of Iran. *Soil and Tillage Research*, 103(1): 165-169.
- Ochoa, K. 2021. Estructura funcional de la comunidad microbiana y micotrofia de un patio de rolas secundario y un bosque de referencia en la Reserva Forestal Imataca. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela.
- Padilla, A. 2003. Desarrollo sostenible de la Reserva Forestal de Imataca ¿Utopía o realidad? *Rev. for. latinoam* 33: 53-60.
- Parkinson, D., Gray, T., Williams, S. 1971. *Methods for Studying the Ecology of Soil Micro-organisms*. IBP Handbook No 19. Internation.
- Paula, F., Rodrigues, J., Zhou, J., Wu, L., Mueller, R., Mirza, B., Bohannan., B. Nusslein,K., Deng, Y., Tiedje, J., Pellizari, V. 2014. Land use change alters functional

- gene diversity, composition, and abundance in Amazon Forest soil microbial communities. *Mol. Ecol.* 23(12): 2988–2999.
- Peix, A., Rivas, B., Mateos, P., Rodríguez, C., Martínez E., Velásquez, H. 2001. Growth promotion of chickpea and barley by a phosphate solubilizing strain of *Mesorhizobium* Mediterranean under growth chamber conditions. *Soil Biol. Biochem.* 33: 103-110.
- Radhapriya, P., Ramachandran, A., Palani, P. 2018. Indigenous plant growth-promoting bacteria enhance plant growth, biomass, and nutrient uptake in degraded forest plants. *3 Biotech*, 8(3): 1-10.
- 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. 25 pp.
- Richardson, A. y Simpson, R. 2011. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. *Plant Physiol.* 156(3): 989-996.
- Ruiz, C., Pastor, F., Diaz, P. 2005. Isolation of lipid-and polysaccharide-degrading micro-organisms from subtropical forest soil, and analysis of lipolytic strain *Bacillus* sp. CR-179. *Lett Appl. Microbiol.* 40(3): 218-227.
- Thompson., I. 2011. Biodiversidad, umbrales ecosistémicos, resiliencia y degradación forestal. *Unasyuva*, 238(62): 25-30.
- Tiwari, S., Singh, C., Boudh, S., Rai, P., Gupta, V., Singh, J. 2019. Land use change: A critical ecological disturbance declines soil microbial biomass in dry tropical uplands. *J. Env. Manag.* 242, 1–10.
- Vilanova, E., Ramírez, H., Torres, A. 2010. El almacenamiento de carbono en la biomasa aérea como indicador del impacto del aprovechamiento de maderas en la Reserva Forestal Imataca, Venezuela. *Interciencia*, 35(9): 659-665.
- Zak, J., Willing, M., D. Moorhead D., Wildman., H. 1994. Functional diversity of microbial communities: A quantitative approach. *Soil Biol. Biochem.* 26:1101-1108.
- Zamora, A. y Malaver, N. 2019. Dinámica de comunidades microbianas heterotróficas en la planicie de inundación del río Mapire, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 39(1):49-71.
- Zamora, A., Malaver, N., Ramos, J. 2012. Análisis funcional de microorganismos: un estimador de diversidad y estructura comunitaria. *Acta Biol. Venez.* 32(1):57-86.