Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, 47 (1): 17-24 (2008); 2 Tabs.

DIVERSIDAD Y DENSIDAD DE BACTERIAS SULFATO-REDUCTORAS EN SEDIMENTOS DE UN SECTOR MARINO COSTERO DEL ESTADO SUCRE, VENEZUELA.

YELITZE DEL VALLE GARCÍA R.[1], PEDRO J. LÓPEZ G.[2], YUDÍ FIGUEROA[1] & JOSÉ LUÍS FUENTES Z.[2]

[1]*Escuela de Ciencias, Departamento de Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.*

[2]*Centro Regional de Investigaciones Ambientales (CRIA), Universidad de Oriente, Isla de Margarita, Venezuela.*
plopez@ne.udo.edu.ve

RESUMEN: La reducción microbiana de sulfatos es desarrollada por microorganismos reductores de sulfatos y es un proceso vital en ambientes marinos y estuarinos, pues explica hasta un 50% de la tasa de la degradación de la materia orgánica en condiciones anaeróbicas. Dada la importancia de este grupo microbiano, se consideró necesario el desarrollo de la presente investigación con el fin de analizar la diversidad y densidad de especies y la posible influencia de algunas variables fisicoquímicas sobre sus números. Se tomaron muestras de sedimentos en seis estaciones, se midieron *in situ* la temperatura, el pH y la salinidad. Se cuantificaron las bacterias sulfato-reductoras en medio Postgate. Las especies identificadas en casi todas las estaciones fueron: *Desulfovibrio vulgaris*, *D. carbinolicus*, *Desulforomonas acetoxidans* y *Desulfobulbus elongatus: Desulfobacter curvatus* y *Desulfococcus multivorans* se encontraron con menos frecuencia y *Desulfovibrio africanus* sólo se halló en una de las estaciónes. La dinámica poblacional de estas bacterias pudo estar influenciada por fenómenos de surgencia, la textura del sedimento y principalmente por el aporte de materia orgánica debido a la descarga de aguas residuales. Los recuentos de bacterias sulfato-reductoras variaron estadísticamente muy significativamente entre estaciones ($P<0,01$) y significativamente entre meses ($P<0,05$). Sólo en una estación se halló correlación positiva significativa ($P < 0,05$) del pH con la densidad de bacterias sulfato-reductoras.

Palabras clave: Sulfuro de hidrógeno, reducción de sulfatos, *Desulfovibrio,* bacterias anaeróbicas, anoxia.

ABSTRACT: Microbial depletion of sulfates by sulfate-reducing bacteria is an important process in marine and estuarine environments as it accounts for up to 50% of the degradation rate of organic matter in anaerobic conditions. This paper analyzes the diversity and density of the species involved in this process and the possible influence of some physicochemical variables on its outcome. Sediment samples were taken in six sampling stations, and pH, temperature, and salinity were measured *in situ*. Bacteria were counted using Postgate medium. The species identified in almost all stations were *Desulfovibrio vulgaris*, *Desulfovibrio carbinolicus*, *Desulforomonas acetoxidans*, and *Desulfobulbus elongates*. *Desulfobacter curvatus*, and *Desulfococcus multivorans* were found less frequently, and *Desulfovibrio africanus* was only found in one station. The population dynamics of these bacteria might be influenced by upwelling, sediment texture and, most importantly, wastewater effluents. Their numbers varied significantly among stations ($P<0.01$) and within months ($P<0.05$), and a significant positive correlation of the pH with bacterial density was found only in one station ($P<0.05$).

Key words: Hydrogen sulfide, sulfate reduction, *Desulfovibrio*, anaerobic bacteria, anoxia.

INTRODUCCIÓN

En años recientes ha ocurrido y se ha acentuado un tremendo cambio en las apreciaciones sobre la ecología y fisiología de los microorganismos sulfato-reductores. En un principio, se pensó que tenían un limitado rango de sustratos; sin embargo, se han hallado en los más y variados hábitats, tales como: subsuelo oceánico profundo (WELLSBURY *et al.* 2002), alfombras cianobacterianas (TESKE *et al.* 1998), sistemas aeróbicos de tratamiento de aguas residuales (OKABE *et al.* 1999), suelos (CASTRO *et al.* 2002), tracto gastrointestinal de animales (DEPLANCKE *et al.* 2000), heces de animales (FITE *et al.* 2004), cavidad oral de humanos (ROBICHAUX *et al.* 2003), fiordos (TESKE *et al.* 1996), instalaciones de campos y reservorios petroleros (TARDY-JACQUENOD *et al*. 1998), sistemas acuáticos

industriales (UUTELA *et al.* 2003), agua y sedimentos en campos de cultivo de arroz (OUATTARA & JACQ 1992), fumarolas negras y sedimentos de ambientes hidrotermales (SIEVERT *et al.* 1999) y tejido sano de plantas (HINES *et al*. 1999). Se han caracterizado especies con capacidad de degradar hidrocarburos (HARMS *et al.* 1999) e incluso explosivos (ESTEVE-NÚÑEZ *et al.* 2001).

Las bacterias sulfato-reductoras (BSR) cumplen importantes papeles en los ciclos biogeoquímicos del azufre, del carbono y de otros elementos como por ejemplo el del mercurio. En ambientes anaeróbicos marinos y estuarinos, se ha demostrado que oxidan hasta un 50% de la materia orgánica (JØRGENSEN 1974). Las bacterias sulfato-reductoras son las principales responsables de la metilación del mercurio en sedimentos marinos y estuarinos, cumpliendo por lo tanto un papel relevante en el desarrollo de estrategias de saneamiento de ambientes contaminados (KING *et al.* 2000).

La formación de sulfuro de hidrógeno (H_2S) en el metabolismo de los microorganismos reductores de sulfato, se traduce en una serie de problemas en diversas industrias y actividades. En primer lugar, el ennegrecimiento de las aguas y los sedimentos disminuye el valor escénico de los ambientes y por lo tanto su explotación con fines comerciales como el turístico. En instalaciones de reservorios petroleros y de gas, el sulfuro de hidrógeno ocasiona corrosión de los equipos, obstrucción de válvulas y tuberías, disminuyendo el valor de los productos (ECKFORD & FEDORAK 2002). Las bacterias sulfato-reductoras son las principales implicadas, pero no las únicas, en la corrosión de metales y aleaciones (BRYANT *et al.* 1991; Rao *et al*. 2005). Especies de *Desulfovibrio* y otros microorganismos reductores de sulfato son conocidos como contaminantes de sistemas de combustible de aviación (RAUCH *et al*. 2006).

El golfo de Cariaco (Venezuela), fue estudiado por Fernández (1978), quien evaluó las comunidades bacterianas, señalando que a partir de los 40 metros de profundidad, fue mayor la tasa de reducción de sulfatos; OKUDA (1985), evaluó estequiométricamente la descomposición de la materia orgánica refiriendo que el agotamiento del nitrito, nitrato y oxígeno, conllevó a un aumento en las concentraciones de azufre, amonio y fosfato a consecuencia de la actividad de reducción de sulfatos; IABICHELLA (1993), realizó una evaluación de comunidades bacterianas e indicó una asociación de la presencia de bacterias sulfato-reductoras con la contaminación por materia orgánica en ambientes marinos.

El presente trabajo tiene como finalidad determinar la diversidad y densidad de BSR de sedimentos marinos y su relación con algunas variables físico-químicas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El sector marino costero donde se realizó el presente estudio, conocido como sector El Peñón-Caigüire, está localizado al este de la ciudad de Cumaná, costa sur del golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. Recibe un aporte fluvial estacional del aliviadero del río Manzanares, y descargas de aguas residuales de origen doméstico y de industrias enlatadoras de productos marinos durante todo el año.

La zona de estudio se dividió en seis estaciones enmarcadas en las coordenadas: 10º 27’ 50” Lat. N y 64º 05’ 21” Long. W (Estación 1) y 10º 28’ 27” Lat. N y 64º 08’ 39” Long. W (Estación 6).

Los muestreos se realizaron mensualmente, de 8:00 a 8:30 a. m., en el periodo comprendido entre noviembre 1999 - junio 2000. *In situ* se midieron el pH, la temperatura y la salinidad. Las muestras de sedimento se tomaron con un nucleador de PVC, de 5 cm de diámetro y 20 cm de longitud, éstas se colocaron en bolsas plásticas estériles, y se transportaron refrigeradas en hielo hasta el Laboratorio de Microbiología, Escuela de Ciencias, Universidad de Oriente, donde se realizaron inmediatamente los análisis respectivos.

Se usó el método de diluciones seriadas en agar (APHA 1998). Para ello, de las muestras de sedimento, se tomaron porciones de 20 g, las cuales se colocaron en matraces Erlenmeyer con 180 ml de solución salina al 1% de NaCl estéril, recién hervida y luego enfriada a temperatura ambiente, se sometió la suspensión de sedimento a agitación en un agitador magnético por un tiempo de 20 minutos. A partir de esta suspensión se prepararon diluciones decimales seriadas hasta 10^{-6}. De las diluciones se sembró por inclusión, en placas de agar Postgate modificado (PFENNING & TRÜPER 1981). La modificación del medio consistió en la eliminación del tioglicolato de sodio. Como donador de electrones se usó acetato de sodio a 0,5 mM (PFENNING & TRÜPER 1981). En la preparación del medio

se usó agua destilada y agua de mar filtrada y envejecida 75%. Las placas se incubaron en anaerobiosis, usando jarras y sobres anaeróbicos (BBL, Becton Dickinson and Co.) con atmósfera de H_2/CO_2 a 30 ºC por 30 días.

Se aislaron con aguja bacteriológica las colonias de color negro en el agar Postgate y se transfirieron a medio líquido (sin agar-agar). Al observarse el ennegrecimiento del medio, se prepararon diluciones decimales seriadas de 10^{-1} a 10^{-6} de cada colonia negra aislada y se sembraron diluciones en agar Postgate para reaislarlas. Se prepararon frotis para observar la morfología y reacción de Gram, según lo descrito en APHA (1998). Las cepas aisladas se mantuvieron en tubos de cultivo con el medio completo respectivo, adicionando parafina líquida estéril para asegurar la anaerobiosis. Las cepas se almacenaron en refrigeración y a temperatura ambiente.

Se empleó el medio basal de Postgate (Pfenning & Trüper 1981; Loka *et al.* 1991), preparado según el método de enumeración de las BSR. Al medio basal se le adicionó uno de los siguientes sustratos: lactato de sodio (0,75% v/v), acetato de sodio (0,2% p/v), propionato de sodio (0,07% p/v), benzoato de sodio (0,05% p/v), malato de sodio (etanol (1% v/v). Al medio que se le añadió acetato o benzoato se le agregó 1 ml de solución estéril de ditionito de sodio al 0,1%; todos los reactivos fueron de grado analítico (Sigma).

Las cepas se reactivaron en el mismo medio completo. La morfología y reacción de Gram, se hicieron según la metodología descrita por la APHA (1998). La forma de la célula y la presencia y tipo de flagelo, se determinó con imágenes provenientes de un microscopio electrónico de barrido (Hitachi HI600). Se usaron en la identificación las siguientes pruebas bioquímicas diferenciales: utilización de fuentes de carbono (acetato, lactato, benzoato, propionato, malato y etanol); utilización de donadores de electrones (lactato, etanol, acetato y piruvato), producción del pigmento desulfoviridina y el crecimiento a diferentes concentraciones de cloruro de sodio (0, 1, 2, 4 y 5% p/v).

Se aplicaron las tablas de clasificación de Postgate & Campbell (1966), Pfenning & Trüper (1981), Nanninga & Gottschal (1987), Loka *et al.* (1991) y las del Bergey's (Holt *et al.* 1994).

Las variaciones mensuales y entre estaciones de los números de bacterias sulfato-reductoras se determinaron mediante un análisis de varianza múltiple (Sokal & Rohlf 1995). Se realizó un análisis de correlación sencilla para verificar la existencia de correlación entre los recuentos de los grupos bacterianos y algunas de las variables físico-químicas (pH, salinidad y temperatura).

RESULTADOS

Se aislaron 240 cepas de bacterias sulfato-reductoras de sedimentos marinos costeros, éstas fueron identificadas como: *Desulfovibrio vulgaris*, *Desulfovibrio carbinolicus*, *Desulfovibrio africanus*, *Desulfovibrio piger*, *Desulfobulbus elongatus*, *Desulfococcus multivorans* y *Desulfobacter curvatus*. En la Tabla 1, se muestran los resultados de las pruebas bioquímicas y de la morfología celular usada para la identificación de las cepas bacterianas aisladas.

Las especies de bacterias sulfato-reductoras aisladas con mayor frecuencia fueron *Desulfovibrio vulgaris*, *Desulfovibrio carbinolicus, y Desulfobulbus elongatus*. Las menos frecuentes fueron *Desulfobacter curvatus*, *Desulfococcus multivorans y Desulfovibrio africanus* (ver Tabla 2).

El menor valor de los recuentos de BSR fue de 3 (NMP=1000/100 ml) en la Estación 1, mes de noviembre. El valor más alto fue de 5,26 (NMP= 181970/100 ml) en la Estación 1, mes de mayo. Los rangos de oscilación de los recuentos fueron de 3,0 a 5,26 para las estaciones 1, 3 y 7; de 4,15 en la Estación 2; de 3,6 a 4,6 en la Estación 3; de 3,6 a 4,18 en la Estación 4; de 3,9 a 4,23 en la Estación 5 y entre 3,9 a 4,28 en la Estación 6.

Los recuentos de BSR comparados mediante análisis de varianza múltiple, demostraron diferencias muy significativas entre estaciones ($Fs= 3,71$ y $P<0,01$), y diferencias significativas entre meses ($Fs= 2,77$ y $P<0,05$).

La prueba de Duncan evidenció que las estaciones formaron dos grupos, teniendo a las estaciones 5 y 6 con los valores más altos, y las estaciones restantes formando el otro grupo con recuentos más bajos. Mediante la misma prueba, se comprobó que los meses formaban también dos grupos. Febrero, mayo y abril presentaron valores más elevados, mientras que noviembre, diciembre, enero y marzo mostraron valores más bajos en los recuentos.

TABLA 1. Morfología celular y pruebas bioquímicas para diferenciación de las bacterias sulfato-reductoras aisladas en el presente estudio.

	ESPECIES DE BACTERIAS SULFATO-REDUCTORAS AISLAS						
Morfología y Pruebas Bioquímicas	*Desulfobacter curvatus*	*Desulfobulbus elongatus*	*Desulfococcus multivorans*	*Desulfovibrio piger*	*Desulfovibrio africanus*	*Desulfovibrio carbinolicus*	*Desulfovibrio vulgaris*
*Célula espiral o vibrioide	-	-	-	+	+	+	+
*Células esféricas	-	-	+	-	-	-	-
*Presencia y tipo de flagelo	+ Polar	+ Polar	+ Polar	-	+ Polar	-	+ Polar
Desulfoviridina	-	-	+	+	+	+	+
Uso de lactato	-	+	+	+	+	-	+
Uso de propionato	+	+	+	-	-	-	-
Uso de etanol	+	+	+	+	+	+	+
Uso de acetato	+	-	-	-	-	-	-
Uso del malato	NA	NA	NA	NA	+	NA	-

* Determinada y observada mediante microscopía electrónica de barrido.
NA: Prueba no aplicada a la cepa.

Los valores de pH para las 6 estaciones durante el período de muestreo oscilaron entre 6,8 a 7,7. Los valores más bajos correspondieron a los meses de mayo y junio en las estaciones 1, 3 y 6, con un rango de 6,8 a 6,9. En noviembre de 1999 y junio de 2000 se registraron los valores más altos de pH con una fluctuación de 7,4 a 7,7.

Los valores de salinidad oscilaron entre 27,0 y 39,0 unidades. Los valores más bajos fueron los correspondientes al mes de noviembre en las estaciones 1, 3 y 4; el rango de variación estuvo entre 27,0 y 29,5 g/l. El máximo valor de salinidad (39,0l) se detectó en la Estación 1 en los meses de marzo, abril y mayo.

El valor mínimo de la temperatura fue de 22,0 ºC (Estación 1, mes febrero) y la máxima de 33,0 ºC (Estación 5, mes de noviembre). De noviembre a diciembre, la temperatura fluctuó entre 27 a 33 ºC. Entre enero y febrero, la temperatura osciló entre los 22,2 y los 26 ºC para todas las 6 estaciones. En el mes de junio, varió entre 26,2 a 28,5 ºC para todas las estaciones.

En la Estación 6 se apreció correlación positiva significativa ($P < 0,05$) del pH con la densidad de bacterias sulfato-reductoras. En los demás casos no se observó la existencia de correlación entre la densidad de BSR y ninguna de las variables ambientales (temperatura, salinidad y pH) estudiadas.

DISCUSIÓN

La presencia, estudiada mediante métodos moleculares, de los géneros *Desulfobacter*, *Desulfobacterium*, *Desulfobulbus* y *Desulfovibrio* en sedimentos marinos de las costas de Japón fue señalada por PURDY *et al*. (2002). Este último resultado concuerda, en alto grado, con los hallados en el presente estudio en relación con la diversidad obtenida mediante métodos basados en el cultivo. De forma similar, MUBMANN *et al*. (2005), mediante fluorescencia de hibridización *in situ*, secuenciación del ARNr 16S y técnicas de cultivo, demostraron la ocurrencia de los géneros *Desulfobacterium*, *Desulfocapsa*, *Desulfofrigus* y *Desulfovibrio* en sedimentos del Mar de Wadden.

TABLA 2. Distribución de las bacterias sulfato-reductoras aisladas por estación.

	ESTACIÓN					
ESPECIE	1	2	3	4	5	6
Desulforomonas acetoxidans	+	+	+	+	-	+
Desulfobacter curvatus	+	+	-	-	-	-
Desulfovibrio vulgaris	+	+	+	+	+	-
Desulfovibrio carbinolicus	+	-	+	+	+	+
Desulfobulbus elongatus	+	+	-	+	-	+
Desulfococcus multivorans	-	-	+	-	-	+
Desulfovibrio africanus	-	-	-	-	-	+

En la Estación 4, las variaciones en los recuentos de BSR pudieron estar influenciadas por el aporte de materia orgánica debido a la descarga del aliviadero del río Manzanares y por descargas de aguas residuales no tratadas. La materia orgánica es degradada por los microorganismos, consumiendo el oxígeno disuelto y favoreciendo las condiciones anóxicas, lo que propicia la multiplicación de bacterias anaerobias, incluyendo sulfato-reductoras. Estas últimas oxidan ácidos orgánicos y simultáneamente reducen sulfatos a sulfuro de hidrógeno (GIBSON 1990). Las descargas de aguas residuales domésticas e industriales, provenientes de las comunidades cercanas y las industrias, sobre todo las enlatadoras de productos marinos, inciden de una forma similar. Un tercer posible factor para explicar los resultados obtenidos es la textura del sedimento. En las estaciones cuyo sedimento era fangoso se obtuvieron los recuentos más elevados de bacterias sulfato-reductoras, pues en este caso hay una mayor retención de materia orgánica y menor concentración de oxígeno e incluso de anoxia en el sedimento (JØRGENSEN 1974).

FERNÁNDEZ (1978) señaló que los números (NMP) de BSR en aguas del golfo de Cariaco variaron entre 5 x 10^3 y 3,6 x 10^4/100 ml. Recuentos de cero a 3,6 x 10^3 UFC/g, en sedimento seco, fueron señalados por HINES & BUCK (1982) en sedimentos marino-costeros de EEUU. HASTINGS & EMERSON (1998) señalaron la ocurrencia de la reducción de sulfatos a bajas concentraciones de oxígeno disuelto en la columna de agua de la fosa de Cariaco. IABICHELLA (1993), en un estudio de la zona costera del estado Sucre, indicó que los números de BSR oscilaron entre 10^4 y 1,1 x 10^5/100 ml, atribuyendo esta diferencia a la resuspensión del sedimento. TESKE *et al*. (1996), indicaron que en sedimentos de un fiordo los NMP de bacterias sulfato-reductoras variaron entre 10^3 a 10^4/ ml, atribuyendo este resultado a la formación de agregados celulares por las BSR, mediante métodos moleculares determinaron la presencia de los géneros *Desulfovibrio*, *Desulfobulbus* y *Desulfobacter*. KÜSEL *et al*. (1999), indicaron que los NMP de BSR en sedimentos marinos, colonizados por la hierba *Halodule wrigtii*, oscilaron entre 8,6 x 10^5 y 1,9 x 10^7/ 100 ml para las utilizadoras de lactato, y 4,9 x 10^6 a 1,1 x 10^8/100 ml para las utilizadoras de acetato, destacaron además que los sedimentos colonizados por la planta mostraron valores superiores en un orden de magnitud mayor que los no colonizados.

Los valores menores del pH en las estaciones 1, 3 y 6,

durante los meses de mayo y junio, probablemente estén relacionados con una elevación en el contenido de materia orgánica debido al aporte de descargas de aguas residuales y de escorrentías, tal y como lo refiere FERNÁNDEZ (1978); pero fue sólo en la Estación 6, donde se determinó la existencia de correlación positiva entre la densidad de BSR y el pH.

Las lluvias ocurridas durante el mes de noviembre, pueden explicar el valor observado de salinidad en las estaciones 1, 3 y 4, sobre todo en esta última, la cual está ubicada en las cercanías del canal de alivio del río Manzanares. Estos resultados concuerdan con los señalados por OKUDA (1975).

El descenso de la temperatura durante enero y febrero puede estar relacionada con la surgencia que se presenta en esta época del año en el golfo de Cariaco, mientras que el valor registrado en noviembre pudo deberse a una disminución de la intensidad de los vientos alisios, ocasionando una reducción de la mezcla vertical de las aguas (FIGUEROA 1991; 2000). No hubo correlación entre la temperatura y la densidad de bacterias sulfato-reductoras, concordando estos resultados con los obtenidos por IABICHELLA (1993).

En relación con la salinidad, los valores máximos (39,0) ocurrieron en las estaciones 1, 3 y 4, en las cuales se presentaron también las máximas densidades de bacterias sulfato-reductoras. El aumento de salinidad pudo deberse a una mayor tasa de evaporación ocasionada por la irradiación solar y la ausencia de lluvias en estos meses (marzo y abril). Al respecto, OLLIVIER *et al*. (1994), señalaron la capacidad de varias especies y cepas de bacterias sulfato-reductoras, de crecer en ambientes salinos e hipersalinos.

Es importante señalar que el proceso de eutroficación conduce a condiciones de anoxia y por ello a una alta actividad de bacterias sulfato-reductoras. Esto puede traducirse en problemas por la emisión de malos olores.

La presencia de altos números de bacterias sulfato-reductoras en sedimentos superficiales, evidenciado por el ennegrecimiento de aguas y sedimentos, es una prueba de que las aguas de la zona en estudio están siendo impactadas por la descarga de materia orgánica, y por lo tanto sometidas a un proceso de eutrofización.

CONCLUSIONES

Se evidenciaron valores elevados en la densidad poblacional de bacterias sulfato-reductoras de los sedimentos marinos costeros estudiados.

Desulfovibrio vulgaris, *D. carbinolicus*, *Desulforomonas acetoxidans* y *Desulfobulbus elongatus* fueron las especies de BSR halladas con mayor frecuencia, y en menor proporción lo fueron *Desulfobacter curvatus* y *Desulfococcus multivorans* y *Desulfovibrio africanus.*

Los recuentos de bacterias sulfato-reductoras fueron más altos en los sedimentos fangosos.

Se encontraron diferencias estadísticas significativas en los números de BSR entre las estaciones y los meses de muestreo.

No se encontró correlación positiva entre los números de BSR y los factores físico-químicos determinados, excepto con el pH y solo en una de las estaciones.

AGRADECIMIENTO

Queremos expresar nuestro agradecimiento al Lic. JOSÉ LUIS BENÍTEZ, Dra. FRANCES OSBORN, Lic. RENNY ALZOLA y TSU JOSÉ LUIS PRIN, por sus aportes y sugerencias.

REFERENCIAS

AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION, AMERICAN WATER WORKS ASSOCIATION & WATER ENVIRONMENT FEDERATION. 1998. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. 20th Edition. American Public Health Association (APHA). Washington, DC. USA.

BRYANT, R., W. JANSEN, J. BOIVIN, E. LAISHLEY & J. COSTERTON. 1991. Effect of hydrogenase and mixed sulfate-reducing bacterial populations on the corrosion of steel. *Appl. Environ. Microbiol.* 57: 2804-2809.

CASTRO, H., R. REDDY & A. OGRAM. 2002. Composition and function of sulfate-reducing procariotes in eutrophic and pristine areas of the Florida Everglades. *Appl. Environ. Microbiol.* 68: 6129-6137.

DEPLANCKE, B., K. HRISTOVA, H. DAKLEY, V. MCCRACKEN, R. AMINOV, R. MACKIE & H. GASKINS. 2000. Molecular ecological analysis of the succession and diversity of sulfate-reducing bacteria in the mouse gastrointestinal tract. *Appl. Environ. Microbiol.* 66: 2166-2174.

ECKFORD, R. & P. FEDORACK. 2002. Planktonic nitrate-reducing bacteria and sulfate-reducing bacteria in some western Canadian oil field waters. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 29: 83-92.

ESTEVE-NUÑEZ, A., A. CABALLERO & J. RAMOS. 2001. Biological degradation of 2,4,6-trinitrotoluene. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 65: 335-352.

FERNÁNDEZ, E. 1978. *Contribución al estudio de las poblaciones bacterianas en el Golfo de Cariaco, Venezuela*. Trab. Grad. M. Sc. Ciencias Marinas. Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 58 pp.

FIGUEROA, Y. 1991. *Presencia del género Vibrio en aguas y sedimentos marinos de Cumaná y áreas adyacentes*. Trab. Grad. M. Sc. Ciencias Marinas. Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 203 pp.

_____. 2000. *Frecuencia de vibrios halófilos en aguas y sedimentos del Golfo de Santa Fe, Estado Sucre, Venezuela*. Trab. Asc. Prof. Asociado, Universidad de Oriente, Cumaná, Estado Sucre, Venezuela. 133 pp.

FITE, A., G. MACFARLANE, J. CUMMINGS, M. HOPKINS, S. KONG, F. FURRIE & S. MACFARLANE. 2004. Identification and quantification of mucosal and faecal desulfovibrios using real time polymerase chain reaction. *Gut* 53: 523-529.

GIBSON, B. 1990. Physiology and ecology of the sulphate-reducing bacteria. *J. Appl. Bacteriol.* 69: 769-797.

HARMS, G., K. ZENGLER, R. RABUS, F. AECKERSBERG, D. MINZ, R. ROSELLO-MORA & F. WIDDEL. 1999. Anaerobic oxidation of o-xylene, m-xylene, and analogous alkylbenzenes by new types of sulfate-reducing bacteria . *Appl. Environ. Microbiol.* 65: 999-1004.

HASTINGS, D & S. EMERSON. 1988. Sulfate reduction in the presence of low oxygen levels in the water column of the Cariaco trench. *Limnol. Oceanogr.* 33: 391-36.

HINES, M. & J. BUCK. 1982. Distribution of methanogenic and sulfate-reducing bacteria in near-shore marine sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* 43: 447-453.

_____., R. EVANS, B. SHARAK, S. WILLIS, S. FRIEDMAN, J. ROONEY-VARGA & R. DEVEREUX. 1999. Molecular phylogenetic and biogeochemical studies of sulfate-reducing bacteria in the rhizosphere of *Spartina alterniflora*. *Appl. Environ. Microbiol.* 65: 2209-2216.

HOLT, J., N. KRIEG, P. SNEATH, J. STALEY & S. WILLIAMS. 1994. Bergey's Manual of Determinative Bacteriology. 9th edit. Williams & Wilkins Co., Baltimore, USA. 787 pp.

IABICHELLA, M. 1993. *Evaluación bacteriológica del sector marino-costero San Luis-Guapo, Cumaná, Venezuela, según los criterios para aguas de contacto humano total y parcial*. Trab. Grad. M. Sc. Ciencias Marinas. Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 148 pp.

JØRGENSEN, B. 1974. The sulfur cycle of coastal marine sediment (Limfjorden, Denmark) *Limnol. Oceanogr.* 22: 814-832.

KING, J., J. KOSTKA, M. FRISCHER & F. M. SAUNDERS. 2000. Sulfate-reducing bacteria methylate mercury at variables rates in pure culture and in marine sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* 66: 2430-2437.

KÜSEL, K., H. PINKART, H. DRAKE & R. DEVEROUX. 1999. Acetogenic and sulfate-reducing bacteria inhabiting the rhizoplane and deep cortex cells of the sea grass *Halodule wrightii*. *Appl. Environ. Microbiol.* 65: 5117-5123.

LOKA, P., S. DARK & D. CHANDRAMOHAN. 1991. Sulfate-reducing bacteria from mangrove swamps: Their ecology and physiology. *Oceanol. Acta* 14:163-171.

MUBMANN, M., K. ISHII, R. RABUS & R. AMANN. 2005. Diversity and vertical distribution of cultured and uncultured Deltaproteobacteria in an intertidal mud flat of the Wadden Sea. *Environ. Microbiol.* 7: 405-418.

NANNINGA, H. & J. GOTTSCHAL. 1987. Properties of *Desulfovibrio carbinolicus* sp. nov. and other sulfate-reducing bacteria isolated from an anaerobic-purification plant. *Appl. Environ. Microbiol*. 53: 802-809.

OKABE, S., T. ITOH, H. SATOH & Y. WATANABE. 1999. Analyses of spatial distributions of sulfate-reducing bacteria and their activity in aerobic wastewater biofilms. *Appl. Environ. Microbiol*. 65: 5107-5116.

OKUDA, T. 1975. Evaluación estequiométrica de la descomposición de la materia orgánica en aguas del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr*. 24(1&2): 213-223.

OUATTARA, A. & V. JACQ. 1992. Characterization of sulfate-reducing bacteria isolated from Senegal ricefields. *Microbiol. Ecol*. 76: 217-228.

OLLIVIER, B., P. CAUMETTE, J., L. GARCIA & R. MAH. 1994. Anaerobic bacteria from hypersaline environments. *Microbiol. Rev*. 58: 27-38.

PFENNING, W. & H. TRÜPPER. 1981. *The dissimilatory sulfate-reducing bacteria. In: The Prokariotes*. Ed. M. P. Starr. Springer-Verlag, New York, USA. 1: 926-940.

POSTGATE, J. & L. CAMPBELL. 1966. Classification of *Desulfovibrio* species, the nonsporulating sulfate-reducing bacteria. *Bacteriol. Rev*. 30: 732-738.

PURDY, K., T. EMBLEY & D. NEDWELL. 2002. The distribution and activity of sulphate reducing bacteria in estuarine and coastal marine sediments. *A. Van Leeuwenhoek*. 81:181-187.

RAO, T., A. KORA, B. ANUPKUMAR, S. NARAMHAN & R. FESER. 2005. Pitting corrosion of titanium by a freshwater strain of sulphate reducing bacteria (*Desulfovibrio desulfuricans*). *Curr. Sci*. 47: 1071-1084.

RAUCH, M., H. GRAEF, S. ROZENSHAK, S. JONES, C. BLECKMANN, R. KRUGER, R. NAIK & M. STONE. 2006. Characterization of microbial contamination in United States Air Force aviation fuel tanks. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol*. 33: 29-36.

ROBICHAUX, M., M. HOWELL & R. BOOPATHY. 2003. Growth and activities of sulfate-reducing and methanogenic bacteria in human oral cavity. *Curr. Microbiol*. 47: 12-16.

SIEVERT, S., T. BRINKHOFF, G. MUYSER, W. ZIEBIS & J. KUEVER. 1999. Spatial heterogeinity of bacterial populations along an environmental gradient at a shallow submarine hydrothermal vent near Milos Island (Greece). *Appl. Environ. Microbiol*. 65: 3834-3842.

SOKAL, R. & F. ROHLF. 1995. *Biometry – The principal and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman and Company, Nueva York, USA. 776 pp.

TARDY-JACQUENOD, C., M. MAGOT, C. PATEL, R. MATHERON & P. CAUMETTE. 1998. *Desulfotomaculum halophilum* sp. nov., a halophilic sulfate-reducing bacterium isolated from oil production facilities *Int. J. System. Bacteriol*. 48: 333-338.

TESKE, A., C. WAWER, G. MUYZER & N. RAMSING. 1996. Distribution of sulfate-reducing bacteria in a stratified fjord (Mariager Fjord, Denmark) as evaluated by Most-Probable-Number counts and Denaturing Gradient Gel Electrophoresis of PCR-amplified ribosomal DNA fragments. *Appl. Environ. Microbiol*. 62: 1405-1415.

_____., N. RAMSING, K. HABITCH, M. FUKUI, J. KUVER, B. JØRGENSEN, & Y. COHEN. 1998. Sulfate reducing bacteria in cyanobacterial mats of Solar Lake (Sinai, Egypt). *Appl. Environ-Microbact*. 64: 2943 – 2951.

UUTELA, P., K. MATTILA, L. CARPEN, L. RAASKA, T. HAKKARAINEN & M. SALKINOJA-SALONEN. 2003. Biogenic thiosulfate and oxalate in paper machine deposits connected to corrosion of stainless steels. *Int. Biodet. Biodegrad*. 51: 19-28.

WELLSBURY, P., I. MATHER & R. PARKES. 2002. Geomicrobiology of deep, low organic carbon sediments in the Woodlark Basin, Pacific Ocean. *FEMS Microbiol. Ecol*. 42: 59-70.

RECIBIDO: Mayo 2007
ACEPTADO: Febrero 2008