

Universidad de la República
Facultad de Ciencias
Tesis de Maestría



Ecología de la comunidad meiobentónica de
estuarios uruguayos: una aproximación mediante
múltiples escalas



Noelia Kandratavicius

Montevideo, 2011



Ecología de la comunidad meiobentónica de estuarios uruguayos: una aproximación mediante múltiples escalas

Noelia Kandratavicius (nkandra19@fcien.edu.uy)

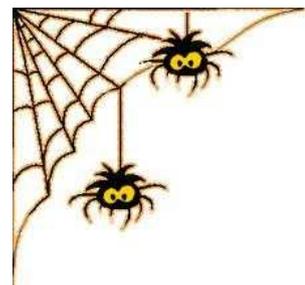
Orientador: Dr. Pablo Muniz (pmmaci@fcien.edu.uy)

Co-orientador: Dr. Luis Giménez (l.gimenez@bangor.ac.uk)

“Al igual que la araña, algunos de nosotros nos negamos a dejar de hilar, aun cuando parecería mucho más lógico carecer de esperanza. Nuestro hilo, aunque tal vez sea frágil, puede seguir tejiéndose con optimismo, curiosidad, admiración, amor y el sincero deseo de compartir un viaje a las estrellas. Nuestro objetivo merece la pena...”

Fragmento de *Ser Persona*

Leo Buscaglia- 1978



DEDICATORIA

A mis padres por brindarme todo y más, porque su huella perdure en mí siempre...

"Enseñarás a volar,
pero no volarán tu vuelo.

Enseñarás a soñar,
pero no soñarán tu sueño.

Enseñarás a vivir,
pero no vivirán tu vida.

Sin embargo...
en cada vuelo,
en cada vida,
en cada sueño,
perdurará siempre la huella
del camino enseñado."

Madre Teresa De Calcuta

AGRADECIMIENTOS

El hilado de esta tela fue un trabajo en conjunto, por lo que tengo muchos **GRACIAS** para decir...

A PEDECIBA por la financiación que posibilitó la presentación de resultados de la tesis en congresos y la realización de la pasantía de identificación de nematodos en CENPAT.

A CSIC por otorgarme la beca de Finalización de Posgrado y financiar el proyecto I+D: Ecología de comunidades estuariales: la importancia de la morfología del hábitat en la estructura y biodiversidad, que permitió la obtención de las muestras que utilicé para realizar la tesis.

Especialmente quiero agradecer a Pablo Muniz (*el jefecito!!*) por su confianza, por abrirme las puertas del laboratorio e introducirme al mundo del bentos, por estar siempre dispuesto a ayudarme pacientemente. Gracias por tu invaluable contribución a mi crecimiento académico y personal, sin tu apoyo y el constante estímulo este proyecto no hubiera sido posible.

A Luis Giménez "*El Pelo*" por invitarme al mundo de la meiofauna. Por ser mi apoyo estadístico a la distancia, gracias por tus mail con explicaciones paso a paso para que yo pudiera seguirte!!! y gracias por tus sugerencias para que el gato muerto reviviera, ya está en el cielo ja!.

A los miembros del tribunal Daniel Conde, Diego Lercari y Natalia Venturini por sus valiosos aportes y correcciones.

A todos los que participaron y colaboraron en las salidas de campo y que a pesar del frío, calor, cansancio y los mil problemas dieron todo para que salieran adelante, en especial a Andrea, Marcel, Fernando, Come, Pablo y Martín.

Una de las cosas que más agradezco de esta carrera es las muchas puertas que se abren a lo largo del camino, en las que se adquieren conocimientos, se conocen lugares y personas que nunca vas a olvidar:

A la barra del 10 "*Los océanólogos*": Marcel, Marisa, Alicia, Anita, Andrea, Come, Pocha, Laurita, María Elena, Mario, Irene, Ángel, Adriana, Analia, Felo por todo el tiempo compartido académico y no académico, por el aguante, apoyo, aliento, por hacerme reír,

consolarme y escucharme. En especial a Marisa y Marcel porque les toco soportar la peor parte de mi locura, fueron correctores de tesis, compañía, sicólogos y amigos de fierro. Es un placer trabajar con ustedes!

A la gente del Laboratorio de Bentos del del Centro Nacional Patagónico (CENPAT): Catalina Pastor, Gaby, Vicky y Tamy por recibirme y hacerme sentir como en casa, por su enorme generosidad y buena disposición y por compartir sus conocimientos desinteresadamente. Sin su ayuda la lista de nematodos de vida libre del Uruguay no hubiera sido posible.

A Graciela Izquierdo, mí querida Gra!!! por todo tu cariño, aliento y generosidad, sos una persona muy especial que tengo la fortuna de llamar AMIGA.

A mis amigas Elisa, Cecilia, Paola, Karen, Macarena, Ana Laura, Ana, Natalia por estar siempre a mi lado, en estos años hemos compartido tantas cosas, las adoro y agradezco cada día el contar con su cariño y amistad.

A mis sobrinos adorados Germán y Jazmín por su ternura y frescura que llena de alegría mi vida: La titi los ama!!!.

A Macarena Silva, Valeria Bozzoffi, Silvia Villar, Gabriela Varela y Verokoko personitas fantásticas que tuve la fortuna de conocer en esta carrera, gracias por su amistad y cariño.

A Ale mi querida amiga, hace muchos años que nos conocemos (mejor no decir cuantos jeje), quiero agradecerte por todo, por estar en las buenas y malas por dar siempre lo mejor de vos, sos una persona genial llena de luz y creatividad, tu amistad es un gran tesoro para mi te ADORO!!

A la “*Barra loca del Club BPS*”: Adri, Seba, Fer, Mahi, Naty, Camy, Mica, Mati y Nan por su alegría inmensa que me contagia y me llena de energía, gracias por estar loquitos los quiero!!.

A mi madrina por acompañarme entregando todo su cariño, sos muy importante en mi vida y siempre te voy a estar infinitamente agradecida por tu amor.

A Iole, Moni y Sandra mi segunda madrina y mis hermanitas por estar siempre pendientes, por su cariño, por las mateadas y charlas filosóficas.

A Parche mi angelito blanco por acompañarme y llenarme de alegría por 17 años.

Por último quisiera agradecer a mis padres *“mis adorados viejitos”* porque sin dudas este logro fue posible gracias a ustedes que me acompañaron y ayudaron de todas las formas posibles y más. A ustedes les toco la peor parte aguantar mi mal humor, mis bajones y mi locura por lo que este trabajo es más suyo que mío. No existen palabras suficientes para agradecerles todo lo que hacen por mí, ni forma de expresarles todo mi amor, este es mi humilde intento.

“Cada uno de nosotros es un ser único, una sutil combinación de factores irrepetibles. Somos singulares e incomparables. Lo que somos y quiénes somos ha sido determinado por la herencia, la sociedad, la educación, la familia y los amigos...”.

Fragmento de *Ser Persona*

Leo Buscaglia- 1978

Índice General

Lista de Figuras	xii
Lista de Tablas.....	xiii
RESUMEN	xiv
ABSTRACT	xv
INTRODUCCIÓN.....	1
¿Por qué estudiar las comunidades meiobentónicas y en especial los nematodos de vida libre?	3
¿Por qué la necesidad de estudios a múltiples escalas espaciales y temporales en sistemas costeros?.....	6
Sistemas estuarinos costeros en Uruguay.....	7
HIPÓTESIS	8
OBJETIVOS.....	8
Objetivo general	8
Objetivos específicos.....	9
MATERIAL Y MÉTODOS	10
Área de Estudio	10
Diseño de muestreo	10
Variables físico-químicas, muestras de sedimento y meiofauna.....	12
Procesamiento de las muestras de sedimento.....	13
Procesamiento de las muestras bióticas	13
Análisis de datos.....	14
RESULTADOS	18
a) Patrón espacio-temporal de variación de las variables abióticas en relación a los tipos de hábitat.....	18
<i>Temperatura y conductividad</i>	18
<i>Características granulométricas de los sedimentos</i>	21

<i>Contenido de materia orgánica del sedimento</i>	28
b) Efecto del tipo de hábitat, sector, parcela y tiempo sobre la biota.....	29
c) Efecto del hábitat y sector sobre la relación entre la fauna y las variables ambientales	42
DISCUSIÓN	52
Meiofauna de estuarios uruguayos	52
Efecto de la morfología del hábitat sobre las variables ambientales.....	54
Patrones de variación en la estructura de la comunidad meiobentónica (efecto de la morfología sobre la biota y sobre la relación entre variables abióticas y bióticas)	56
<i>Efecto de hábitat y sector</i>	59
<i>Efecto de estuarios, parcelas y replicas</i>	61
CONCLUSIONES	63
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	64
ANEXO I	78
ANEXO II	82

Lista de Figuras

Figura 1. Sitios de muestreo para la evaluación del efecto del tipo de hábitat estuarino en la estructura de la comunidad meiobentónica	12
Figura 2. Valores medios de temperatura en las zonas externas e internas de los sistemas estudiados (lagunas y arroyos) para las cinco campañas.....	19
Figura 3. Valores medios de conductividad en las zonas externas e internas de los sistemas estudiados (lagunas y arroyos) para las cinco campañas.....	21
Figura 4. Proporción de grava y fango en los sedimentos de los sitios muestreados para las cinco campañas.....	24
Figura 5. Proporción de arenas en los sedimentos de los sitios muestreados para las cinco campañas.	27
Figura 6. Valores medios de contenido de materia orgánica total (%) en los sectores externos e internos de los sistemas estudiados (lagunas y arroyos) para las cinco campañas.....	29
Figura 7A. Abundancia media relativa (%) de los taxa presente en los arroyos en las cinco campañas.	38
Figura 7B. Abundancia media relativa (%) de los taxa presentes en las lagunas en las cinco campañas.	39
Figura 8. Abundancia media (n° de individuos en 10 cm ² de sedimento) de los dos taxa más representativos (nematodos y copépodos), en los seis estuarios estudiados.	40
Figura 9. Diagrama nMDS. Análisis realizado sobre la matriz de las taxa de meiofauna en todos los estuarios considerando los cinco muestreos.....	42
Figura 10. Abundancias máximas (percentil 95) y mínimas (percentil 5) de copépodos en las lagunas y arroyos en relación a las proporciones de las fracciones de sedimento	48
Figura 11. Abundancias máximas (percentil 95) y mínimas (percentil 5) de nematodos en las lagunas y arroyos en relación a las proporciones de las fracciones de sedimento	49

Figura 12. Abundancias máximas (percentil 95) y mínimas (percentil 5) de poliquetos en las lagunas y arroyos en relación a las proporciones de las fracciones de sedimento **50**

Figura 13. Abundancias máximas (percentil 95) y mínimas (percentil 5) de ostracodos en las lagunas y arroyos en relación a las proporciones de las fracciones de sedimento. **51**

Lista de Tablas

Tabla 1. Factores considerados y construcción de los test en el modelo lineal de ANOVA para evaluar los efectos de hábitat sobre variables ambientales y biota.....	16
Tabla 2. ANOVA de cuatro vías para evaluar variaciones temporales y espaciales en la temperatura.	18
Tabla 3. ANOVA de cuatro vías para evaluar variaciones espaciales y temporales en la conductividad.....	20
Tabla 4. ANOVA de cuatro vías para evaluar variación espacial y temporal en atributos del sedimento (tamaño medio de grano y selección).....	22
Tabla 5. ANOVA de cuatro vías para evaluar variación espacial y temporal en las fracciones de grava y fango	23
Tabla 6. ANOVA de cuatro vías para evaluar variación espacial y temporal en las fracciones de arena.....	26
Tabla 7. ANOVA de cuatro vías para evaluar variaciones espaciales y temporales en el contenido de materia orgánica.....	28
Tabla 8. ANOVA de cuatro vías para evaluar variación espacial y temporal en la diversidad y abundancia total.....	31
Tabla 9. ANOVA de cuatro vías para evaluar variación espacial y temporal de los principales taxa (nematodos, copépodos y ostracodos).....	33
Tabla 10. ANOVA de cuatro vías para evaluar variación espacial y temporal de los principales taxa (poliquetos,oligoquetos y turbelarios).....	35
Tabla 11. ANOVA de cuatro vías para evaluar variación espacial y temporal en los tardigrados	36-37
Tabla 12. ANCOVA (separate slopes model) para evaluar el efecto de la morfología del hábitat y del sector en las principales taxas.....	41
Tabla 13. Variables abióticas utilizadas en las regresiones lineales múltiples.....	43

Tabla 14. Regresiones múltiples entre las variables ambientales y abundancia de los principales taxa de meiofauna, diversidad y abundancia total. Para las cinco campañas aplicado en las distintas escalas	45-46
--	--------------

RESUMEN

En Uruguay aún se desconoce cómo se estructuran las comunidades bentónicas submareales en función de las principales variables ambientales y cómo esa relación es afectada por el tipo de hábitat. En particular, las investigaciones sobre meiofauna son casi inexistentes, a pesar de que es un importante y numeroso componente de la fauna de los sedimentos marino-estuarinos. El objetivo general de este trabajo fue explorar las variaciones espaciales y temporales en la comunidad meiobentónica estuarial, en relación a las características ambientales tales como sedimento, temperatura y conductividad, además de realizar los primeros aportes al conocimiento de la taxonomía de los nematodos de vida libre que habitan dichos sistemas. Tal evaluación se realizó por medio de un muestreo a múltiples escalas espaciales considerando (a) hábitats réplica: tres desembocaduras de arroyos (Solís, Maldonado y Valizas) y tres lagunas costeras con apertura al mar (Rocha, Garzón y José Ignacio), (b) dos sectores dentro de cada hábitat (externo e interno) y (c) tres parcelas dentro de cada sector. Las muestras de sedimento y meiofauna se tomaron dentro de cada parcela en enero, abril, mayo, julio, octubre del 2008. El análisis estadístico consistió en análisis de varianza (ANOVA) modelo jerárquico anidado, además de análisis de covarianza (ANCOVA), PCA y regresiones lineales múltiples. Se identificaron 208.673 individuos que se agruparon en 18 taxa, correspondientes a los Phylum Nematoda, Rotifera, Platelmines, Artropoda, Mollusca, Annelida, Tardigrada y Halacaroidea. Los nematodos fueron el grupo más abundante (63%), seguido de los copépodos (15%). Se demostró que existe variación temporal y espacial en la estructura de las comunidades meiobentónicas y que las diferencias en las variables ambientales entre los tipos de hábitats y sectores, explican tan solo una parte de los patrones de composición y abundancia. Los resultados indicaron que el ensamblaje de organismos meiobentónicos en nuestros estuarios es por tanto dependiente de la escala, por lo que resulta fundamental realizar muestreos a varias escalas espaciales y temporales para lograr un conocimiento cabal de la comunidad.

Palabras claves: meiobentos, estuarios uruguayos, escalas espaciales y temporales.

ABSTRACT

In Uruguay is still unknown how the subtidal benthic communities are structured by major environmental variables and how this relationship is affected by the type of the estuarine habitat. In particular research on meiofaunas is almost nonexistent, even though it is an important and abundant component of the fauna of marine and estuarine sediments. The main goal of this study was to determinate the spatio-temporal variability of estuarine meiobenthic communities in relation to environmental variables such as sediment type, temperature and conductivity and in addition, make the first contribution to the knowledge of the taxonomy of free-living nematodes inhabiting these systems. This evaluation was conducted by sampling at multiple spatial scales considering (a) habitat replicates: three mouths of streams (Solís, Maldonado and Valizas) and three coastal lagoons opening to the sea (Rocha, Garzón and José Ignacio), (b) two distinct sectors within each habitat replicate (outer and inner) and (c) three parcels within each sector. Fauna and sediment samples were taken within each parcel in January, April, May, July October of 2008. Statistical analysis included hierarchically nested variance analysis (ANOVA), covariance analysis (ANCOVA), PCA and multiple-linear regressions. We identified a total of 208,673 individuals, grouped into 18 taxa, corresponding to the Phylum Nematoda, Rotifera, Platyhelminthes, Arthropoda, Mollusca, Annelida, Tardigrada and Halacaroidea. Nematodes were the most abundant group (63%), followed by copepods (15%). The structure of meiobenthic communities in the studied systems showed temporal and spatial variation, but differences in environmental variables among habitat types and sectors, explained only partialy the meiobenthic composition and abundance patterns. These results indicate the assemblage of meiobenthic organisms in the Uruguayan estuaries is scale dependent, therefore, it is essential to take samples at various spatial and temporal scales to achieve a thorough understanding of the community.

Key-words: meiobenthos, Uruguayan estuaries, spatial and temporal scales.

INTRODUCCIÓN

Determinar los principales factores estructuradores de las comunidades bentónicas ha sido el objeto de estudio de numerosas investigaciones (Rosenberg *et al.*, 2004; Magni *et al.*, 2005; Nicolaidou *et al.*, 2006; Lu *et al.*, 2008). Los organismos bentónicos presentan distribución y abundancia agregada, esta distribución es producto de la acción de factores externos al ensamble tales como condiciones ambientales (tipo de sedimento, salinidad, etc.) y de los eventos de reclutamiento, además de los procesos que operan dentro del ensamble como competencia y depredación, entre otros. Los disturbios naturales son importantes contribuyentes en la variabilidad espacial de las poblaciones y operan en distintas escalas, las olas son un ejemplo de procesos a pequeña escala que afectan el ensamble de los organismos que habitan en las rocas (Sousa, 1979), la erosión de sedimentos cerca de la costa sería un ejemplo de procesos a gran escala (Shanks & Wright, 1986). Los patrones a gran escala tienden a ser más predecibles ya que las especies están confinadas a hábitats particulares dentro de un rango biogeográfico (Brown & Gibson, 1983), mientras que los patrones a pequeña escala corresponden a variabilidad en el reclutamiento causada por la variación ambiental local (Keough, 1998). Además los disturbios antropogénicos a su vez pueden causar severos cambios en los ensamblajes bentónicos (Hall & Harding, 1997; Lindegarth *et al.*, 2000). Para estimar con precisión la abundancia de animales bentónicos y plantas, los muestreos deben realizarse en el rango de escalas espaciales relevantes para la especie, conjunto de especies o proceso en cuestión (Eleftheriou & McIntyre, 2005). La incorporación de diseños con muestreos a múltiples escalas espaciales (Trush *et al.*, 1997; Teske & Wooldridge 2001, 2003; Trush *et al.*, 2005; Dye & Barros 2005a,b; Giménez *et al.*, 2005, 2006; Commito *et al.*, 2006; Carvalho *et al.*, 2006; Teske *et al.*, 2006; Honkoop *et al.*, 2006; Hewitt & Trush, 2007), permitió lograr una aproximación más realista del comportamiento de las comunidades macro y meiobentónicas en sistemas tan complejos como lo son los estuarios. Entre estas se destacan las investigaciones de Dye & Barros (2005a) (estuarios australianos) y de Teske & Wooldridge (2003) (estuarios sudafricanos). En la primera se determinó que había grandes diferencias en la estructura del meiobentos entre zonas de una laguna (desembocadura, medio e interior) y entre lagunas. Las diferencias se dieron en la abundancia de los taxones y no a nivel de la riqueza de estos. Se encontró una correlación negativa entre la distancia de la desembocadura y la abundancia de meiobentos (Dye & Barros 2005a). En la segunda, se analizaron los patrones de zonación de la macrofauna en distintas zonas (establecidas por sedimento y salinidad) de distintos tipos de estuarios

(clasificados por tamaño y por dinámica de apertura y cierre de desembocadura) y se observó que la salinidad no es la variable primaria para determinar los patrones de zonificación en estos estuarios, el sedimento sería la variable estructuradora (Teske & Wooldridge, 2003).

Estudios realizados en Uruguay en planicies arenosas (Giménez *et al.*, 2005, 2006), encontraron una mayor diversidad macrobentónica en las lagunas costeras que en la desembocadura de ríos o arroyos, lo cual parece estar relacionado con el hecho de que las lagunas y arroyos difieren en su morfología y en el tipo de sedimento. Estos estudios sugieren que el mayor número de especies en las lagunas costeras se debe a un menor grado de disturbio por descarga fluvial (Giménez *et al.*, 2006). En nuestro país aún se desconoce cómo se estructuran las comunidades submareales en función de las principales variables ambientales y cómo esa relación varía según el tipo de hábitat y en los distintos sectores dentro de los hábitats estuarinos. Dado el gran número de arroyos y lagunas que desembocan en nuestra costa, y de su extensión, las comunidades submareales juegan un rol importante en la transferencia de materia hacia la trama trófica superior, compuesta por peces y crustáceos de interés comercial y por aves migratorias (Defeo *et al.*, 2009).

Muchos estudios a escala mundial han resaltado la importancia de los factores bióticos y abióticos en la estructuración de las comunidades bentónicas, pero la gran mayoría de éstos se han concentrado en la macrofauna (Snelgrove & Butman, 1994; Shin & Ellingsen, 2004; Rosenberg *et al.*, 2004; Magni *et al.*, 2005; Nicolaidou *et al.*, 2006). Esto se debe en parte a que el procesamiento e identificación de la macrofauna es más sencillo (Hack *et al.*, 2007). La meiofauna, comprende a la categoría de pequeños metazoarios entre 500 y 63 μm (Corbisier, 1993), debido a su pequeño tamaño y su íntimo contacto con el sedimento es rápidamente afectada por los cambios bióticos y abióticos. Los organismos pertenecientes a la meiofauna ocupan el espacio existente entre partículas adyacentes o viven en una única partícula de sedimento (Higgins & Thiel, 1988). Generalmente es dividida en dos grandes grupos, meiofauna temporal y permanente. La primera incluye juveniles de la macrofauna, básicamente poliquetos, gasterópodos y crustáceos, mientras que la segunda incluye rotíferos, gastrotriquios, kinorincos, nematodos, copépodos, tardígrados, arquiannelidos, ostrácodos y algunos poliquetos (Higgins & Thiel, 1988).

La meiofauna es un importante componente dentro de las comunidades bentónicas, proveen diversos servicios ecosistémicos como la bioturbación del sedimento facilitando su oxigenación, estimulando de esta manera la actividad de los organismos encargadas de la remineralización de la materia orgánica (Higgins & Thiel, 1988; Nozais *et al.*, 2005). La

materia orgánica particulada o detritos es descompuesta por las actividades respiratorias de las bacterias, hongos, protozoos y animales, la descomposición de la materia orgánica devuelve el nitrógeno, fósforo y carbono a sus formas solubles, quedando disponible en el sistema para los organismos autótrofos. Además en los sistemas estuarinos y costeros la meiofauna constituye un importante link entre los productores primarios y los niveles tróficos superiores. El meiobentos es un importante consumidor del microfitobentos y constituyen un importante recurso alimenticio para la macrofauna, juveniles de peces e incluso para otros organismos de la meiofauna (Nozais *et al.*, 2005).

A pesar de las dificultades en la identificación inherentes al grupo, en los últimos tiempos se ha observado un incremento de las investigaciones a escala mundial y regional (Corbisier, 1993; Netto *et al.*, 1999; Tita *et al.*, 2000; Dye & Barros, 2005a, b; Sellanes & Neira, 2006; Decamp *et al.*, 2006; Radwell & Brown, 2007; Boeckner *et al.*, 2008; Araújo-Castro *et al.*, 2009; Quintana *et al.*, 2010). Sin embargo, se conoce mucho menos de este grupo que de los organismos del macrobentos (Heip *et al.*, 1988; Silva *et al.*, 1997; Somerfield *et al.*, 2005). En el caso de la costa uruguaya, la situación es extrema debido a que los conocimientos taxonómicos y ecológicos, a pesar de la importancia ecológica y ambiental del meiobentos y de los nematodos en particular, son realmente escasos y no existen en el país especialistas en este grupo. Los sistemas estuarinos costeros (lagunas y arroyos) podrían entonces diferir en las características sedimentarias o de las masas de agua y eso ser reflejado en la comunidad meiofaunal.

¿Por qué estudiar las comunidades meiobentónicas y en especial los nematodos de vida libre?

La existencia de la meiofauna no se conoció hasta el siglo veinte, las primeras investigaciones fueron desarrolladas por científicos europeos. Desde entonces muchos científicos de todo el mundo han realizado estudios de este particular grupo (Coull, 1973; Thistle, 1980; Higgins & Thiel, 1988; Soetaert *et al.*, 1991; Netto *et al.*, 1999). El enfoque de los estudios de meiofauna ha cambiado a lo largo del tiempo, por lo que se distinguen distintos periodos (Silva *et al.*, 1997). El primer periodo correspondería a un enfoque taxonómico (Silva *et al.*, 1997), en que se da el establecimiento de los principales caracteres de los “invertebrados de pequeño porte” (hasta 1950). Luego comienza un periodo con enfoque ecológico (1950-1970): descripción de hábitat, primeros trabajos experimentales, análisis de parámetros abióticos. En el periodo 1970-1980 se da el auge de la ecología

experimental: test de tolerancia y de preferencia, así como la incorporación de la medición de variables ambientales más complejas (oxígeno/sulfuro) y su impacto en la distribución de los organismos (Alongi *et al.*, 1982; Higgins & Thiel, 1988; Silva *et al.*, 1997). Además, consideración de las interacciones depredador/presa y de aspectos filogenéticos. A partir de la década de los 80 se desarrollaron estudios que buscan comprender el papel de la meiofauna en los ecosistemas bentónicos, en tal sentido se desarrollaron estudios con cálculo de interacciones producción/energía, biodiversidad, meiofauna en biotopos especiales (bentos profundo, ambientes sulfurosos), impactos causados por disturbios naturales y antrópicos, estudios de recolonización y mecanismos de dispersión (Gerlach 1971, Higgins & Thiel 1988).

Esta amplia gama de investigaciones a permitido establecer que la meiofauna constituye un importante componente de la fauna bentónica, es una de las comunidades más ricas y diversas, que se extiende desde la costa hasta las zonas abisales de los océanos (Coull, 1999). Proveen diversos servicios ecosistémicos ya que desempeñan un importante papel en el flujo de energía y de materia de los sistemas bentónicos (Coull & Fleeger, 1977; Gee, 1989; Castel, 1992). La meiofauna estimula la remineralización de la materia orgánica. La remineralización junto con la incorporación a biomasa son los dos procesos más importantes que rigen el destino del material orgánico generado por los autótrofos, que escapa a los procesos de degradación en la columna de agua y alcanza los sedimentos (Aller *et al.*, 2002). En tal sentido la meiofauna es considerada en la trama trófica bentónica el equivalente al zooplancton en el sistema pelágico. Asimismo, su actividad bioturbadora, especialmente en las capas superficiales del sedimento, promueve la disgregación de estructuras biogénicas y liberación de carbono orgánico disuelto (Neira & Höpner 1994), estimulando la producción bacteriana (Tenore *et al.*, 1977; Nozais *et al.*, 2005). Además, constituye el alimento de niveles tróficos superiores (Gee, 1989; Castel, 1992; Gaston, 1992). En las zonas costeras la biomasa de la meiofauna es menor que la de la macrofauna, pero debido a sus mayores tasas de renovación (P/B), el meiobentos cumple un rol proporcionalmente mayor en la transferencia de energía (Sellanes *et al.*, 2003). Por consiguiente, los requerimientos metabólicos de la meiofauna (producción secundaria y respiración) podrían alcanzar valores incluso mayores a los registrados para la macrofauna, en particular en aquellos ecosistemas donde la razón de la biomasa macrofauna: meiofauna se aproxima o es inferior a 5:1 (Gerlach 1971, Higgins & Thiel 1988).

Debido a su pequeño tamaño y a su íntimo contacto con el sedimento la meiofauna es rápidamente afectada por los cambios en las variables bióticas y abióticas, lo cual resulta en cambios en la estructura de la comunidad (Hack *et al.*, 2007). En tal sentido se ha encontrado relaciones entre la densidad de la meiofauna con factores biológicos tales como la bioturbación e interacciones con la macrofauna (Olafsson & Ndaró, 1997; Swan & Palmer, 2000; Tita *et al.*, 2000; Dye, 2005) y con los factores abióticos como salinidad, temperatura, el tamaño medio de grano y el contenido de materia orgánica del sedimento (Swan & Palmer, 2000; Levin *et al.*, 2002; Dye, 2005; Schratzberger *et al.*, 2006; Quintana *et al.*, 2010). La abundancia y diversidad tienden a decrecer en condiciones de gran variabilidad física y química (Coull & Chandler, 1992; Coull, 1999; Schratzberger & Warwick, 1999).

La meiofauna es también afectada severamente por los disturbios antropogénicos y la contaminación (Warwick *et al.*, 1990; Coull & Chandler, 1992; Warwick & Clarke, 1993; Mirto *et al.* 2002), lo que la vuelve un potencial indicador de las condiciones ambientales (Kennedy & Jacoby, 1999; Schratzberger *et al.* 2000; Decamp *et al.*, 2006). Muchos estudios han concluido que los copépodos harpacticoides son especialmente sensibles a los contaminantes en general (Sandulli & De Nicola-Giudici, 1990; Lampadariou *et al.*, 1997; Araújo-Castro *et al.*, 2009) y a los metales en particular (Van Damme *et al.*, 1984; Lee *et al.*, 2001), mientras que los nematodos serían el grupo resistente a este tipo de disturbios (De Jonge & Bouwman, 1977).

En las investigaciones acerca de meiofauna se trabaja generalmente con niveles taxonómicos superiores (filo, clase y orden), lo que ha permitido lograr una aproximación a esta compleja comunidad (Heip *et al.*, 1988; Herman & Heip, 1988; Gee *et al.*, 1982; Warwick & Gee, 1984; Warwick & Clarke, 1993; McArthur *et al.*, 2000; Quintana *et al.*, 2010).

Dentro de la meiofauna, los nematodos de vida libre constituyen el grupo numéricamente dominante del bentos marino y estuarino (Giere, 1993; Soetaert *et al.*, 2002; Gheskiere *et al.*, 2004). Presentan tiempos generacionales que varían desde pocos días a varios años, algunos soportan vivir incluso en condiciones anaeróbicas (Traunspurger, 2009). Ocupan diferentes roles y posiciones tróficas en el sedimento, muchas especies se alimentan de bacterias, algas, detritos y un considerable número son depredadoras de otros nematodos, oligoquetos e incluso de poliquetos. Esta variedad en las formas de alimentación es reflejada en la

diversidad de especies (Heip *et al.*, 1985). Se los ha utilizado de forma extensiva en estudios de impacto ambiental (Yodnarasri *et al.*, 2008). Se ha observado la presencia de nematodos en áreas contaminadas incluso después de haberse registrado la reducción hasta la desaparición de la macrofauna (Lorenzen *et al.*, 1987; Hendelberg & Jensen, 1993). Los nematodos son sensibles a cambios de salinidad, contenido de materia orgánica y granulometría, por lo que también son útiles como indicadores de estas variables (Barnes *et al.*, 2008). Son además, importantes remineralizadores de detritos orgánicos, participando de esta forma de todos los procesos que ocurren en el sistema bentónico.

¿Por qué la necesidad de estudios a múltiples escalas espaciales y temporales en sistemas costeros?

En los últimos años ha quedado claro que la estructura de las comunidades bentónicas, en particular las que se encuentran en los ambientes costeros, varían en diferentes escalas de tiempo y espacio (Levin, 1992; Morryisey *et al.*, 1992; Underwood, 1997; Commito *et al.*, 2006; Giménez & Yannicelli, 2000; Frascetti *et al.*, 2005; Giménez *et al.*, 2005; 2006; Hewitt & Trush, 2007). Múltiples factores (físicos, químicos y biológicos) operan sobre las comunidades a diferentes escalas determinando complejos patrones en la distribución de la meiofauna (Swan & Palmer, 2000). Los patrones de distribución y estructura de la comunidad bentónica se relacionan, entre otras cosas, con la salinidad (Remane & Schlieper, 1971; Holland *et al.*, 1987; Mannino & Montagna, 1997; Atrill, 2002) y el tipo de sedimento (Gray & Elliott, 2009). En los arroyos por ejemplo los flujos del agua interactúan fuertemente con el sustrato generando el hábitat bentónico que influenciara la distribución de la meiofauna en todas las escalas. Las corrientes transporta a los organismos meiofaunales que se encuentran a la deriva y el sedimento determina su distribución (Swan & Palmer, 2000). A escala local la fauna la composición y abundancia de especies es determinados por la disponibilidad de oxígeno, alimento, competencia y depredación. La depredación es un factor biológico que opera a pequeña y gran escala y puede interactuar de forma compleja con los demás factores. A su vez la abundancia de los depredadores a escala local es controlada por los mismos factores que controlan la abundancia de la meiofauna (concentración de oxígeno, contenido de materia orgánica, etc) (Swan & Palmer, 2000). La competencia es un factor que si bien opera a pequeña escala generalmente no es considerada por la dificultad que implica su cuantificación (Swan & Palmer, 2000).

Dentro de la zona costera, los estuarios son sistemas complejos, caracterizados por una gran heterogeneidad ambiental, implicando una complicada asociación entre las variables ambientales y la biota que lleva a la necesidad de muestreos a múltiples escalas espaciales (Giménez *et al.*, 2006). Este escenario de complejidad aumenta aun mas cuando se toma en cuenta que existen distintos tipos de estuarios, tales como las lagunas y arroyos que se diferencian morfológicamente (diferente forma y dinámica de conexión con el mar) y que inclusive dentro de un mismo estuario se encuentran sectores diferentes en cuanto a forma e hidrodinámica (Giménez *et al.*, 2006). Recientemente, los estudios en ecología bentónica estuarial se han concentrado en ampliar las escalas de observación e incluir varios tipos de sistemas estuarinos con el fin de incluir el efecto de la morfología de los hábitats en la biota (Ysebaert *et al.*, 1998; Teske & Wooldridge, 2001, 2003; Trush *et al.*, 2003; Foggo *et al.*, 2003; Dye & Barros, 2005a,b; Giménez *et al.*, 2005, 2006; Teske *et al.*, 2006; Ellis *et al.*, 2006) y determinar relaciones entre la biota y las variables ambientales.

Sistemas estuarinos costeros en Uruguay

La costa uruguaya posee una importante serie de hábitats estuariales que pueden ser categorizados en dos grupos principales, las lagunas costeras y las desembocaduras de ríos y arroyos. Estos presentan morfologías diferentes en respuesta a distintas dinámicas de conexión con el mar (Giménez *et al.*, 2005). Las lagunas costeras son cuerpos de agua someros y salobres, que permanecen temporalmente separados del océano por una barra de arena (Mitsch & Gosselink, 1993). Cuando la barra permanece abierta reciben la influencia de agua marina. Presentan una alta productividad (Knoppers, 1994; Conde & Rodríguez-Gallego, 2002; Conde *et al.*, 2003) que junto con la resuspensión de sedimentos y la alta disponibilidad de luz, los vuelve ambientes propicios para aves migratorias, peces, anfibios y mamíferos, además de albergar especies de relevancia comercial (Carmouze *et al.*, 1991). Están protegidas por decretos nacionales (Decreto 693 de 1987) y por acuerdos internacionales (Convención de Bonn/Ley 16062 de 1989). Los arroyos son cursos de agua de poco caudal en comparación con los ríos, normalmente fluyen continuamente y desembocan en el mar o en lagunas o ríos, están por tanto permanentemente abiertos. Los arroyos costeros al igual que las lagunas sustentan el desarrollo de actividades diversas (pesca artesanal, recreación), por lo que están expuestos a perturbaciones tanto antrópicas como naturales (inundaciones y/o intrusiones marinas) (Kjerfve, 1994). En estos ecosistemas existe un frágil equilibrio entre la dinámica física y la biota que es altamente vulnerable a la acción

humana. Esta compleja variabilidad natural debe ser comprendida para lograr un adecuado manejo y explotación de sus recursos.

HIPÓTESIS

Las hipótesis y predicciones que se plantearon en el presente trabajo son que:

H1: La estructura de la comunidad meiobentónica, difiere entre hábitats (arroyos y lagunas) en respuesta a las diferencias en las características sedimentarias y/o de las masas de agua de estos hábitats.

P1: Las lagunas presentarían mayor abundancia de organismos que los arroyos producto de su dinámica de apertura y cierre de la barra y menor influencia fluvial.

H2: Dentro de los hábitats la estructura de la comunidad diferirá entre los sectores externos o desembocadura y los sectores internos ya que estos presentan características abióticas distintas.

P2: En la desembocadura se espera encontrar mayor abundancia de los taxa que se vean favorecidos por sedimentos gruesos, como ostrácodos y copépodos y en los sectores internos especies favorecidas por sedimentos finos como nematodos y poliquetos.

OBJETIVOS

Objetivo general

El objetivo general de este trabajo fue explorar las variaciones espaciales y temporales en la comunidad meiobentónica estuarial, en relación a las características ambientales de los hábitats estuarinos elegidos (lagunas y arroyos costeros), tales como sedimento, temperatura y conductividad. Existen varias formas en que el tipo de hábitat puede afectar la estructura de la comunidad (efectos de la morfología), por esta razón, se plantean 3 objetivos específicos

que buscan abordar: (1) efectos sobre las variables ambientales, (2) efectos sobre la estructura comunitaria y (3) efectos sobre la relación entre variables ambientales y la comunidad. Además, se pretende realizar los primeros aportes en el conocimiento de la taxonomía de los nematodos de vida libre que habitan dichos sistemas.

Objetivos específicos

- 1) Evaluar el efecto de la morfología del hábitat sobre las variables ambientales estableciendo los patrones de variación en las características del agua (temperatura, salinidad) y sedimento en los dos tipos de hábitat (arroyos vs. lagunas) y dentro de los mismos (sector interno vs externo) (efecto de la morfología del hábitat sobre las variables ambientales).
- 2) Conocer los principales grupos de meiofauna de los sistemas estuarinos costeros uruguayos. Realizar una lista con la descripción de las especies de nematodos encontradas y sus principales características ecológicas.
- 3) Establecer los patrones de variación de la estructura de la comunidad meiobentónica entre y dentro de los dos tipos de hábitats estuariales estudiados (efecto de la morfología sobre la estructura comunitaria).
- 4) Establecer la relación entre las variables ambientales y la estructura de la comunidad meiobentónica en función del tipo de hábitat estuarial (efecto de la morfología sobre la relación entre variables abióticas y bióticas).

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de Estudio

El área de estudio del presente trabajo comprende tres arroyos y tres lagunas costeras pertenecientes a la zona este del país, entre Canelones y Rocha. Las lagunas costeras muestreadas fueron aquellas que presentaron conexión al mar: José Ignacio (34°50' S, 54°40' W), Garzón (34°48' S, 54°34' W) y Rocha (34°40' S, 54°16' W). Los arroyos fueron Solís Grande (34°47' S, 55°23' W), Maldonado (34°54' S, 54°52' W) y Valizas (34°20' S, 53°47' W) (Figura 1) y se eligieron al azar entre los seis ríos/arroyos posibles con conexión al mar. Sobre la costa Atlántica uruguaya, en el Departamento de Maldonado se ubican las lagunas José Ignacio y Garzón con un espejo de agua de 13 km² y 18 km² respectivamente y en el Departamento de Rocha la Laguna de Rocha de 72 km². Dichos estuarios presentan una alta periodicidad de conexión con el océano, producto de la alternancia de aperturas naturales y artificiales de la barra (Conde & Rodríguez-Gallego, 2002). Por otro lado, el Arroyo Solís Grande posee una longitud de 70 km y un área de cuenca de 1409 km²; el Arroyo Maldonado, presenta una superficie de cuenca de 1437 km² y una longitud de 60 km, y el Arroyo Valizas, posee una superficie de cuenca de 1561 km² y una longitud de 18 km.

Diseño de muestreo

Para este trabajo, los dos tipos de hábitat estudiados (lagunas costeras y arroyos) se consideran experimentos naturales (Diamond & Case 1986). Dichos “experimentos” se hallan naturalmente replicados, debido a que la costa uruguaya posee varias lagunas y arroyos. Para la evaluación de las hipótesis planteadas se realizaron muestreos en esos “hábitat réplica”. Debido a que los procesos ecológicos varían con la escala de observación, fue necesario realizar muestreos a varias escalas espaciales, incluyendo **(a)** dos sectores claramente diferenciados dentro de cada hábitat (desembocadura o sector externo y sector interno), que se pueden considerar como diferentes hábitats, **(b)** parcelas elegidas al azar dentro de cada sector y **(c)** réplicas dentro de cada parcela.

En tal sentido, cada hábitat se dividió en dos **sectores**: 1) **Sector Externo**: zona de desembocadura al mar, hasta la línea posterior del cordón de dunas, 2) **Sector Interno**: desde la línea de dunas hacia el interior de la laguna o arroyo. Esta división en sectores estuvo basada en información previa (Giménez *et al.*, 2006) que sugiere que el sector externo es caracterizado por sedimentos arenosos y una alta hidrodinámica, mientras que en el sector interno dominan sedimentos areno-fangosos característicos de sitios más protegidos.

A su vez, cada sector se dividió en 10-20 **parcelas** transversales, de 50 m de extensión y delimitadas por los márgenes de cada arroyo o laguna. Por medio de una selección al azar, se eligieron tres de esas parcelas para ser muestreadas. En cada parcela se tomaron tres muestras o **réplicas** aleatorias. La selección al azar de las parcelas así como la posición geográfica de las réplicas dentro de estas, se realizó previo al primer muestreo, mediante el uso de imágenes satelitales. Además, una evaluación correcta de las hipótesis supone considerar potenciales variaciones temporales en la estructura de la comunidad bentónica, por lo que se realizaron muestreos en distintos momentos del año elegidos azarosamente. Se realizaron en total cinco muestreos a lo largo del año 2008 correspondientes a los meses de enero, abril, mayo, julio y octubre. Esta lógica de análisis se aplicó tanto a las variables ambientales como a la meiofauna con el fin de determinar las posibles causas de la estructura y dinámica de la comunidad.

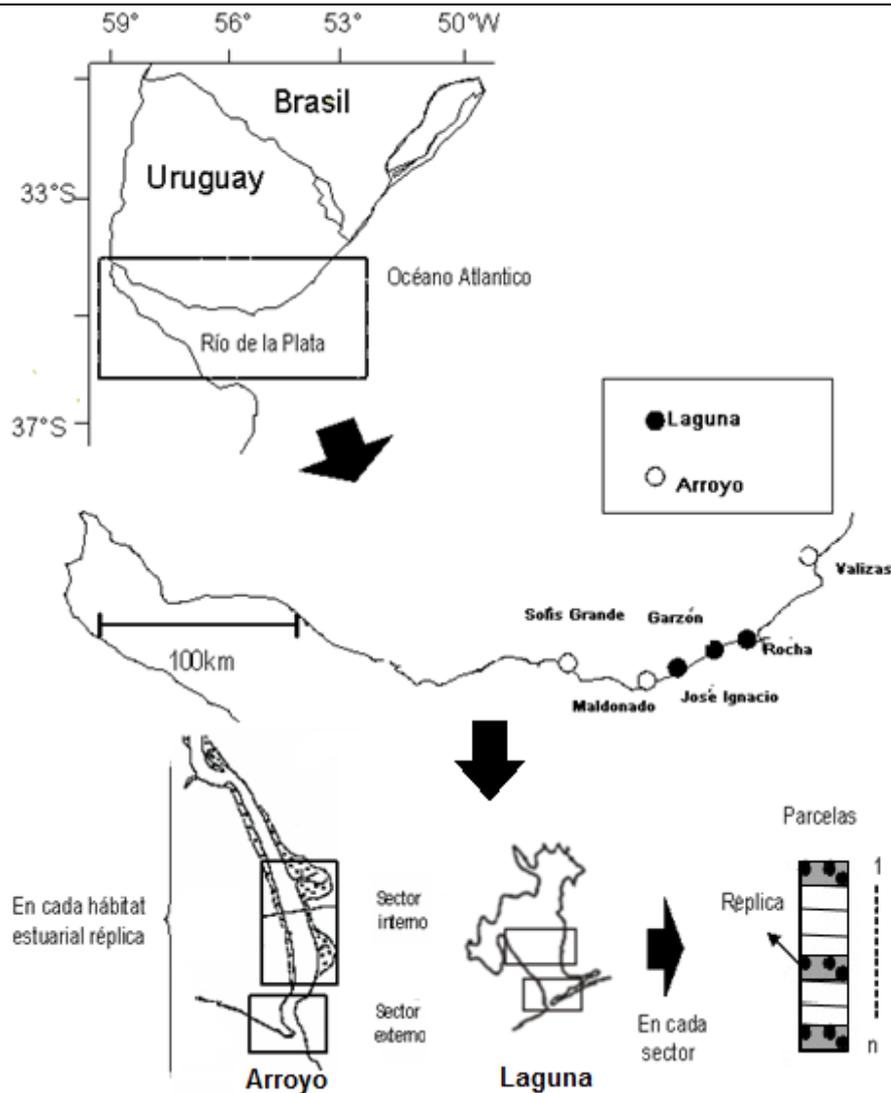


Figura 1. Sitios de muestreo para la evaluación del efecto del tipo de hábitat estuarino en la estructura de la comunidad meiobentónica: *Arroyos*: Solís Grande, Maldonado y Valizas, *Lagunas*: José Ignacio, Garzón y Rocha. En cada sitio se definieron dos sectores. Cada sector se dividió en parcelas transversales; eligiéndose 3 parcelas al azar, donde se tomaron 3 muestras también al azar.

Variables físico-químicas, muestras de sedimento y meiofauna

En cada uno de los cinco muestreos se registraron *in situ* los valores de temperatura y salinidad con un termosalinómetro de campo, tomándose un valor por punto de muestreo (réplica). Se colectaron muestras de sedimento para análisis granulométrico manualmente con un corer de 5 cm de diámetro, el cual se enterró hasta una profundidad aproximada de 5 cm. Se colectaron muestras de sedimento para análisis de materia orgánica total (MO), las cuales se preservaron en frascos oscuros y en frío hasta su análisis en laboratorio, se tomaron tres réplicas por punto muestreado.

Para el muestreo de meiofauna se siguió el método estándar propuesto por Higgins & Thiel (1988) y se utilizó un “mini corer” de 2,7 cm de diámetro interno, que se enterró en los 5 cm superiores de la columna sedimentaria, tomándose un valor por punto de muestreo (réplica). Las muestras de meiofauna fueron fijadas en formol al 4%. Las muestras de sedimento y de fauna se tomaron mediante buceo autónomo, debido a la baja profundidad de los hábitats (< 3m). En resumen, en cada muestreo se obtuvieron un total de 324 muestras de sedimento para análisis de materia orgánica, 108 muestras de meiofauna y de sedimento para análisis granulométrico. El número total de muestras analizadas durante las cinco campañas corresponde a 1620 análisis de materia orgánica, 540 muestras de meiofauna y de granulometría.

Procesamiento de las muestras de sedimento

Para la determinación de las características granulométricas del sedimento se empleó el método tradicional de tamizado mecánico descrito en Suguio (1973). Se utilizó un rot-up con una columna de tamices variando en $1 \text{ } \phi$ (phi) su tamaño de malla. Cada fracción se pesó mediante uso de balanza de 0,01g de precisión. La fracción de fango se estimó como la diferencia entre el peso total de la muestra y el de las fracciones de arena.

El contenido de materia orgánica en el sedimento superficial se estimó mediante la técnica de secado de 2 gramos de sedimento húmedo en estufa (60 °C/48h) y posterior calcinación en mufla (500 °C/3h) descrita por Byers *et al.* (1978). El contenido de materia orgánica total del sedimento fue calculado como la diferencia de peso entre la muestra seca y la muestra calcinada. Los resultados se expresan como el porcentaje de materia orgánica total para cada muestra.

Procesamiento de las muestras bióticas

En el laboratorio se adicionó a las muestras de meiofauna el colorante rosa de Bengala al 1%. Las muestras de meiofauna fueron procesadas mediante el método de elutriación que se basa en separar a los organismos del sedimento por diferencia de densidad (Platt y Warwick, 1983). Este método consiste básicamente en colocar cada muestra en una columna de tamices formada por el tamiz de 500 μm (arriba) y 63 μm (abajo). Lo que quedó retenido en el tamiz de 63 μm fue lavado con abundante agua para eliminar el excedente de colorante y sedimento. Luego se lo pasó a una placa de Petri (17cm diámetro). Se le adicionó agua con una pizeta de manera tal de generar la resuspensión de los organismos y se volcó en un filtro

de 63µm. Se repitió el paso anterior las veces que se consideró necesario, generalmente 10 veces, se verificó en lupa que en la placa de petri no quedaran organismos. Por último, se volcó lo que quedó retenido en el filtro en una placa para plancton y se llevó a la lupa binocular para la identificación y cuantificación de los grupos presentes. Se trabajó a nivel de grandes grupos, determinando la abundancia de los taxa presentes, dichos valores se expresaron en número de individuos por 10 cm² de sedimento. Los organismos identificados se preservaron en alcohol al 70% a excepción de los nematodos que se preservan en fijador Ditlevsen (una parte de glicerina pura, una de alcohol 95% y dos de agua destilada).

Para lograr una aproximación a la nematofauna de vida libre se tomaron al azar muestras de la campaña de enero, de forma de tener representados tanto los sectores internos y externos de los seis estuarios estudiados. Previo al montaje en láminas para observación en microscopio, se colocaron las muestras en un desecador con sílica-gel, de manera que los nematodos queden en glicerina, facilitando la observación de sus estructuras. Para el armado de los preparados se colocaron aproximadamente 15 individuos en una gota de glicerina pura en el porta objetos, luego se rodeó a la misma con resina Canadax para finalmente agregar un cubre objeto, se dejó el preparado en una plancha a 60 °C por 6 hs. Para la identificación se emplearon las claves pictóricas de Platt & Warwick, (1983, 1988) y Warwick *et al.* (1998). Estas actividades se desarrollaron en el laboratorio de Bentos del Centro Nacional Patagónico (CNPAT), Puerto Madryn, bajo la supervisión de la Dra. Catalina Pastor.

Análisis de datos

Para el análisis de los datos de meiofauna y de variables ambientales se siguieron las ideas sobre ecología experimental planteadas en Underwood (1997) y de la aproximación multiescala-multianalítica desarrollada en Giménez *et al.* (2006). Básicamente se usaron métodos estadísticos uní y multivariados. Los análisis fueron realizados en los programas PRIMER 6.0 (Clarke & Gorley, 2006) y STATISTICA 7.

Los datos granulométricos fueron transformados a arcoseno de la raíz cuadrada y los datos de abundancia de los taxa fueron transformados a logaritmo de (x+1) para lograr normalidad.

Los métodos estadísticos se aplicaron de forma tal que permitan responder las siguientes preguntas:

a) ¿Cuál es el patrón espacio-temporal de variación de las variables abióticas en relación a los tipos de hábitat?

Para responder esta pregunta, se analizaron las variables abióticas (salinidad, temperatura, sedimento) aisladamente. Dentro de cada hábitat se cubrieron varias escalas espaciales de variación (sectores, parcelas), usando un modelo de ANOVA jerárquico anidado (Tabla 1).

b) ¿Cuál es el efecto del tipo de hábitat, sector, parcela y tiempo sobre la biota?

Para esto se analizaron los datos de meiofauna de acuerdo a las siguientes variables: (i) abundancia total, (ii) riqueza de taxa, (iii) diversidad de taxa (Shannon–Wiener) y (iv) abundancia por taxa. Para ello se contrastaron los modelos de ANOVA (diseño jerárquico anidado, Tabla 1), con los de ANCOVA (“separate slopes model”). En los ANCOVA se usaron como factores al hábitat y sector, y como covariables a todas las variables ambientales. La lógica seguida consistió en que una vez removidos los efectos de las variables ambientales se puede establecer el efecto del hábitat y sector sobre la biota. En tal sentido se pueden dar tres escenarios posibles:

- 1) Los resultados de significancia de los ANOVA no se mantienen en los ANCOVA: la biota está estructurada por las variables ambientales y no por la morfología del hábitat o de los sectores.
- 2) En el caso de que los resultados de significancia de los ANOVA se mantengan en los ANCOVA: la biota está estructurada por la morfología del hábitat o del sector.
- 3) Los ANOVA presentan resultados de no significancia mientras que los ANCOVA son significativos: las variables ambientales “ocultan” el efecto de morfología del hábitat o el sector sobre la biota.

También se uso para describir las tendencias generales de variación espacial de las asociaciones de los taxa un análisis de proximidad nMDS (“non-metric Multi Dimensional Scaling”, similaridad de Bray Curtis), sobre los valores de abundancia de las réplicas.

Tabla 1. Factores considerados y construcción de los test en el modelo lineal de ANOVA para evaluar los efectos de hábitat sobre variables ambientales y biota, usando quasi-F (sensu Underwood 1997). Donde CM= cuadrados medios. El test existen solo cuando: ♦H*T no significativo, ■ P=0 (las parcelas no tienen efecto) método Pulling.

Factor	Características	Tratamientos	Test sobre
Tipo de Hábitat (H)	Fijo	Arroyos vs. Laguna	CME ♦
Sítios o estuários E(H)	Aleatorio, anidado en hábitat	Tres por tipo de hábitat (3 arroyos y 3 lagunas)	
Sector (S)	Fijo	Externo vs. Interno	
Parcela P(S*E)	Aleatorio, anidado en sector*hábitat	Tres por sector	CMPT
Tiempo (T)	Aleatorio	Cinco muestreos	CMET
H*T	Aleatorio		CMET
E(H)*T	Aleatorio		CMPT
S*T	Aleatorio		CMEST
P(S*E)T	Aleatorio		CMerror
H*S	Fijo		
E*S	Aleatorio		CMEST ■
H*S*T	Aleatorio		CMEST
E*S*T	Aleatorio		CMPT

Diseño= Hábitat + Estuario (Hábitat) + Tiempo + Sector + Tiempo*Hábitat + Tiempo*Estuario + Tiempo*Sector + Hábitat*Sector + Estuario*Sector + Parcela (Estuario*Sector) + Tiempo*Hábitat*Sector + Tiempo*Estuario*Sector + Tiempo*Parcela.

c) ¿Cuál es el efecto del hábitat, sector y parcela sobre la relación entre la fauna y las variables ambientales?

Se realizaron regresiones lineales múltiples explorando la relación de todas las variables ambientales con las abundancias de los taxa a excepción de aquellas que no presentaron diferencias significativas en alguno de los niveles espaciales analizados anteriormente (parte b). Las regresiones se realizaron también a diferentes escalas (a) usando todos los datos colectados, (b) usando los datos de cada tipo de hábitat y sector por separado y (c) utilizando cada sector dentro de cada hábitat (arroyo o laguna) por separado. Como las fracciones de sedimento se correlacionan entre ellas, se corrió previamente una correlación entre las mismas, para cada análisis y se eligió las fracciones que no estuvieran altamente correlacionadas ($R^2 < 0.8$).

Se buscó además la existencia de tendencias en los valores mínimos y máximos de las abundancias de los principales taxa con respecto al sedimento. Para esto se calcularon los percentiles 5 (mínimos) y los percentiles 95 (máximos) de la distribución de la abundancia de los taxa principales y se analizó cómo se comportaban con respecto a los rangos de sedimento. El procedimiento fue el siguiente:

1. Se separaron los datos de abundancia de cada taxa (se utilizaron los datos en la escala de tipo de hábitat: lagunas y arroyos) en categorías definidas por el tipo de sedimento. Las categorías de sedimento son 10 (0-9, 10-19,..., 89-100). Se realizó para cada fracción de sedimento.
2. De esta manera se obtuvo para cada fracción y para cada categoría un número de datos de abundancia con los cuales se calcularon los percentiles.
3. Se graficaron los percentiles vs. las categorías de sedimentos en busca de tendencias.

RESULTADOS

a) Patrón espacio-temporal de variación de las variables abióticas en relación a los tipos de hábitat.

Temperatura y conductividad

De forma general las temperaturas registradas en los distintos muestreos difirieron significativamente (Tabla 2). Los máximos valores fueron registrados en el muestreo de enero ($T_{\max}= 25.8$ °C), luego se observó un claro descenso en los muestreos siguientes (mayo y abril). Los mínimos ocurrieron en julio ($T_{\min}= 8.3$ °C), posteriormente se registró un ascenso de la temperatura en el muestreo de octubre. A su vez las temperaturas registradas en los sectores internos presentaron una tendencia a ser mayores que las registradas en los externos (Tabla 2 y Figura 2). La interacción significativa ExSxT (Estuario x Sector x Tiempo) sugiere una importante variabilidad en la temperatura de los distintos estuarios que depende del sector y del momento del muestreo (Tabla 2).

Tabla 2. ANOVA de cuatro vías para evaluar variaciones temporales y espaciales en la temperatura. Donde: CM= Cuadrados medios, Gl= Grados de libertad.

Efecto	Gl	CM	F	p
Habitat (H)	1	12.6	0.90	0.396
Estuario (E)	4	12.0	2.52	0.157
Tiempo (T)	4	796.6	77.34	0.000*
Sector (S)	1	46.6	9.84	0.053
H*T	4	6.4	2.98	0.214
E*T	16	4.4	1.61	0.174
S*T	4	4.3	8.78	0.029*
H*S	1	2.3	2.57	0.624
E*S	4	3.1	1.13	0.380
Parcela(E*S)	24	0.8	1.06	0.409
H*S*T	4	0.5	0.18	0.944
E*S*T	16	2.7	3.72	0.000*
P*T	96	0.7	---	no test

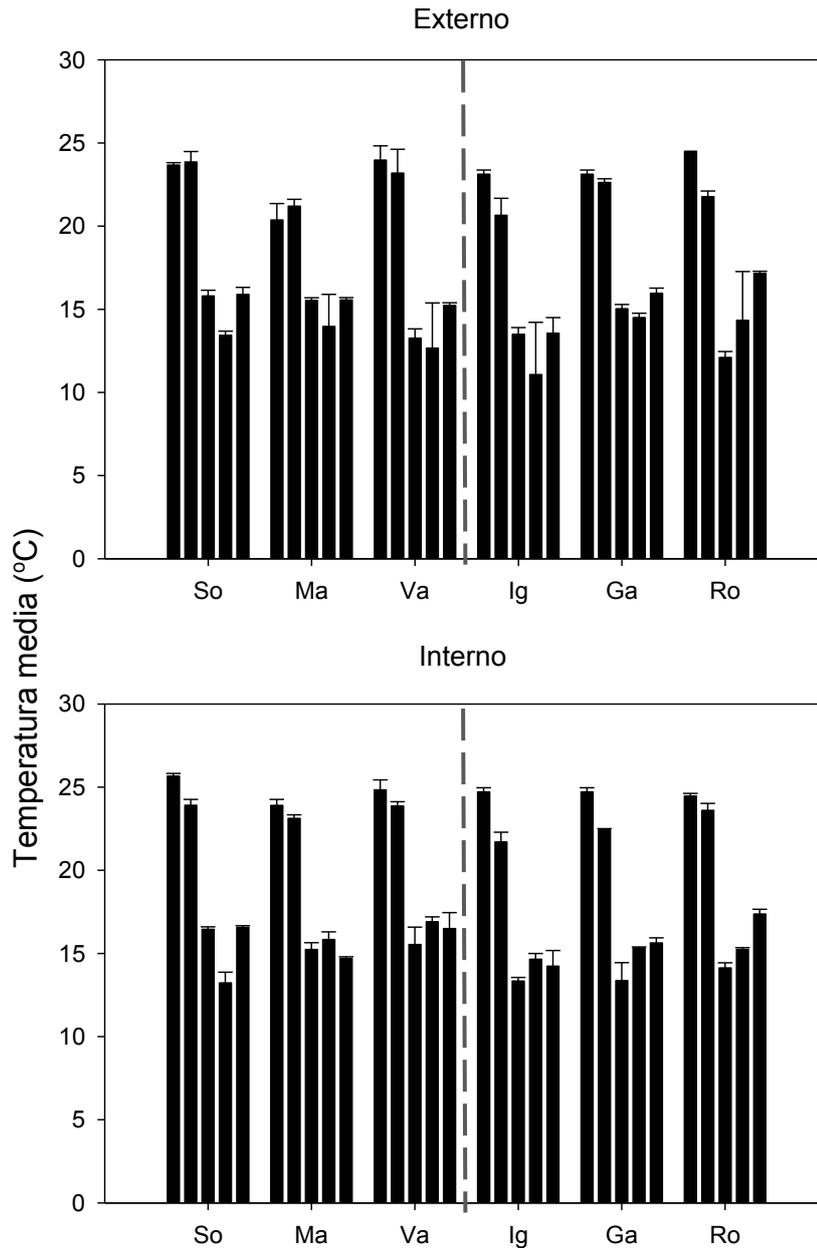


Figura 2. Valores medios de temperatura en las zonas externas e internas de los sistemas estudiados (lagunas y arroyos) para las cinco campañas. Donde: So=Solís, Ma=Maldonado, Va=Valizas, Ig=José Ignacio, Ga=Garzón y Ro=Rocha. Cada barra por sitio representa el promedio de temperatura entre las parcelas de cada campaña (enero, abril, mayo, julio y octubre).

Al igual que con la temperatura, se evidenció una interacción significativa ExSxT que sugiere una importante variabilidad en la conductividad de los distintos estuarios que depende del sector y del momento de muestreo (Tabla 3). Los máximos valores de conductividad se registraron en enero en los sectores externos de José Ignacio (46.5 ± 0.5 mS/cm), Valizas (44.9 ± 1.2 mS/cm) y Maldonado (44.7 ± 0.1 mS/cm), mientras que los mínimos ocurrieron en julio en el sector interno de Solís (1.48 ± 0.8 mS/cm), sectores externos de Garzón (3.02 ± 0.3 mS/cm) y Solís (3.33 ± 1.2 mS/cm) (Figura 3). Se observó también una gran variabilidad en la

conductividad, dicha variación fue mayor dentro de las lagunas y dentro de los arroyos que la variación de lagunas vs. arroyos (Figura 3).

Tabla 3. ANOVA de cuatro vías para evaluar variaciones espaciales y temporales en la conductividad. Donde: CM= Cuadrados medios, Gl=Grados de libertad.

Efecto	Gl	CM	F	p
Habitat (H)	1	290	0.19	0.687
Estuario (E)	4	1522	5.34	0.024*
Tiempo (T)	4	3092	27.70	0.418
Sector (S)	1	272	4.94	0.447
H*T	4	291	0.79	0.566
E*T	16	276	2.08	0.077
S*T	4	46	0.20	0.924
H*S	1	498	2.13	0.243
E*S	4	142	1.07	0.402
Parcela(E*S)	24	4	0.86	0.654
H*S*T	4	225	1.69	0.201
E*S*T	16	133	27.65	0.000*
P*T	96	5	---	no test

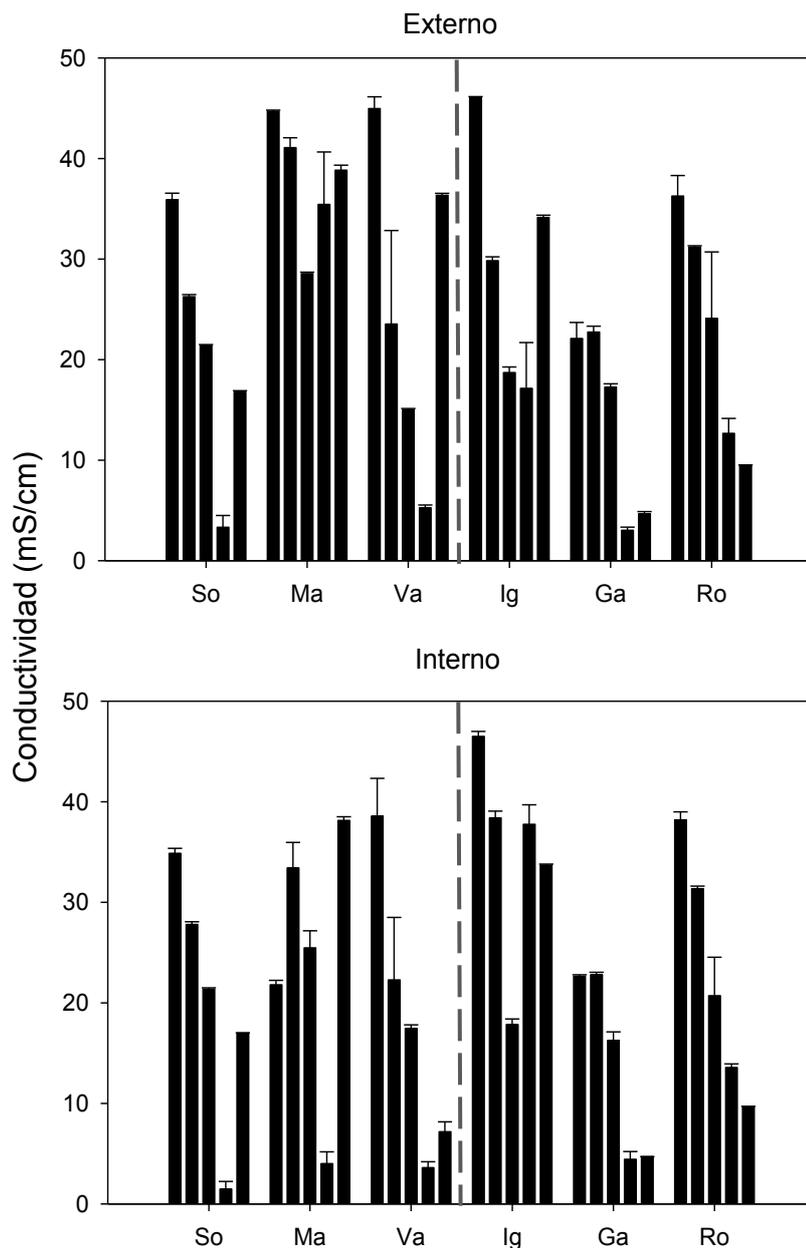


Figura 3. Valores medios de conductividad en las zonas externas e internas de los sistemas estudiados (lagunas y arroyos) para las cinco campañas. Donde: So=Solís, Ma=Maldonado, Va=Valizas, Ig=José Ignacio, Ga=Garzón y Ro=Rocha. Cada barra por sitio representa el promedio de temperatura entre las parcelas de cada campaña (enero, abril, mayo, julio y octubre).

Características granulométricas de los sedimentos

Las fracciones sedimentológicas predominantes fueron las arenas, con una proporción de 94%, seguida de la grava (<5%) y del fango (<1%). En el tamaño medio de grano se detectó un efecto del estuario dependiente del sector y del momento de muestreo (interacción ExSxT, Tabla 4). A pesar de la variación temporal, las lagunas mostraron consistentemente un mayor

tamaño de grano que los arroyos (efecto significativo Hábitat, Tabla 4) y los sectores externos presentaron mayores valores con respecto a los internos en todos los sitios a excepción de Solís y Maldonado (efecto significativo ExS, Tabla 4). Los tamaños máximos de grano se registraron en Garzón mientras que los mínimos en Valizas.

Los sectores internos presentaron además sedimentos más homogéneos que los sectores externos, patrón que se observó en todos los sitios (efecto significativo ExS y Sector, Tabla 4).

Tabla 4. ANOVA de cuatro vías para evaluar variación espacial y temporal en atributos del sedimento. Donde: CM= Cuadrados medios, Gl=Grados de libertad.

Tamaño medio de grano	Gl	CM	F	p
Habitat (H)	1	112x10 ⁵	19.46	0.012*
Estuario (E)	4	581x10 ³	1.41	0.381
Tiempo (T)	4	347x10 ²	1.82	no sig
Sector (S)	1	239x10 ⁴	5.41	0.077
H*T	4	131x10 ²	0.24	0.895
E*T	16	191x10 ²	0.59	0.847
S*T	4	466x10 ²	0.69	0.634
H*S	1	169x10 ⁴	3.67	0.119
E*S	4	426x10	6.97	0.000*
Parcela(E*S)	24	375x10 ²	4.43	0.000*
H*S*T	4	671x10 ²	2.08	0.131
E*S*T	16	322x10 ²	3.80	0.000*
P*T	96	8472.0	0.75	0.951
Selección	Gl	CM	F	p
Habitat (H)	1	0.73	0.12	0.748
Estuario (E)	4	6.09	3.71	0.108
Tiempo (T)	4	0.25	1.12	0.551
Sector (S)	1	43.88	28.24	0.007*
H*T	4	0.31	1.37	0.354
E*T	16	0.17	1.55	0.194
S*T	4	0.08	.48	0.751
H*S	1	2.67	1.63	0.267
E*S	4	1.58	3.67	0.018*
Parcela(E*S)	24	0.41	4.83	0.000*
H*S*T	4	0.16	1.52	0.243
E*S*T	16	0.11	1.28	0.224
P*T	96	0.08	0.90	0.734

La interacción significativa ExSxT en la proporción de grava sugiere una gran variabilidad de esta fracción entre los estuarios dependiendo del sector y del tiempo (Tabla 5 y Figura 4). Sin

embargo la tendencia de la grava fue presentar mayores valores en los sectores internos con respecto a los externos en los seis sitios para las cinco campañas (excepto José Ignacio en las campañas de enero, abril y julio donde E>I) (Tabla 5 y Figura 4). Dejando de lado la variación temporal, los sectores internos presentaron mayor contenido de grava que los externos (efecto significativo ExS y S, Tabla 5 y Figura 4). Garzón fue el sitio que presentó mayor contenido de grava, mientras que las otras lagunas presentaron proporciones de grava similares a las observadas en los arroyos.

La interacción significativa HxS en la proporción de fango indica que la diferencia entre los hábitats varía dependiendo del sector (Tabla 5 y Figura 4). La proporción de fango observada en los arroyos fue mayor que en las lagunas, así como en los sectores internos fue mayor que en los externos (efecto significativo H y S, Tabla 5 y Figura 4). La diferencia entre hábitats fue más marcada en los sectores internos que en los externos y a su vez, la diferencia entre sectores fue más marcada en los arroyos.

Tabla 5. ANOVA de cuatro vías para evaluar variación espacial y temporal en las fracciones de sedimento. Donde: CM= Cuadrados medios, Gl=Grados de libertad.

Fango	Gl	MS	F	p
Habitat (H)	1	0.521	11.32	0.029*
Estuario (E)	4	0.047	5.46	0.094
Tiempo (T)	4	0.002	2.0	no sig.
Sector (S)	1	0.694	91.56	0.006*
H*T	4	0.000	---	no test
E*T	16	0.001	0.48	0.926
S*T	4	0.000	0.12	0.966
H*S	1	0.284	35.31	0.012*
E*S	4	0.010	2.21	0.100
Parcela(E*S)	24	0.004	2.64	0.000*
H*S*T	4	0.001	0.25	0.905
E*S*T	16	0.002	1.59	0.087
P*T	96	0.001	1.40	0.016*
Grava	Gl	MS	F	p
Habitat (H)	1	0.280	0.621	0.476
Estuario (E)	4	0.456	5.601	0.067
Tiempo (T)	4	0.050	7.14	no sig
Sector (S)	1	0.799	9.625	0.037*
H*T	4	0.002	0.163	0.942
E*T	16	0.007	0.796	0.673
S*T	4	0.009	0.628	0.668
H*S	1	0.002	0.018	0.899
E*S	4	0.083	2.923	0.039*
Parcela(E*S)	24	0.024	5.391	0.000*
H*S*T	4	0.014	1.546	0.237
E*S*T	16	0.009	2.023	0.019*
P*T	96	0.004	1.353	0.026*

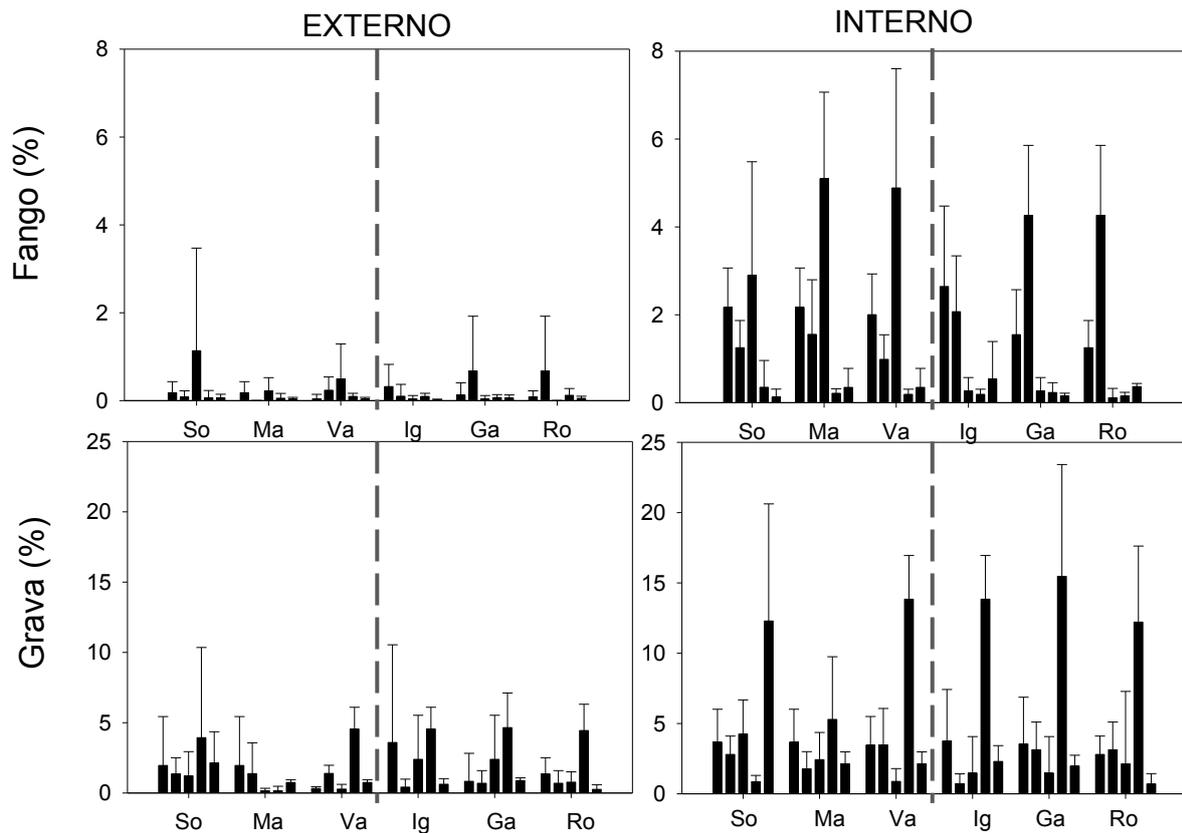


Figura 4. Proporción de fango y grava en los sedimentos de los sitios muestreados para las cinco campañas. Donde: So=Solís, Ma=Maldonado, Va=Valizas, Ig=José Ignacio, Ga=Garzón y Ro=Rocha. Cada barra representa una campaña (enero, abril, mayo, julio y octubre).

Las distintas fracciones de arenas presentaron los siguientes valores medios: arena gruesa $31 \pm 29\%$, arena media $28 \pm 17\%$ y fina $37 \pm 25\%$. La arena gruesa presentó diferencias entre hábitats dependiendo del sector y del tiempo (interacción significativa HxSxT, Tabla 6). Se observó una proporción mayor de arena gruesa en los sectores externos con respecto a los internos de las lagunas en todas las campañas, mientras que en los arroyos se observó el patrón opuesto (Figura 5). La diferencia entre externo e interno es más marcada en las lagunas. Este patrón se mantiene consistentemente a pesar de la variación temporal (interacción significativa HxS, Tabla 6). Estos resultados fueron reforzados por las interacciones significativas ExSxT y ExS, que muestran que los tres arroyos y las tres lagunas se comportan de igual manera (Figura 5 y Tabla 6)

El comportamiento de las arenas medias fue muy variable, dependiente del estuario, del sector (interacción significativa (ExS) y del tiempo (interacción significativa ExSxT, Tabla 6). Se observó que en los arroyos y en la laguna Garzón fue mayor su proporción en los sectores externos, mientras que en Rocha y José Ignacio se observó el patrón opuesto. En los

tres arroyos la cantidad de arena media observada en los sectores externos fue muy similar y superior a la encontrada en los sectores internos en las cinco campañas y a su vez superior a la observada en las lagunas (Figura 5).

La fracción de arena fina presentó también diferencias entre hábitats dependiendo del sector y del tiempo (interacción significativa HxSxT, Tabla 6). A pesar de la variación temporal y del sector, los arroyos mostraron consistentemente un mayor contenido de arena fina que las lagunas (efecto significativo de H, Tabla 6). También se detectaron diferencias entre estuarios dependiendo del sector y del tiempo (interacción significativa ExSxT), los sectores internos presentaron mayor contenido de arena fina con respecto a los externos en los seis estuarios y en las distintas campañas (Figura 5). Este patrón es consistente independiente del tiempo (interacción significativa ExS) y del estuario (efecto significativo de S). La diferencia en la proporción de arena fina entre sectores es más marcada en las lagunas que en los arroyos, especialmente en José Ignacio, este patrón se observó en las cinco campañas (Figura 5).

En todas las fracciones granulométricas se observó diferencias significativas en la menor escala espacial considerada: parcela (Tabla 5 y 6).

Tabla 6. ANOVA de cuatro vías para evaluar variación espacial y temporal en las fracciones de arena. Donde: CM= Cuadrados medios, Gl=Grados de libertad.

Arena Gruesa	Gl	CM	F	p
Hábitat (H)	1	27.50	1048.0	0.062
Estuario (E)	4	0.06	0.03	0.997
Tiempo (T)	4	0.06	0.83	no sig.
Sector (S)	1	5.47	3.0	0.143
H*T	4	0.02	0.12	0.970
E*T	16	0.05	1.0	0.474
S*T	4	0.06	0.34	0.838
H*S	1	14.88	8.0	0.038*
E*S	4	1.65	10.0	0.000*
Parcela(E*S)	24	0.12	9.0	0.000*
H*S*T	4	0.18	4.0	0.027*
E*S*T	16	0.05	4.0	0.000*
P*T	96	0.01	2.0	0.001*
Arena Media	Gl	CM	F	p
Hábitat (H)	1	0.838	1.496	0.291
Estuario (E)	4	0.572	0.448	0.772
Tiempo (T)	4	0.001	0.010	1.000
Sector (S)	1	0.721	0.521	0.505
H*T	4	0.026	0.332	0.846
E*T	16	0.038	1.325	0.290
S*T	4	0.144	2.082	0.248
H*S	1	5.455	4.165	0.107
E*S	4	1.269	9.243	0.000*
Parcela(E*S)	24	0.124	8.226	0.000*
H*S*T	4	0.069	2.415	0.092
E*S*T	16	0.029	1.912	0.028*
P*T	96	0.015	1.430	0.011*
Arena Fina	Gl	CM	F	p
Hábitat (H)	1	21.17	64.09	0.001*
Estuario (E)	4	0.33	0.48	0.755
Tiempo (T)	4	0.05	3.09	0.806
Sector (S)	1	11.77	17.13	0.013*
H*T	4	0.04	0.49	0.742
E*T	16	0.04	1.83	0.119
S*T	4	0.04	0.61	0.678
H*S	1	3.71	5.18	0.077
E*S	4	0.66	3.03	0.036*
Parcela(E*S)	24	0.21	18.09	0.000*
H*S*T	4	0.07	3.38	0.035*
E*S*T	16	0.02	1.82	0.040*
P*T	96	0.01	1.09	0.292

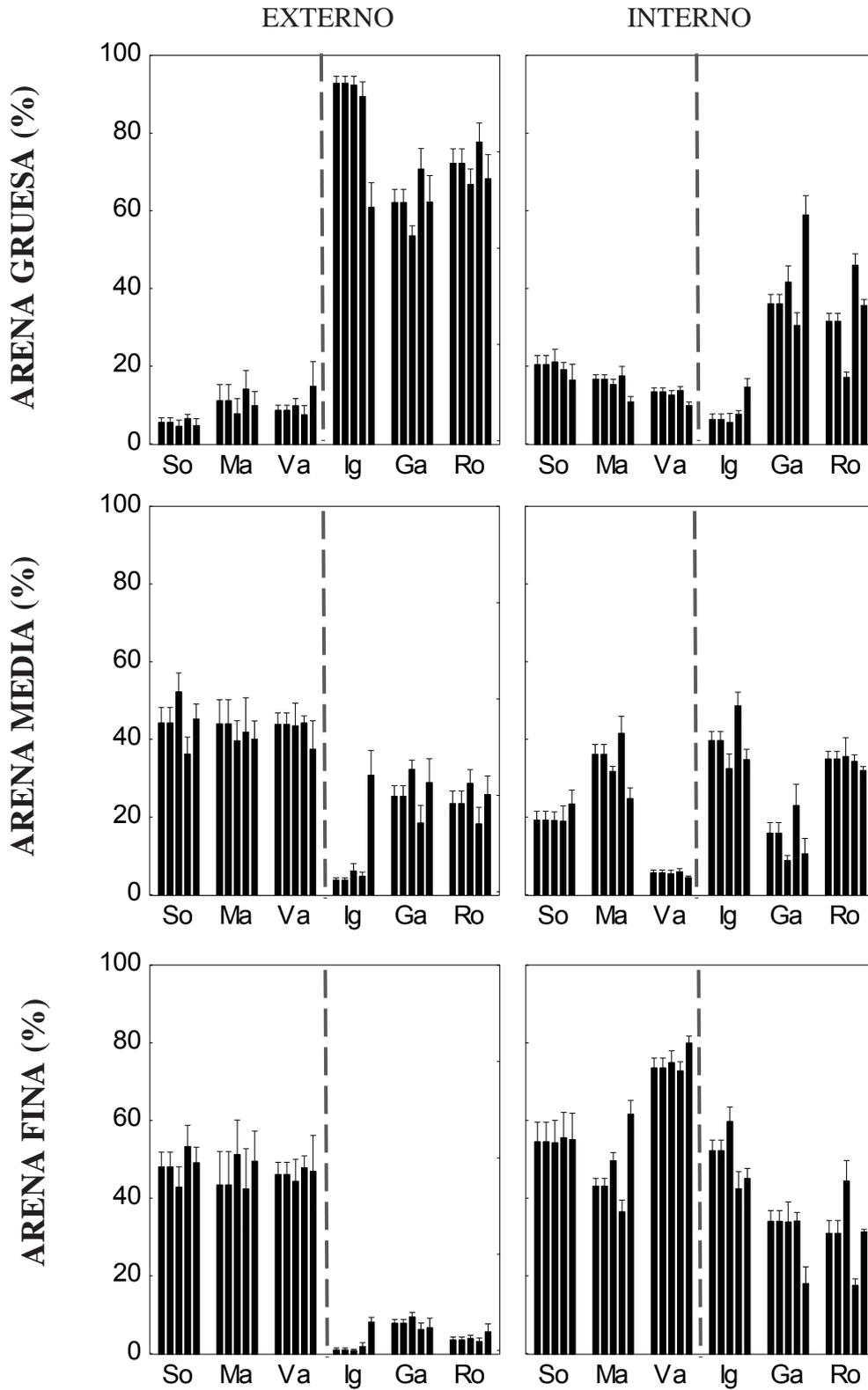


Figura 5. Proporción de arenas en los sedimentos de los sitios muestreados para las cinco campañas. Donde: So=Solís, Ma=Maldonado, Va=Valizas, Ig=José Ignacio, Ga=Garzón y Ro=Rocha. Cada barra representa una campaña (enero, abril, mayo, julio y octubre).

Contenido de materia orgánica del sedimento

El patrón de distribución de la materia orgánica total fue muy variable dependiendo del estuario, sector y del tiempo, lo cual fue evidenciado por una interacción significativa ExSxT (Tabla 7). Los arroyos presentaron mayores contenidos de materia orgánica en los sectores internos que en los sectores externos (excepto en el Arroyo Solís en el mes de enero), la laguna José Ignacio presentó el mismo patrón que el observado en los arroyos. En las lagunas Garzón y Rocha en cambio, el comportamiento de ambos sectores fue más variable (Figura 6). Sin embargo la interacción SxT muestra que los sectores internos a lo largo del tiempo siempre presentan mayor contenido de materia orgánica que los externos. En los diferentes sistemas analizados se observó variación temporal del contenido de materia orgánica total en los sedimentos (efecto significativo de T, Tabla 7), los valores mostraron un patrón descendente entre las campañas, siendo el porcentaje de materia orgánica enero>abril>mayo>julio>octubre. El mínimo valor para el período de estudio se encontró en el sector externo del Arroyo Solís (0.1 ± 0.06 %) en el mes de octubre y el máximo en el sector interno del Arroyo Maldonado (5.3 ± 1.41 %) en el mes de enero.

Tabla 7. ANOVA de cuatro vías para evaluar variaciones espaciales y temporales en el contenido de materia orgánica. Donde: CM= Cuadrados medios, Gl=Grados de libertad.

Efecto	Gl	CM	F	p
Habitat (H)	1	5.45	1.82	0.380
Estuario (E)	4	4.91	1.06	0.540
Tiempo (T)	4	42.96	7.90	0.013*
Sector (S)	1	80.02	15.98	0.069
H*T	4	1.72	0.47	no sig.
E*T	16	3.64	0.75	0.717
S*T	4	4.00	14.04	0.013*
H*S	1	9.84	7.64	0.657
E*S	4	5.87	1.27	0.329
Parcela(E*S)	24	1.00	0.81	0.717
H*S*T	4	0.29	0.06	0.993
E*S*T	16	4.87	3.94	0.000*
P*T	96	1.23	1.35	0.027*

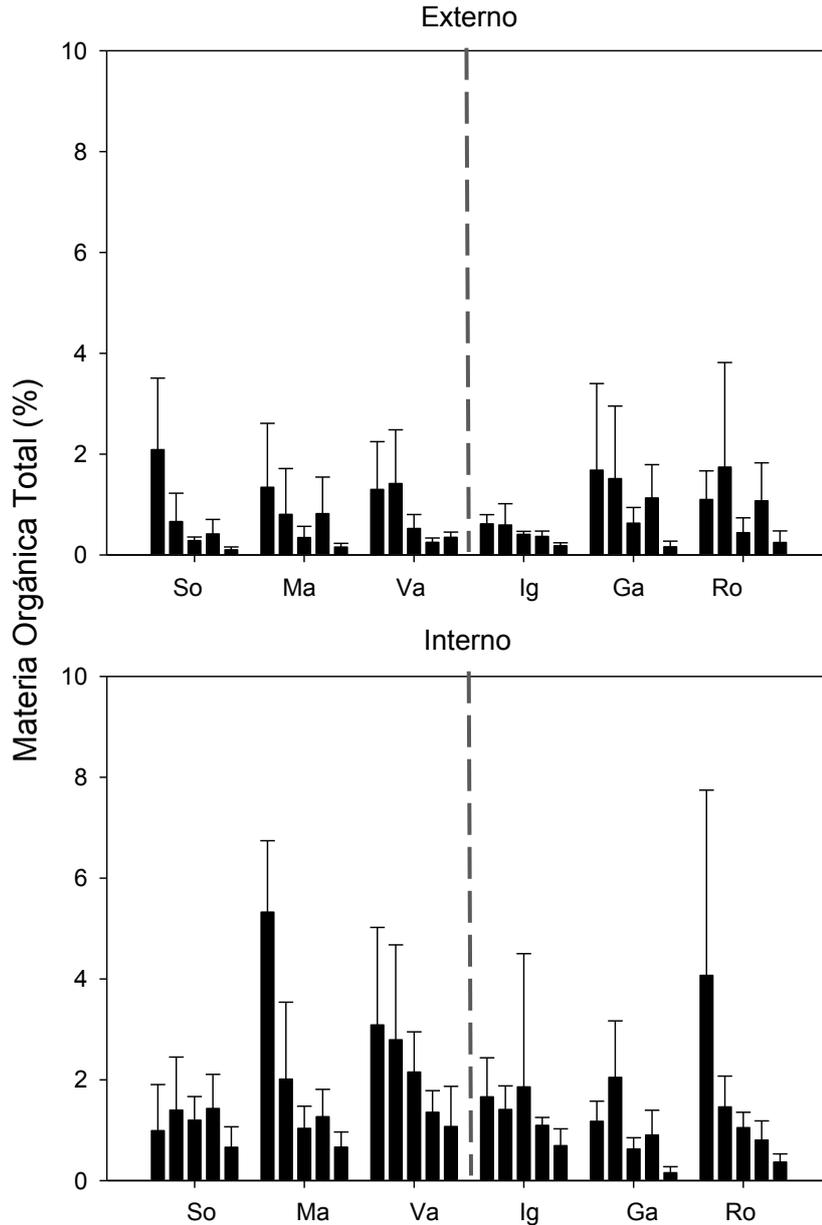


Figura 6. Contenido de materia orgánica total (%) en las zonas externas e internas de los sistemas estudiados (lagunas y arroyos) para las cinco campañas. Donde: So=Solís, Ma=Maldonado, Va=Valizas, Ig=José Ignacio, Ga=Garzón y Ro=Rocha. Cada barra por sitio representa una campaña (enero, abril, mayo, julio y octubre).

b) Efecto del tipo de hábitat, sector, parcela y tiempo sobre la biota

Durante las cinco campañas se identificaron un total de 208.673 individuos que se agruparon en 18 taxa, correspondientes a los Phylum Nematoda, Rotifera, Platelmines, Artropoda, Mollusca, Annelida, Tardigrada y Halacaroidea. Los nematodos fueron el grupo más abundante, 63%, seguido de copépodos 15%, ostrácodos 7%, poliquetos 6%, oligoquetos 3%, turbelarios 2% y tardígrados 1%. Los demás taxa presentaron una abundancia inferior al 1%

y el porcentaje de individuos no identificados fue inferior al 0,2% (Anexo I). Los nematodos al igual que los copépodos, poliquetos, ostrácodos y turbelarios estuvieron siempre presentes en los seis estuarios, mientras que los otros taxa fueron registrados en menor frecuencia ya sea en algún estuario o en alguna campaña (Anexo I). La mayor riqueza de taxa (8 taxa) se registró en Valizas, en réplicas de sectores externos e internos en el muestreo de enero, en réplicas del sector externo de Solís, José Ignacio y Garzón del muestreo de abril y en réplicas del sector interno de Rocha en los muestreos de julio y octubre. En cambio, la menor riqueza correspondió a solo un taxón en réplicas de los sectores externos de Maldonado (muestreo mayo), réplicas del sector interno de José Ignacio (mayo) y Maldonado (octubre).

En cuanto al análisis cualitativo de los nematodos en las muestras analizadas de los seis estuarios estudiados se encontraron un total de 4 órdenes, 12 familias, 21 géneros, 22 especies de nematodos marinos de vida libre (Anexo II). En el Anexo II se presentan imágenes y una breve descripción de las características morfológicas e información ecológica de las especies identificadas.

En cuanto a la riqueza de taxa no se registraron diferencias significativas en ninguno de los niveles analizados, si se detectaron diferencias de diversidad de taxa. La diversidad en los sectores externos fue significativamente mayor que en los sectores internos, patrón que se mantuvo en las cinco campañas, la diferencia entre sectores fue más marcada en las lagunas que en los arroyos y a su vez se registraron mayores diversidades en los arroyos que en las lagunas (Tabla 8). Se observó en la abundancia total una diferencia significativa a nivel de estuarios (Tabla 8), la mayor abundancia de individuos se registró en el arroyo Solís y la menor en el arroyo Valizas. La abundancia total presentó una variación temporal significativa, registrándose mayores valores (max. 3940 ind. cm²) en las campañas de abril y enero y las mínimas (min. 6 ind. cm²) en las campañas de julio y octubre (Tabla 8). La abundancia total presentó un valor medio de 700 ind. cm².

Tabla 8. ANOVA de cuatro vías para evaluar variación espacial y temporal en la diversidad y abundancia total. Donde: CM= Cuadrados medios, Gl=Grados de libertad.

Diversidad	Gl	CM	F	p
Hábitat (H)	1	4.159	4.134	0.094
Estuario (E)	4	0.656	1.807	0.213
Tiempo (T)	4	5.059	3.954	0.063
Sector (S)	1	9.370	9.437	0.027*
H*T	4	0.567	2.014	0.167
E*T	16	0.217	3.128	0.014*
S*T	4	0.847	6.311	0.051
H*S	1	0.197	0.702	0.442
E*S	4	0.216	1.721	0.214
Parcela(E*S)	24	0.155	1.568	0.065
H*S*T	4	0.134	1.937	0.153
E*S*T	16	0.069	0.702	0.786
P*T	96	0.099	1.889	0.000*
Abundancia total	Gl	CM	F	p
Hábitat (H)	1	1.74	0.071	0.800
Estuario (E)	4	19.75	5.294	0.009*
Tiempo (T)	4	9.01	0.757	0.590
Sector (S)	1	24.56	5.164	0.088
H*T	4	8.50	1.892	0.166
E*T	16	3.77	5.587	0.001*
S*T	4	4.79	3.428	0.130
H*S	1	3.86	2.833	0.191
E*S	4	0.64	0.607	0.665
Parcela(E*S)	24	1.16	1.482	0.093
H*S*T	4	1.40	2.074	0.132
E*S*T	16	0.67	0.861	0.614
P*T	96	0.78	1.580	0.002*

Cada estuario tuvo un comportamiento particular y significativamente distinto en cuanto a la variación de la abundancia de nematodos y de copépodos en el tiempo, no pudiéndose establecer ningún patrón particular (Tabla 9, Figura 7A, 7B y 8).

Los nematodos constituyeron el grupo dominante en todos los estuarios estudiados. En los arroyos se observaron abundancias significativamente mayores que en las lagunas (Tabla 9), a excepción del muestreo de enero donde se observó el patrón contrario. Además, en las cinco campañas se constató que su abundancia fue significativamente mayor en los sectores internos con respecto a los externos (Tabla 9, Figura 7A, 7B y 8).

Los copépodos, segundo grupo más abundante, presentaron en todos los estuarios en las cinco campañas, mayores abundancias en los sectores externos con respecto a los internos, a excepción de Valizas que presentó el patrón contrario (Tabla 9). Los ostrácodos presentaron diferencias significativas en la abundancia entre campañas (Tabla 9), mayores abundancias en abril y menores en octubre. En Solís, Maldonado y José Ignacio la abundancia de los sectores internos fue mayor que la de los externos, sin embargo en Garzón y Valizas se registró el patrón opuesto (Tabla 9 y Figura 7A, 7B).

Tabla 9. ANOVA de cuatro vías para evaluar variación espacial y temporal en las principales taxa. Donde: CM= Cuadrados medios, Gl=Grados de libertad.

Nematodos	Gl	CM	F	p
Hábitat (H)	1	0.1	0.00	0.949
Estuario (E)	4	13.7	2.46	0.113
Tiempo (T)	4	3.8	0.16	0.949
Sector (S)	1	149.8	18.66	0.008*
H*T	4	16.9	4.47	0.027*
E*T	16	4.4	3.02	0.017*
S*T	4	6.8	7.85	0.035*
H*S	1	4.8	2.32	0.263
E*S	4	2.7	0.51	0.731
Parcela(E*S)	24	4.9	4.48	0.000*
H*S*T	4	0.9	0.60	0.668
E*S*T	16	1.4	1.32	0.200
P*T	96	1.1	1.43	0.010*
Copépodos	Gl	CM	F	p
Hábitat (H)	1	13.55	0.362	0.590
Estuario (E)	4	41.61	1.447	0.299
Tiempo (T)	4	59.97	4.957	0.064
Sector (S)	1	26.52	1.383	0.303
H*T	4	10.08	0.760	0.572
E*T	16	14.29	3.851	0.005*
S*T	4	4.70	1.748	0.301
H*S	1	0.63	0.037	0.859
E*S	4	18.18	3.379	0.027*
Parcela(E*S)	24	3.31	2.014	0.009*
H*S*T	4	2.69	0.725	0.588
E*S*T	16	3.71	2.256	0.008*
P*T	96	1.64	1.317	0.039*
Ostracodos	Gl	CM	F	p
Hábitat (H)	1	82.55	3.13	0.149
Estuario (E)	4	25.23	1.21	0.423
Tiempo (T)	4	87.97	15.29	0.031*
Sector (S)	1	63.87	3.21	0.151
H*T	4	5.37	1.44	0.380
E*T	16	4.20	1.23	0.340
S*T	4	3.32	1.13	0.454
H*S	1	24.90	1.27	0.327
E*S	4	20.01	3.15	0.035*
Parcela(E*S)	24	5.10	2.38	0.002*
H*S*T	4	2.93	0.86	0.507
E*S*T	16	3.40	1.59	0.087
P*T	96	2.14	2.08	0.000*

El comportamiento de los poliquetos fue variable, dependiendo del estuario, sector y del tiempo, registrándose mayores abundancias en los sectores externos con respecto a los

internos en Solís, Maldonado, Valizas y José Ignacio en las campañas de enero y abril (Tabla 10). En las campañas de mayo, julio y octubre se observó el patrón opuesto. En Garzón la abundancia de poliquetos fue siempre superior en los sectores externos mientras que en Rocha se observó lo contrario (excepto en enero, donde externo>interno) (Figura 7). Los poliquetos presentaron de forma general mayores abundancias en las campañas de enero y abril, mientras que las menores fueron registradas en julio y octubre (Tabla 10).

Los oligoquetos, si bien estuvieron presentes en las cinco campañas, en las dos primeras solo fueron registrados en Valizas y en las restantes fueron colectados en los seis estuarios. La abundancia de este grupo siempre fue mayor en los sectores externos que en los internos en todas las campañas y en todos los estuarios (Tabla 10).

Los turbelarios presentaron diferencias significativas en la abundancia entre estuarios (Tabla 10), siendo mayor la variación dentro de las lagunas y dentro de los arroyos que la variación entre tipo de estuario (arroyo vs. laguna).

Tabla 10. ANOVA de cuatro vías para evaluar variación espacial y temporal en las principales taxa. Donde: CM= Cuadrados medios. Gl=Grados de libertad.

Poliquetos	Gl	CM	F	p
Hábitat (H)	1	53.6	20.61	no sig.
Estuario (E)	4	2.6	0.203	0.931
Tiempo (T)	4	128.7	7.985	0.023*
Sector (S)	1	7.7	0.483	0.519
H*T	4	4.8	0.477	0.752
E*T	16	10.6	3.741	0.006*
S*T	4	13.6	5.987	0.056
H*S	1	0.2	0.047	0.844
E*S	4	5.2	1.519	0.236
Parcela(E*S)	24	1.6	1.607	0.056
H*S*T	4	2.3	0.803	0.541
E*S*T	16	2.8	2.839	0.001*
P*T	96	1.0	1.397	0.016*
Oligoquetos	Gl	CM	F	p
Hábitat (H)	1	12.98	3.388	0.216
Estuario (E)	4	3.65	0.377	0.817
Tiempo (T)	4	78.65	7.253	0.165
Sector (S)	1	91.90	4.424	0.080
H*T	4	3.84	0.420	0.790
E*T	16	3.66	1.610	0.175
S*T	4	14.77	1.901	0.275
H*S	1	2.78	0.202	0.669
E*S	4	8.28	3.235	0.043*
Parcela(E*S)	24	1.57	1.223	0.243
H*S*T	4	7.77	3.418	0.033*
E*S*T	16	2.27	1.772	0.046*
P*T	96	1.28	1.839	0.000*
Turbelarios	Gl	CM	F	p
Hábitat (H)	1	0.26	0	0.922
Estuario (E)	4	19.23	6.0	0.036*
Tiempo (T)	4	25.80	4.5	0.257
Sector (S)	1	43.09	353.2	0.931
H*T	4	8.65	1.6	0.299
E*T	16	4.02	1.7	0.157
S*T	4	0.94	0.2	0.901
H*S	1	11.20	3.6	0.198
E*S	4	1.58	0.7	0.627
Parcela(E*S)	24	1.78	1.0	0.501
H*S*T	4	3.91	1.6	0.217
E*S*T	16	2.40	1.3	0.202
P*T	96	1.82	1.4	0.024*

No se observaron tardígrados en los sectores internos en los arroyos en ninguna de las campañas, mientras que en las lagunas estuvieron presentes en ambos sectores en todas las

campañas (diferencias significativas en HxSxT), a excepción de julio donde no se observaron individuos (Tabla 11). Se registraron mayores abundancias en los sectores externos con respecto a los internos.

La mayoría de los taxa de abundancias inferiores al 1% no presentaron ningún patrón espacial ni temporal particular (rotíferos, cladóceros, isópodos, ácaros, zoea, plecópteros, halacaroideos y tanaidaceos). Sin embargo los bivalvos presentaron diferencias significativas entre sectores, siendo mayor la abundancia en los internos que en los externos, en los arroyos para las cinco campañas y en las lagunas a excepción de las campañas de mayo y octubre (HxSxT, Tabla 10). La abundancia de gasterópodos varió temporalmente en cada estuario (diferencias significativas en ExT) y la abundancia de anfípodos fue mayor en los sectores externos que en los internos en todos los estuarios en los que estos organismos estuvieron presentes y en las cinco campañas (ExS y ExSxT, Tabla10). Todos los taxa presentaron diferencias significativas en su abundancia entre parcelas, de igual modo ocurrió con la abundancia total y diversidad (Tabla 8, 9, 10, 11).

Tabla 11. ANOVA de cuatro vías para evaluar variación espacial y temporal en las principales taxa. Donde: CM= Cuadrados medios, Gl=Grados de libertad..

Tardigrados	Gl	CM	F	p
Hábitat (H)	1	5.44	1.233	0.311
Estuario (E)	4	2.74	1.023	0.484
Tiempo (T)	4	1.17	0.639	0.709
Sector (S)	1	13.07	4.167	0.096
H*T	4	2.45	1.193	0.423
E*T	16	0.78	1.342	0.282
S*T	4	1.24	0.666	0.649
H*S	1	7.73	2.056	0.203
E*S	4	2.48	1.228	0.329
Parcela(E*S)	24	2.02	3.493	0.000*
H*S*T	4	1.86	3.212	0.041*
E*S*T	16	0.58	1.001	0.463
P*T	96	0.58	1.735	0.000*

Tabla 11 continuación.

Bivalvos	Gl	CM	F	p
Hábitat (H)	1	5.139	1.26	0.316
Estuario (E)	4	3.420	2.16	0.135
Tiempo (T)	4	4.334	2.94	0.189
Sector (S)	1	0.742	0.73	0.426
H*T	4	1.554	1.31	0.310
E*T	16	0.889	9.35	0.000*
S*T	4	0.316	0.80	0.583
H*S	1	0.579	0.53	0.493
E*S	4	0.789	80.13	0.791
Parcela(E*S)	24	0.117	0.58	0.937
H*S*T	4	0.395	4.16	0.017*
E*S*T	16	0.095	0.47	0.956
P*T	96	0.202	1.41	0.013*
Gasterópodos	Gl	CM	F	p
Hábitat (H)	1	0.031	0.038	0.874
Estuario (E)	4	1.349	1.177	0.377
Tiempo (T)	4	1.837	1.815	no sig
Sector (S)	1	0.278	1.373	0.531
H*T	4	0.467	0.375	0.821
E*T	16	1.012	2.888	0.021*
S*T	4	0.068	0.116	0.970
H*S	1	1.439	2.002	0.242
E*S	4	0.485	1.645	0.245
Parcela(E*S)	24	0.181	0.765	0.770
H*S*T	4	0.584	1.666	0.207
E*S*T	16	0.351	1.480	0.123
P*T	96	0.237	1.270	0.063
Anfípodos	Gl	CM	F	p
Hábitat (H)	1	12.67	1.824	0.253
Estuario (E)	4	6.63	1.241	0.402
Tiempo (T)	4	3.32	0.846	0.552
Sector (S)	1	7.51	1.388	0.300
H*T	4	2.54	1.576	0.337
E*T	16	2.23	1.466	0.226
S*T	4	2.29	2.533	0.195
H*S	1	5.65	1.405	0.326
E*S	4	4.64	3.428	0.042*
Parcela(E*S)	24	0.11	0.401	0.994
H*S*T	4	0.91	0.596	0.671
E*S*T	16	1.52	5.463	0.000*
P*T	96	0.28	2.161	0.000*

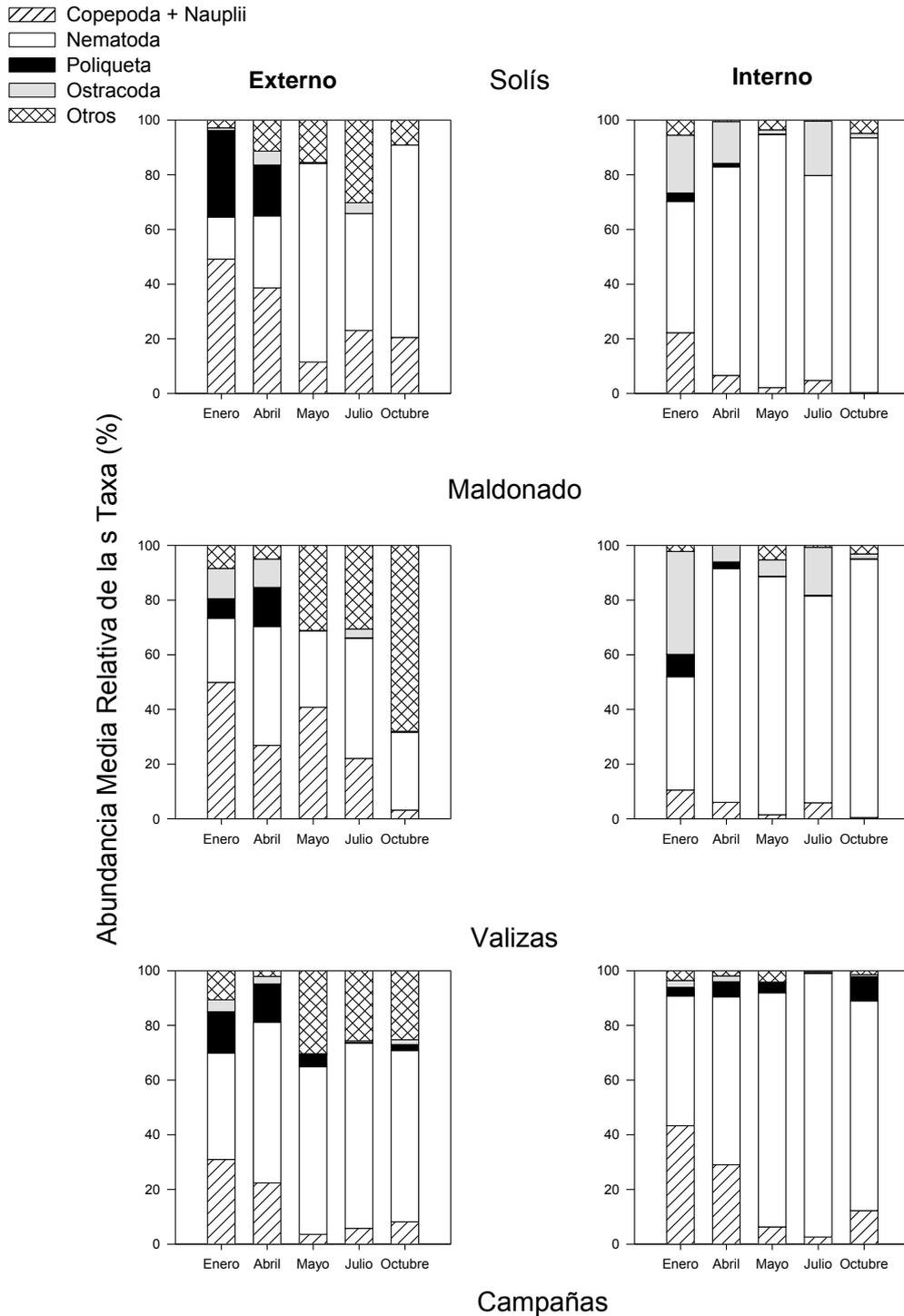


Figura 7A. Abundancia media relativa (%) de los taxa presente en los arroyos en las cinco campañas. Donde el grupo “otros” está compuesto por las taxa: Turbelarios, Rotíferos, Tardígrados, Gasterópodos, Bivalvos, Oligoquetos, Tanaidaceos, Isópodos, Anfípodos, Halacaroides, Ácaros, Zoea de Crustáceo, Crustáceos Decápodos y Plecópteros.

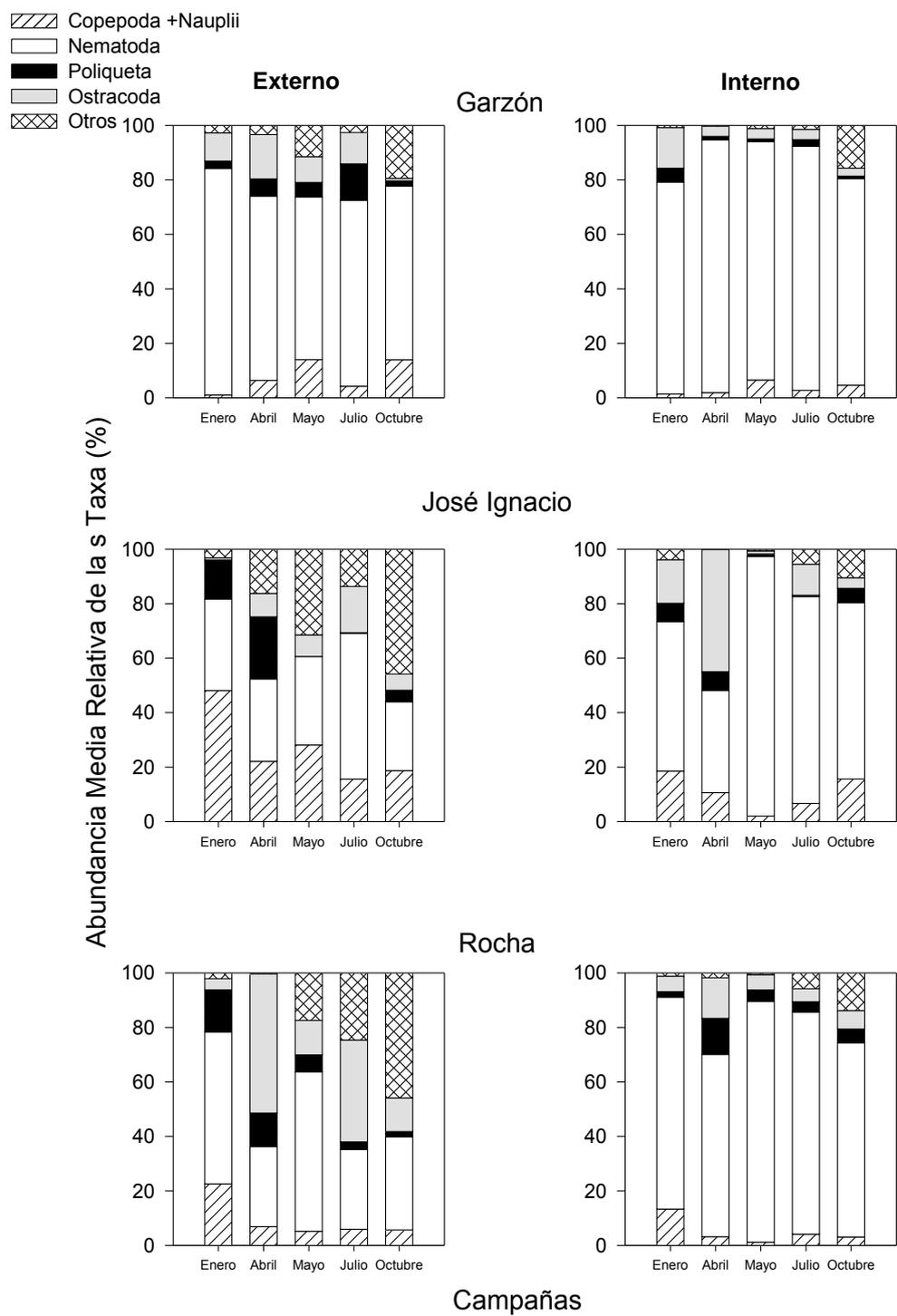


Figura 7B. Abundancia media relativa (%) de los taxa presentes en las lagunas en las cinco campañas. Donde el grupo “otros” está compuesto por las taxa: Turbelarios, Rotíferos, Tardígrados, Gasterópodos, Bivalvos, Oligoquetos, Tanaidaceos, Isópodos, Anfípodos, Halacaroideos, Ácaros, Zoa de Crustáceo, Crustáceos Decápodos y Plecópteros.

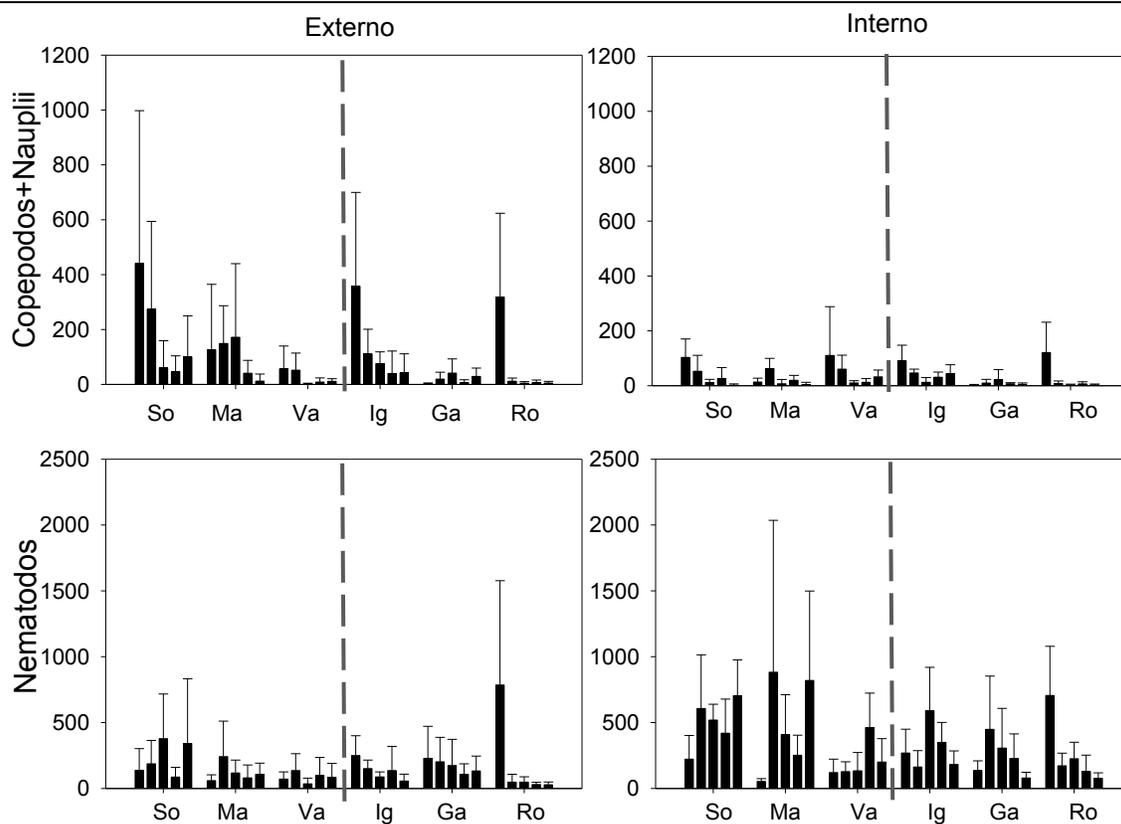


Figura 8. Abundancia media (n° de individuos en 10 cm² de sedimento) de los dos taxa más representativos en los seis estuarios estudiados. Donde: So=Solís, Ma=Maldonado, Va=Valizas, Ig=José Ignacio, Ga=Garzón y Ro=Rocha. Cada barra por sitio representa una campaña (enero, abril, mayo, julio y octubre).

En los ANCOVA se mantienen los resultados de significancia observados en los ANOVA de todas las taxa, excepto en los nematodos donde los ANCOVA no muestran diferencias significativas en el nivel de los sectores. Además, en algunas taxa (ostrácodos, bivalvos, oligoquetos, tardigrados) en los ANCOVA se detectaron diferencias significativas que en los ANOVA no aparecieron (Tabla 12).

Tabla 12. ANCOVA (separate slopes model) para evaluar el efecto de la morfología del hábitat y del sector en las principales taxas. Donde: CM= Cuadrados medios, Gl=Grados de libertad.

	Gl	Hábitat				Sector				Hábitat*Sector			
		CM	F	p	ANOVA vs ANCOVA	CM	F	p	ANOVA vs ANCOVA	CM	F	p	ANOVA vs ANCOVA
Diversidad	1	0.16	2.03	0.16	=	0.03	0.43	0.00*	=	0.03	0.37	0.54	=
Abund. total	1	0.43	0.59	0.44	=	0.44	0.61	0.44	=	0.59	0.81	0.37	=
Nematodos	1	1.17	0.98	0.32	=	0.35	0.3	0.57	≠	0.58	0.48	0.49	=
Copépodos	1	0.05	0.03	0.87	=	2.24	1.15	0.28	=	2.4	1.23	0.27	=
Ostrácodos	1	14.46	7.84	0.00*	≠	3.68	2	0.16	=	37.4	20.28	0.00*	≠
Poliquetos	1	1	0.85	0.36	=	0.7	0.61	0.44	=	0.90	0.78	0.38	=
Oligoquetos	1	0.68	0.57	0.45	=	2.29	1.94	0.17	=	8.44	7.15	0.00*	≠
Turbelarios	1	1.41	0.80	0.37	=	2.22	1.26	0.26	=	2.15	1.23	0.27	=
Bivalvos	1	0.25	1.39	0.24	=	0.29	1.59	0.21	=	0.86	4.73	0.03*	≠
Gasterópodos	1	0.82	3.33	0.07	=	0.23	0.93	0.34	=	0.19	0.77	0.38	=
Anfípodos	1	0.001	0	0.96	=	0.10	0.28	0.60	=	0.10	0.27	0.60	=
Tardígrados	1	4.55	10.1	0.00*	≠	2.30	5.11	0.02*	≠	1.76	3.91	0.05*	≠

≠ ANOVA significativo y ANCOVA no significativo – biota estructurada por variables ambientales

≠ ANOVA no significativo y ANCOVA significativo – efecto de la morfología oculto por las variables ambientales

= Resultado de ANOVA y ANCOVA coincidentes – biota estructurada por morfología

Los análisis de proximidad nMDS mostraron que no hay tendencias de variación espacial en las asociaciones de taxa analizadas, no se distinguen diferencias en el ensamble de los taxa de acuerdo al tipo de hábitat o al sector (Figura 9).

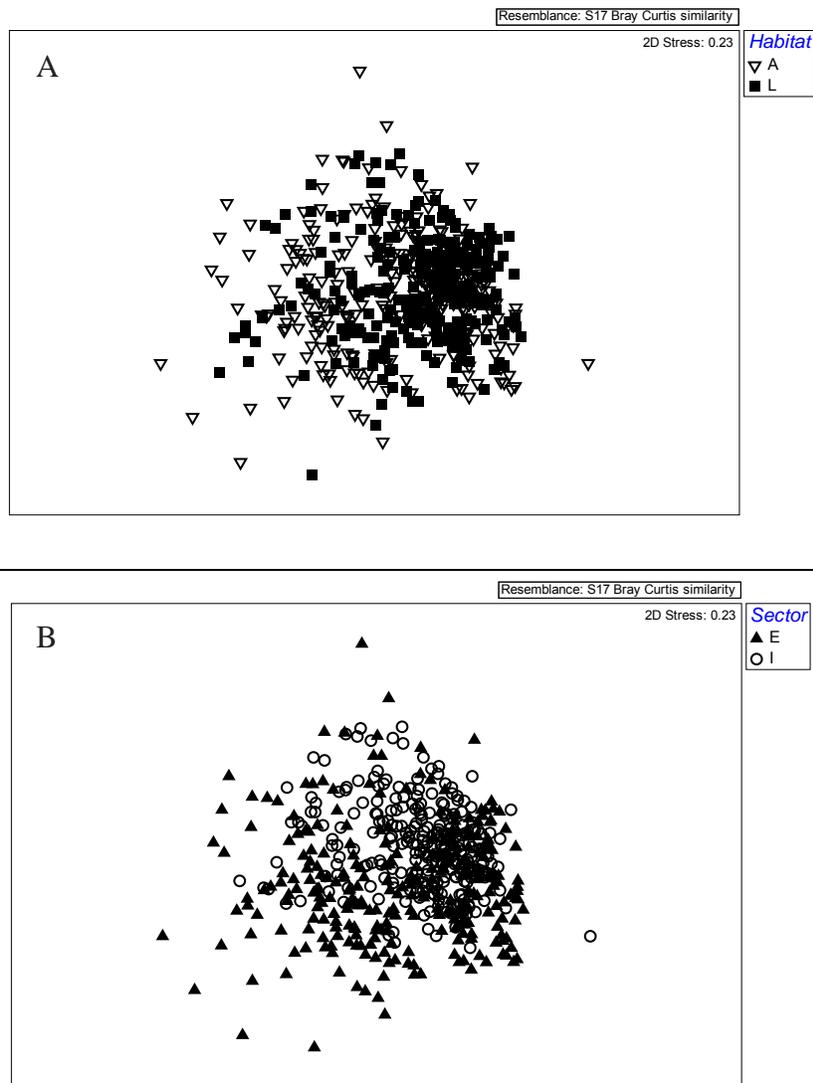


Figura 9. Diagrama nMDS. Análisis realizado sobre la matriz de los taxa de meiofauna en todos los estuarios considerando los cinco muestreos. Cada punto corresponde a una réplica. **A** Se distingue entre réplicas por tipo de hábitat y **B** por sector. Donde: A= arroyo, L= laguna, E= externo e I= interno.

c) Efecto del hábitat y sector sobre la relación entre la fauna y las variables ambientales

Las relaciones de las abundancias de los taxa con las variables abióticas se exploraron mediante regresiones lineales múltiples, en los distintos niveles espaciales, por lo que se consideraron todos los datos juntos (todo), por sectores: Externo (E), Interno (I), por tipo de hábitat: Laguna (L), Arroyo (A), por sector de hábitat: Laguna Externo (LE), Laguna Interno (LI), Arroyo Externo (AE), Arroyo Interno (AI). Los rotíferos, cladóceros, ácaros, isópodos,

zoea, tanaidaceos, halacaroides y plec6pteros no fueron incluidos en estos an6lisis por no presentar diferencias significativas en su abundancia en ninguno de los niveles espaciales analizados (parte b de los resultados). Las variables abi6ticas elegidas para cada grupo de regresiones se presentan en la tabla 13.

Tabla 13. Variables abi6ticas utilizadas en las regresiones lineales m6ltiples. Donde: G= grava, F= fango, MO= materia org6nica, AG= arena gruesa, AM= arena media, AF= arena fina, T= temperatura, C= conductividad.

Escala en la que se realiz6 la regresi6n lineal	Variables abi6ticas incluidas
Todos los datos	G-AM-AG-F-MO-T-C
Arroyo	Todas las variables
Laguna	G-AM-AG-F-MO-T-C
Externo	G-AM-AG-F-MO-T-C
Interno	Todas las variables
Arroyo Externo	Todas las variables
Arroyo Interno	G-AM-AG-F-MO-T-C
Laguna Externa	G-AG-F-MO-T-C
Laguna Interna	Todas las variables

De forma general se observ6 que la varianza explicada por las regresiones supera el 25% en la mayoría de los casos. El efecto de las variables ambientales sobre la biota depende del tipo de h6bitat y del sector, en varios casos una misma variable ambiental se correlaciona con un mismo tax6n con distinto signo en distintas escalas o incluso se correlaciona en una escala mientras que en las otras no presenta efecto en el tax6n (Tabla 14).

La temperatura es la variable predictora que entra en todos los modelos de regresi6n y presenta una alta correlaci6n con los taxones, lo que es evidenciado por el alto valor del coeficiente beta. Esta variable refleja la variaci6n temporal de la abundancia de los organismos. Las dem6s variables predictoras (fracciones de sedimento, MO y conductividad) son poco incluidas en los modelos y cuando lo son presentan valores de beta bajos, tienden a

explicar tan solo una parte de la variación espacial de los taxa (Tabla 14). Las arenas (fina, gruesa y media) resultaron ser las fracciones de sedimento más incluidas en los modelos.

No es posible establecer un patrón entre las abundancias de los taxa y las fracciones de sedimento ya que estas cambian en cada nivel analizado.

El porcentaje de varianza explicada aumenta a medida que se aumenta la resolución espacial, por tanto en un sector o en un tipo de hábitat (laguna o arroyo) la varianza explicada por el modelo de regresión es mayor que cuando se consideran todos los datos juntos, a excepción de los modelos en los que solo se incluyó una variable, en los cuales la varianza explicada fue muy baja (Tabla 14).

Tabla 14. Regresiones múltiples entre las variables ambientales y abundancia de los principales taxa de meiofauna, diversidad y abundancia total. Para las cinco campañas aplicado en las distintas escalas (en todos los casos $p < 0.05$). Con los valores de β respectivos y en rojo se resaltan los valores de R^2 que superan el 25%.

Taxa	Escala	Grava	AG	AM	AF	Fango	MO	T	Cond.	R^2
Copépodos	todos						-0.10	0.29	0.28	0.18
	externo	0.13				-0.15	-0.19	0.34	0.20	0.22
	interno							0.30	0.18	0.22
	laguna								0.52	0.29
	arroyos		-0.76	-1.1	-1.3		-0.14	0.61		0.30
	LE		0.17				-0.26	0.20	0.40	0.32
	LI								0.57	0.32
	AE	0.27	-0.32			-0.23		0.40		0.29
AI						0.18	-0.18	0.77	-0.24	0.38
Nematodos	todos	0.16	-0.09			0.19				0.09
	externo							0.32		0.11
	interno		-0.21					-0.17	0.22	0.08
	laguna	0.17	-0.43						0.24	0.29
	arroyos		0.62	0.91	1.02	0.31	-0.24			0.15
	LE	0.28						0.31		0.25
	LI	0.20				0.29	-0.15	0.24	0.36	0.26
	AE							0.23		0.04
AI			0.17			-0.44			0.25	
Poliquetos	todos		0.17			-0.08		0.56	0.12	0.39
	externo	0.13	0.22					0.63	0.13	0.52
	interno					-0.17		0.45	0.13	0.29
	laguna		0.10				-0.12	0.45	0.26	0.34
	arroyos		-0.35					0.71		0.48
	LE	0.17	0.15					0.52	0.23	0.46
	LI			0.32				0.45		0.26
	AE	0.19				0.13		0.74		0.62
AI							0.62		0.40	
Ostrácodos	todos	0.10	0.24	0.15				0.33		0.15
	externo		0.37			0.13		0.30		0.24
	interno	0.19		0.54	0.22			0.46		0.27
	laguna							0.25	0.13	0.14
	arroyos		0.27					0.44	-0.14	0.24
	LE					0.21		0.19		0.10
	LI		-0.90		-0.56			0.39		0.35
	AE		0.28					0.46		0.25
AI	-0.25	0.38	0.21		-0.22	-0.18	0.62	-0.34	0.37	
Bivalvos	todos		-0.11			0.15		0.36		0.19
	externo		-0.15					0.41		0.15
	interno			-0.26		0.17		0.29		0.29
	laguna	0.21						0.20		0.06
	arroyos			-0.18				0.48		0.27
	LE	0.19								0.06
	LI							0.26		0.07
	AE							0.62		0.24
AI			-0.37				0.45		0.39	
Oligoquetos	todos	-0.14	0.10				-0.11	-0.42		0.27
	externo						-0.12	-0.53		0.36
	interno		0.21			0.13		-0.38		0.13
	laguna	-0.16	0.23					-0.31		0.30
	arroyos			0.16				-0.57		0.36
	LE							-0.51		0.33
	LI	-0.61		-0.69						0.24
	AE							-0.55		0.39
AI		0.16			-0.16		-0.75	0.40	0.39	

Tabla 14. Continuación

Taxa	Escala	Grava	AG	AM	AF	Fango	Mo	T	Cond.	R ²
Anfípodos	todos	-0.15	0.27	-0.21		-0.15			0.08	0.18
	externo			-0.30						0.20
	interno	-0.14				-0.18				0.05
	laguna	-0.22		-0.36						0.17
	arroyos								0.14	0.03
	LE		0.43							0.18
	LI	-0.19								0.04
AE										
AI	-0.18									0.04
Abundancia total	todos					0.10	-0.10	0.21	0.16	0.11
	externo	0.13					-0.19	0.43		0.21
	interno						-0.13		0.19	0.15
	laguna		-0.36	-0.23				0.19	0.39	0.30
	arroyos					0.14	-0.29	0.28	0.34	0.10
	LE	0.18					-0.20	0.35	0.32	0.35
	LI	0.20	-0.41				0.22		0.32	0.39
AE	0.18						0.40		0.14	
AI	-0.37	0.33			-0.21	-0.48			0.30	
Diversidad	todos	-0.13	0.31	0.15		-0.18		0.36	0.16	0.37
	externo		0.49	0.22			-0.13	0.32		0.21
	interno					-0.20		0.45	0.20	0.43
	laguna	-0.30	0.24					0.26	0.17	0.29
	arroyos			0.25				0.50	0.13	0.41
	LE		0.20							0.11
	LI	-0.19					0.18	0.44		0.37
AE					-0.27		0.50		0.26	
AI							0.60	0.17	0.55	
Turbelarios	todos	-0.09					-0.12	-0.22	0.20	0.12
	externo							-0.15		0.05
	interno						-0.13	-0.34	0.42	0.17
	laguna							-0.37	0.35	0.17
	arroyos						-0.17			0.10
	LE	-0.23						-0.24	0.21	0.08
	LI						-0.16	-0.48	0.46	0.29
AE										
AI						-0.19		0.19	0.72	
Tardígrados	todos			0.21				0.12		0.07
	externo			0.27			-0.17	0.16		0.10
	interno						0.18			0.04
	laguna		0.23				0.12		0.13	0.04
	arroyos		-0.63	-1.4	-1.7	-0.26	-0.16	0.21		0.19
	LE								0.19	0.03
	LI							0.29		0.07
AE					-0.31	-0.29	0.24		0.18	
AI										
Gasterópodos	todos					0.22				0.04
	externo									
	interno									
	laguna					0.14				0.02
	arroyos	-0.26	0.19					0.18		0.04
	LE									
	LI									
AE	-0.19	0.20			0.22				0.08	
AI					0.17				0.02	

En los percentiles 95 y 5 de las abundancias de los principales taxa se observan algunas tendencias respecto a los rangos de las fracciones de sedimento. En las lagunas la abundancia máxima de los copépodos presentó picos cuando las fracciones de arena fina y arena media presentaron valores medios-altos, 80 y 60% respectivamente (Figura 10). Si bien en los arroyos se observan picos en valores medio-altos de arena media (60%) y arena fina (50 y 75%) como en las lagunas, el pico máximo se da cuando la grava ronda el 20% (Figura 10). En el caso de las abundancias mínimas (percentil 5), esta correspondió a cero individuos y ocurrió a diferentes proporciones de las fracciones de sedimento. Se registraron organismos (menor a 6 individuos) únicamente cuando las fracciones de grava rondaron el 30% y la arena gruesa presentó valores de 20% y 40% en las lagunas. Mientras que en los arroyos se registraron organismos cuando la arena fina estuvo en una proporción del 90% y cuando la arena media presentó una proporción del 75% (Figura 10).

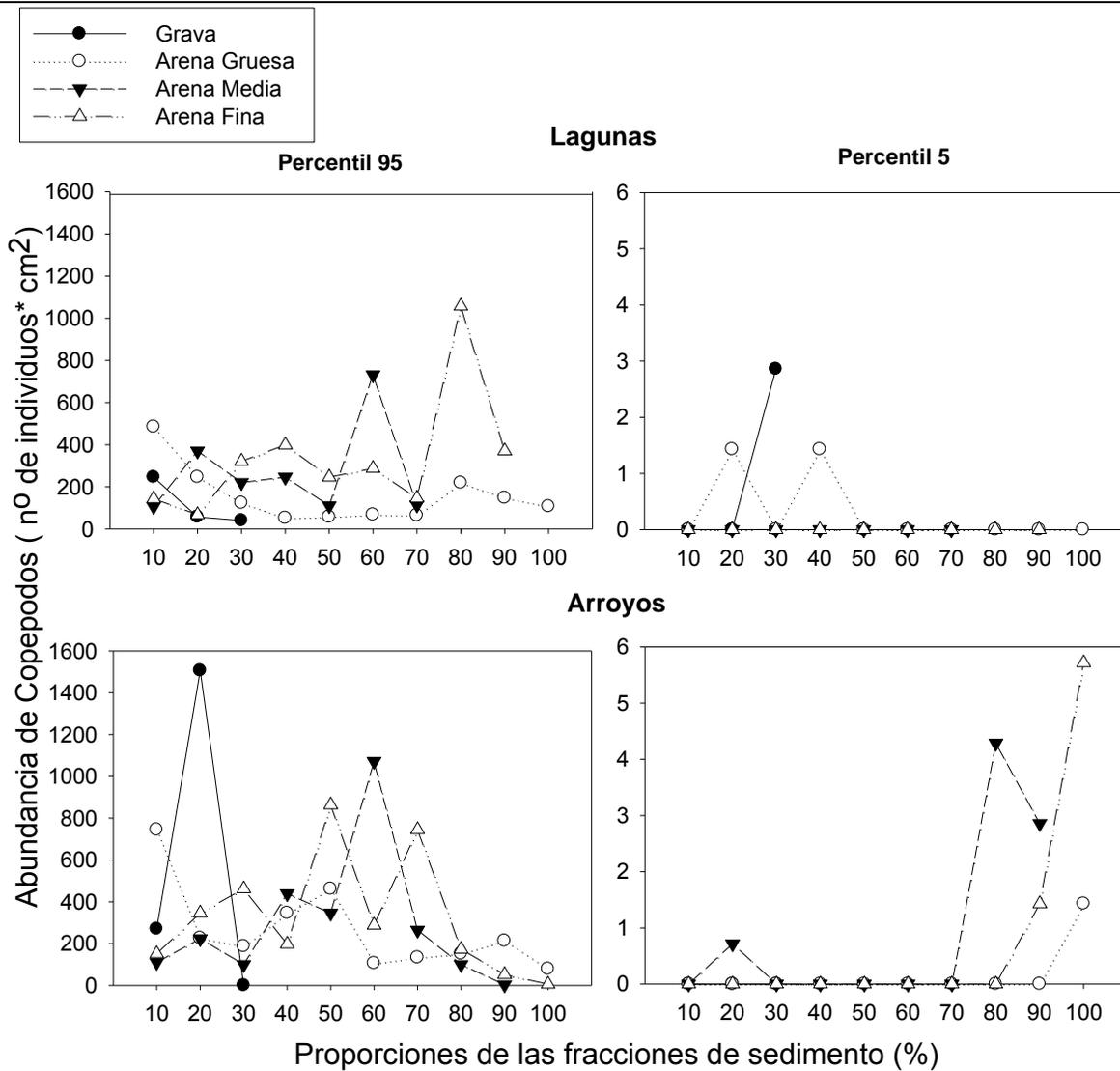


Figura 10. Abundancias máximas (percentil 95) y mínimas (percentil 5) de copépodos en las lagunas y arroyos en relación a las proporciones de las fracciones de sedimento. Donde la ausencia de puntos corresponde a la ausencia de muestras con esa proporción de sedimento (ej: Siempre Grava \leq 30%).

En las lagunas la abundancia máxima de nematodos presentó tres picos, uno cuando la fracción de arena media presentó valores altos (70%) y los otros dos cuando la arena gruesa y arena media presentaron valores que rondaron el 30% (Figura 11). La abundancia de nematodos aumentó de forma general a medida que aumentó la proporción de la arena media y disminuyó a medida que aumentó la proporción de la arena gruesa y fina. En los arroyos no se distingue un patrón claro entre la abundancia y las fracciones granulométricas, a excepción de la arena media. El comportamiento de la abundancia con respecto a esta fracción es de aumentar hasta el rango de 50% y luego disminuir (Figura 11). En el caso de las abundancias

mínimas (percentil 5), esta presentó dos picos en las lagunas, uno cuando la grava rondó el 20% y el otro cuando la arena fina tuvo una proporción de 80%, con esta última la tendencia es aumentar hasta alcanzar el máximo en 80% y luego disminuir. En los arroyos se observa un pico con la grava alrededor del 30% (Figura 11).

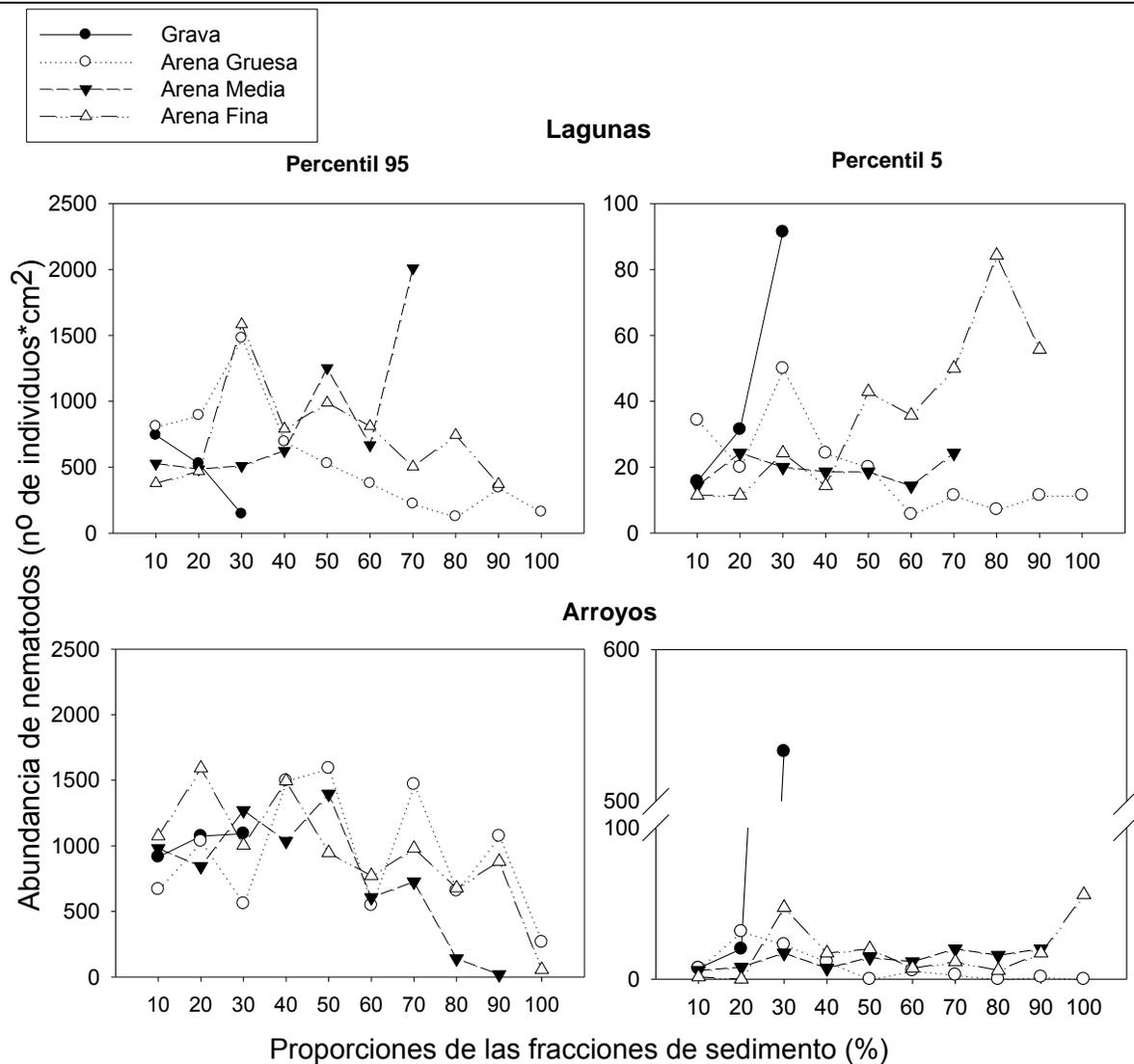


Figura 11. Abundancias máximas (percentil 95) y mínimas (percentil 5) de nematodos en las lagunas y arroyos en relación a las proporciones de las fracciones de sedimento. Donde la ausencia de puntos corresponde a la ausencia de muestras con esa proporción de sedimento (ej: Siempre Grava \leq 30%).

En las lagunas la abundancia máxima de poliquetos presentó un pico cuando la proporción de arena fina rondó el 90%, sin embargo en los arroyos se observaron dos picos, uno a valores bajos de grava (20%) y otro en valores altos de arena media (60%) (Figura 12). En el caso de las abundancias mínimas, en las lagunas se observaron dos picos, en el rango de 30% de grava

y en el 90% arena fina, mientras que en los arroyos sólo se registraron individuos cuando la arena media rondó el 90% (Figura 12).

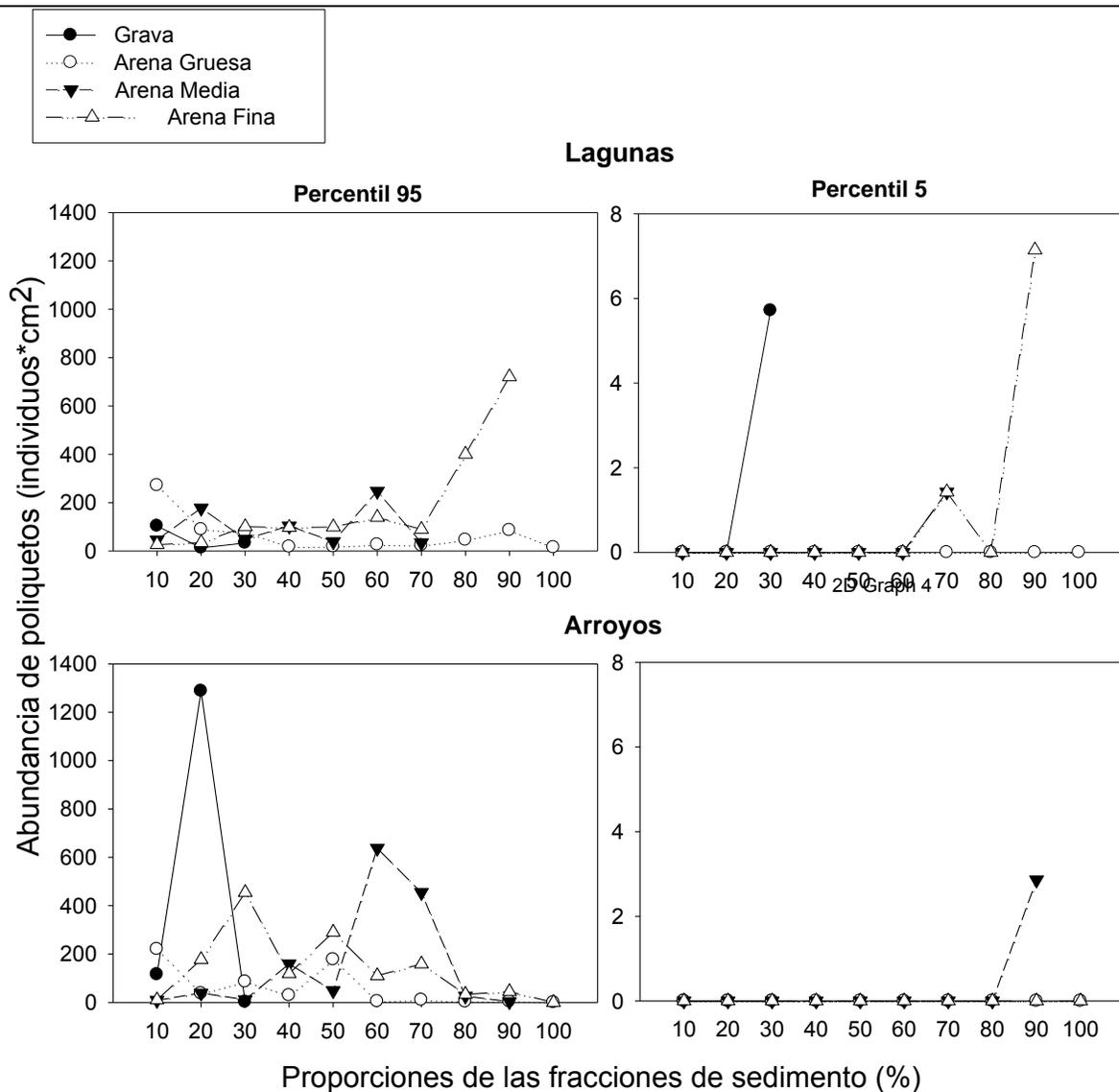


Figura 12. Abundancias máximas (percentil 95) y mínimas (percentil 5) de poliquetos en las lagunas y arroyos en relación a las proporciones de las fracciones de sedimento. Donde la ausencia de puntos corresponde a la ausencia de muestras con esa proporción de sedimento (ej: Siempre Grava \leq 30%).

En las lagunas la abundancia máxima de ostrácodos presentó un pico cuando la proporción de arena fina fue alrededor del 70%, sin embargo en los arroyos se observaron dos picos, uno a valores medios de arena fina 50% y otro en valores altos de arena media (60%) (Figura 13). En el caso de las abundancias mínimas, en las lagunas se observa un pico en el rango de 90% de arena fina (Figura 13), mientras que en los arroyos no se registraron organismos en este percentil de abundancia.

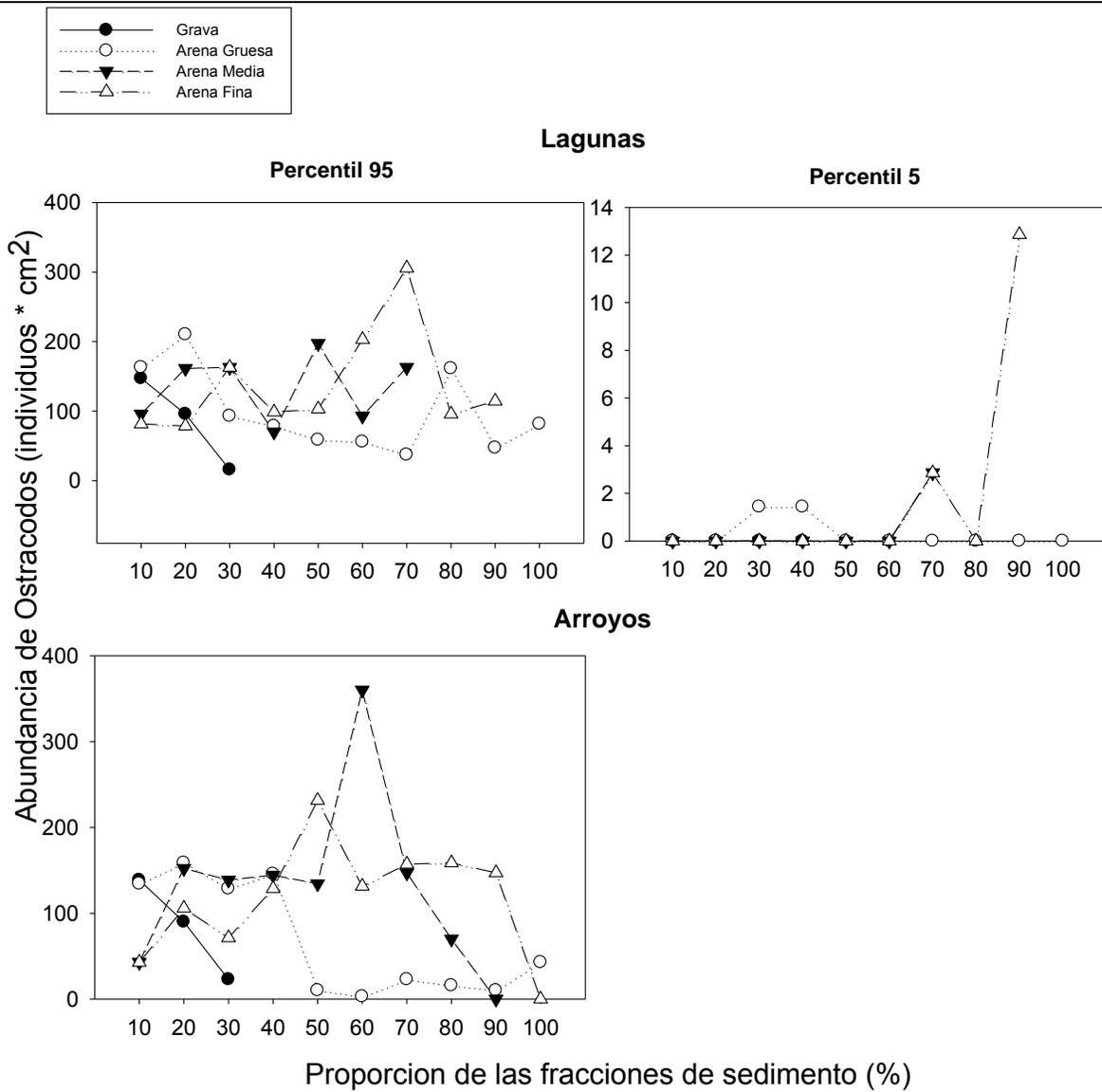


Figura 13. Abundancias máximas (percentil 95) y mínimas (percentil 5) de ostrácodos en las lagunas y arroyos en relación a las proporciones de las fracciones de sedimento. Donde la ausencia de puntos corresponde a la ausencia de muestras con esa proporción de sedimento (ej: Siempre Grava \leq 30%).

DISCUSIÓN

Esta tesis constituye el primer aporte al conocimiento de la estructura de las comunidades de meiofauna de los sistemas estuarinos costeros uruguayos y la primera aproximación a la taxonomía de la nematofauna de vida libre de estos sistemas.

En este trabajo se demostró que existe variación temporal y espacial en la estructura de las comunidades meiobentónicas en los sistemas estuarinos costeros analizados.

Las diferencias en las variables ambientales entre los tipos de hábitats y sectores analizados, explican tan solo una parte de los patrones de composición y abundancia de las comunidades meiobentónicas. En tal sentido, nuestros resultados nos permiten rechazar las hipótesis planteadas. En el caso de la primer hipótesis, la diferencia en la abundancia de organismos se da entre hábitats réplicas (entre sitios) y no entre tipos de hábitat (lagunas vs. arroyos). Con respecto a la segunda hipótesis, si bien hay diferencias entre los sectores en cuanto a la abundancia de los taxa esta no puede ser explicada tan solo con las características abióticas analizadas.

A continuación, se detallan las características principales de la comunidad de meiofauna y se discute el efecto de la morfología del hábitat sobre: 1) las variables ambientales, 2) la biota y sobre la relación entre las variables ambientales y la comunidad, esta sección estará organizada en niveles espaciales.

Meiofauna de estuarios uruguayos

Los Phylum (Nematoda, Rotifera, Platelmines, Artropoda, Mollusca, Annelida, Tardigrada y Halacaroidea) encontrados en el presente estudio, coinciden con los hallados en estudios de sistemas similares como los estuarios australianos y africanos (Nozais *et al.*, 2005; Dye & Barros, 2005a). La abundancia total media registrada (700 ind. cm²) presentó un valor intermedio entre los valores observados en estuarios africanos con barra cerrada (1785 ind. cm²) y con barra abierta (500 ind. cm²) (Nozai *et al.*, 2005). A su vez se observó una variación temporal en la abundancia total, coincidente con el patrón observado en organismos meiobentónicos de ambientes someros, intermareales y de estuarios, cuyas densidades fluctúan estacionalmente (Rudnick *et al.*, 1985; Kapusta *et al.*, 2005). En tal sentido, las densidades alcanzan valores máximos en primavera-verano y mínimos en invierno. Según

Coull (1999) esta sucesión temporal estaría regulada por la producción primaria, así como cambios en factores fisicoquímicos como temperatura y salinidad.

Esto a su vez fue observado particularmente en la abundancia de poliquetos y ostrácodos, sugiriendo que estos grupos son particularmente favorecidos por las altas temperaturas. Algunos poliquetos al igual que otros taxa de regiones templadas presentan un ritmo reproductivo anual (una estación reproductora), y este está bajo el control de la temperatura (Cognetti *et al.*, 2001). La temperatura es quizás el factor más importante en el control de la maduración y la emisión de los elementos germinales de los organismos marinos (Cognetti *et al.*, 2001). Si bien la estación de reproducción es muchas veces especie específica, en este caso podemos decir que los poliquetos de los estuarios estudiados presentan su pico en las estaciones cálidas. En el caso de los ostrácodos la incorporación de magnesio en las valvas es muy importante y es favorecida por temperaturas de entre 15-25°C, por lo que en las temporadas de temperaturas elevadas mejoran la disponibilidad e incorporación de este elemento, favoreciendo a las poblaciones de estos organismos (Palacios Fest & Dettman, 2003).

Los nematodos y copépodos fueron los grupos más abundantes en los estuarios uruguayos, estos han sido ampliamente citados en la literatura como los grupos más abundantes en varios ambientes (Coull, 1988; Ansari & Parulekar, 1993; Ingle & Parulekar, 1998; Ozorio *et al.*, 1999; Dalto & Albuquerque, 2000; Nicholas, 2001; Venturini, 2007), principalmente en ambientes estuarinos (Nicholas, 1975; Bouwman, 1983; Giere, 1993; Li *et al.*, 1997; Ozorio *et al.*, 1999; Soetaert *et al.*, 2002; Gheskiere *et al.*, 2004; Nozais *et al.*, 2005; Dye & Barros, 2005a; Alves *et al.*, 2009).

La gran abundancia de nematodos según Bouwman (1983), está relacionada a tres factores principales:

1. La capacidad de ocupar los espacios intersticiales debido a su forma y tamaño.
2. Su tolerancia a varios tipos de estrés ambiental.
3. Gran diversidad de estructuras bucales, que les otorga la capacidad de alimentarse de diferentes ítems del bentos.

Estos factores serían las principales causas para sustentar la gran abundancia de nematodos encontrada en los estuarios estudiados.

Los copépodos fueron el segundo grupo en término de abundancia, lo que es comúnmente observado en muchos hábitats y está relacionado al hecho que se los encuentra en diversas condiciones ambientales. Son frecuentes en todos los regímenes de salinidad, temperatura y tipos de sustratos (Coull, 1985; Higgins & Thiel, 1988; Kapusta *et al.*, 2005; Dye & Barros, 2005a; Alves *et al.*, 2009).

Los halacaroideos, rotíferos, gasterópodos, bivalvos, tanaidáceos, isópodos, anfípodos, decápodos, larva zoea y plecópteros presentaron muy bajas abundancias en comparación a los taxa anteriormente mencionados. Se destaca el registro de insectos del orden Plecóptera, que son poco comunes y únicamente se encuentran cerca de lagos o vertientes de agua. En este grupo de insectos los estados ninfales son acuáticos y los adultos voladores (Vera & Camousseight, 2006). Las ninfas de los plecópteros son cazadores de otros artrópodos acuáticos o comedores de vegetales, algunos forrajean incluso algas bénticas. Todas las especies de plecópteros son sensibles a la contaminación y su presencia en cuerpos de agua es suficiente indicador de buena a excelente calidad del agua (Vera & Camousseight, 2006). Esto último indicaría una buena calidad del agua de Solís y Garzón, sitios en los que fueron registrados.

Efecto de la morfología del hábitat sobre las variables ambientales

El efecto de la morfología del hábitat en la temperatura fue evidenciado por las interacciones significativas principalmente a nivel de hábitat y sector. Se observa una variación temporal en la temperatura, resultados similares fueron encontrados por Meerhoff, (2009) en estuarios uruguayos, dicha variación temporal se atribuye a la variación propia de las épocas en que se realizaron los muestreos, máximas registradas en enero (verano) y mínimas en julio (invierno). La diferencia notoria en la temperatura de los sectores, siempre mayor en los sectores internos respecto a los externos, está relacionado al hecho de que las regiones internas de los sistemas estudiados son justamente regiones más abrigadas y este patrón se mantiene a lo largo del año. Esto es coincidente con lo encontrado en los estuarios africanos, donde la diferencia de temperatura entre la desembocadura y la parte interna del estuario se mantiene

independientemente de la estación de año (Oliff 1976; Perissinotto *et al.*, 2000; 2002) y con lo encontrado en estudios realizados en estuarios uruguayos (Meerhoff, 2009).

En el caso de la conductividad, la variación temporal de los estuarios es mayor que la variación espacial (entre sectores y entre tipo de hábitat). En tal sentido, se observaron variaciones entre estados oligohalinos hasta hiperhalinos. Los mayores valores se registraron en enero y los mínimos en julio, lo que es esperable ya que a mayores temperaturas mayor es la evaporación y en consecuencia se registra una mayor conductividad (Perissinotto *et al.*, 2010). Los sistemas estuarinos que presentan una conexión constante con el mar (arroyos) presentan variaciones en su salinidad en escalas de tiempo más cortas (horas) en comparación con los sistemas de conexión intermitente (lagunas). Si bien se dieron 3 eventos de aperturas de barras en José Ignacio (Octubre), Garzón y Rocha (Julio) no se observó cambio en las variables ambientales tales como una mayor diferenciación entre sectores en relación a la conductividad. Esto puede deberse a que los sectores por su proximidad no permitirían diferencias en la conductividad, las cuales solo serían observadas a escalas mayores, por ejemplo desembocadura/tributarios. Varios autores consideran que la conexión intermitente con el océano constituye un factor estructurador de las lagunas costeras (Conde *et al.*, 2003; Perissinotto *et al.*, 2010, entre otros). Si la intrusión alcanza únicamente la región más cercana a la barra, se genera un gradiente salino en el sistema, con características marinas en esta zona, mientras que la región cercana a los tributarios mantiene las condiciones límnicas. Si las condiciones favorables a la intrusión persisten (dirección e intensidad del viento) ésta puede alcanzar la zona próxima a los tributarios, por lo cual el sistema es nuevamente homogéneo y con condiciones estuarinas a lo largo de todo el sistema (Conde *et al.*, 2003). De igual modo el sistema se homogeniza una vez que la conexión se corta, y el gradiente de salinidad horizontal tiende a desaparecer, quedando un remanente del mismo que radica en la diferencia entre la desembocadura y la parte interna o cabeza del sistema que recibe el aporte dulceacuícola del continente (Perissinotto *et al.*, 2010).

En cuanto al sedimento, la fracción predominante en estos ambientes fue la arena, esto está de acuerdo con lo encontrado en otros estudios (Sommaruga & Conde 1990; Giménez *et al.*, 2005; Meerhoff, 2009). Las lagunas presentan mayor tamaño medio de grano que los arroyos. Conjuntamente los arroyos presentan una mayor proporción de sedimentos finos (fango y arena fina) que las lagunas, esto coincide con lo encontrado por Giménez *et al.* (2005).

Además, la diferencia entre sectores en las fracciones de sedimento es notoria. La granulometría en general presentó un gradiente espacial en todas las lagunas y arroyos costeros, en dirección creciente hacia las barras, o desembocadura. Ese gradiente es consistente con la descripción general dada por Phleger (1981), quien refirió un patrón general para la distribución de sedimentos en las lagunas costeras, según el cual los sedimentos más gruesos se encuentran en la boca donde las velocidades de corriente son máximas, y los sedimentos más finos se encuentran en las zonas más internas donde las velocidades de corriente se acercan a cero. Además, los sectores internos presentaron mayores contenidos de materia orgánica. En términos generales el patrón de distribución de la materia orgánica se corresponde con lo observado para el sedimento: los sedimentos finos presentan una mayor capacidad de retención de los compuestos orgánicos (Gray & Elliott, 2009), en tal sentido los sectores internos presentaron sedimentos más finos (arena fina y fango) y mayor contenido de materia orgánica, denotando entonces ambientes de menor energía.

Los sectores internos de los sistemas estudiados son entonces regiones más abrigadas, menos expuestas a la fuerza del océano y del viento, generando ambientes de menor energía, donde las fracciones de sedimentos más finos presentan una mayor proporción y mayor contenido de materia orgánica sedimentaria.

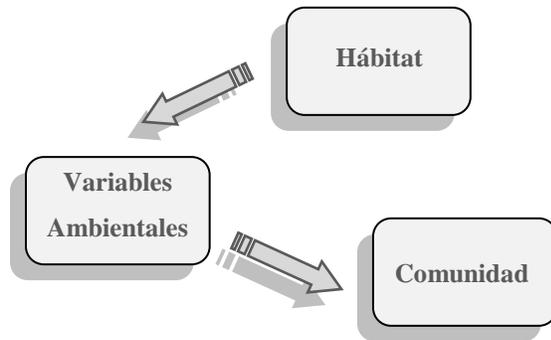
La presencia de grava en los sectores internos podría relacionarse a alta energía pero consideramos que estos valores se corresponden con la presencia de sedimentos biogénicos (conchillas) y no a la presencia de las fracciones de sedimentos gruesos, indicando que en estos sectores se da el mayor depósito y acumulación de este tipo de material.

Patrones de variación en la estructura de la comunidad meiobentónica (efecto de la morfología sobre la biota y sobre la relación entre variables abióticas y bióticas)

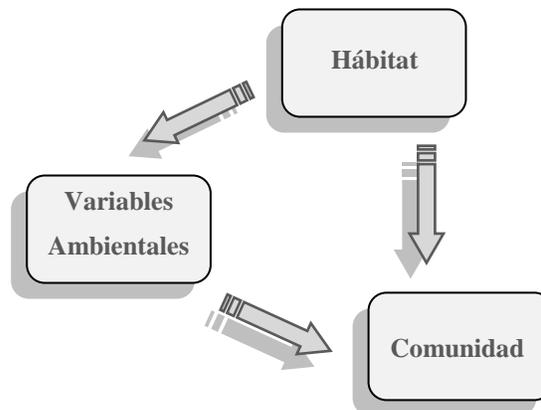
Se pueden dar distintos escenarios en cuanto al efecto de la morfología del hábitat sobre la relación de las variables ambientales y la biota:

1) *Efecto de la morfología del hábitat únicamente sobre las variables ambientales.* En este caso es posible que toda la variación observada en la comunidad sea en respuesta a los cambios que se dan en las variables ambientales, no existe un efecto de la morfología del

hábitat sobre la biota. Estaremos frente a este modelo, representado por la figura abajo, si los resultados de los ANCOVA y de los ANOVA analizados en la parte b) de los resultados difieren. Los ANCOVA remueven los efectos de las variables ambientales sobre la meiofauna y testean los efectos de la morfología del hábitat sobre esta. En este sentido, si por ejemplo los ANOVA muestran diferencias significativas entre los sectores o entre los tipos de hábitat en la abundancia de un taxón y los ANCOVA no lo hacen, el efecto del sector o del hábitat fue removido por la covariable.



2) *Efecto de la morfología del hábitat sobre las variables ambientales y sobre la comunidad.* Estaremos frente a este modelo, esquematizado abajo, si los resultados de los ANCOVA y de los ANOVA analizados en la parte b) de los resultados coinciden y además se encuentran relaciones entre las variables ambientales y la biota (analizado en la parte c) de los resultados). Pero, también puede ocurrir que las variables ambientales elegidas/estudiadas no expliquen la variación de la biota (no se detectan diferencias significativas en la parte c) de los resultados), aunque existe un efecto del tipo de hábitat, detectados en el contexto de los resultados a) y b), o pueden darse casos en donde el efecto de la variable ambiental depende del tipo de hábitat.



Como vimos hasta el momento, los resultados de los ANCOVA y ANOVA coinciden, incluso en algunos taxa en los ANCOVA se detectaron diferencias significativas que en los ANOVA no aparecieron, lo que indicaría que el efecto de la morfología del hábitat y/o sector está oculto por las variables ambientales. Además, las regresiones lineales y análisis de máxima abundancia muestran que existe una relación entre las variables ambientales y la biota, por tanto estamos en el segundo escenario posible: la morfología del hábitat afecta las variables ambientales analizadas y a la comunidad de meiofauna, además las variables ambientales moldean a la comunidad. Los nematodos constituyen la única excepción, los ANCOVA no muestran diferencias significancia en el nivel de los sectores, por tanto este taxón parece estar estructurado por las variables ambientales y no por la morfología de los sectores. Este aspecto está de acuerdo con el hecho de que los nematodos son sensibles a cambios en las variables ambientales (Bouwman, 1983) y por tanto su composición de especies es útil como indicadora de estas variables (Barnes *et al.*, 2008).

El efecto de la morfología del hábitat sobre la biota, fue evidenciado entonces por las interacciones significativas principalmente a nivel de hábitat y sector. Dejando de lado la variación temporal, que en parte es producto de los ciclos vitales de los organismos, la variabilidad en la estructura comunitaria se observó en las escalas espaciales mayores: estuario y sector y en escalas menores: parcela. Este patrón de variación entre y dentro de sitios en las comunidades de meiofauna indica que la distribución de la meiofauna es parcheada o agregada (Batista de Olivera & Soares-Gomes, 2003). El ensamble de organismos en nuestros estuarios es distinto de acuerdo a la escala espacial en que se trabaje (dependiente de la escala) y esto está de acuerdo con lo encontrado en varias investigaciones sobre invertebrados bentónicos (Levin, 1992; Morrysey *et al.*, 1992; Underwood, 1997; Commito *et al.*, 2006; Giménez & Yannicelli, 2000; Frascetti *et al.*, 2005; Giménez *et al.*, 2005, 2006; Hewitt & Trush, 2007), y además, la variación en el ensamble es más visible en algunas escalas que en otras (Reichert *et al.*, 2008). La existencia de procesos escala-dependientes operando en las comunidades bentónicas detectada en la meiofauna de los estuarios uruguayos ya ha sido evidenciada anteriormente en otros estuarios en estudios de organismos macro y meio bentónicos (Thrush *et al.*, 1997; Ysebaert & Herman 2002; Thrush *et al.*, 2003; Day & Barros, 2005a; Nozais *et al.*, 2005) y en organismos de la macrofauna de nuestras zonas estuarinas y costeras (Giménez & Yannicelli, 2000; Giménez *et al.*, 2005; 2006).

El sedimento es considerado como fuerte estructurador de las comunidades infaunales ya que la proporción de las fracciones puede determinar que especies y en qué proporción estén presentes, incluso la profundidad a la que pueden acceder y se relaciona con la disponibilidad de alimento (MO) (Gray & Elliott, 2009; Teske & Wooldridge, 2001; Ysebaert & Herman, 2002), pero algunas veces solo afecta las abundancias relativas (Holland, 1985) o limita las abundancias máximas (Thrush *et al.*, 2003, 2005). Al explorar el comportamiento de las abundancias mínimas y máximas de los principales taxones con los sedimentos encontramos que este es muy variable, los organismos presentan valores máximos asociados a diferentes fracciones y esto varía entre los tipos de hábitat. Las relaciones entre los sedimentos y la biota cambia a lo largo de la vida de los organismos (Giménez *et al.*, 2006), los organismos meiofaunales son un claro ejemplo de esto como fue evidenciado por nuestros resultados. La meiofauna presenta una gran plasticidad que les permite adaptarse a diferentes condiciones ambientales. Las variables ambientales analizadas explican entonces parte de la estructura de la comunidad, lo que está de acuerdo con lo hallado en varias investigaciones (Swan & Palmer, 2000; Levin *et al.*, 2002; Dye, 2005; Schratzberger *et al.*, 2006; Quintana *et al.*, 2010), pero consideramos que estas actúan de forma diferencial dependiendo de la escala (ver parte c de los resultados). Estas, en conjunto con otras variables no analizadas en el presente estudio (disponibilidad del alimento, hidrología, oxígeno, porosidad y permeabilidad, entre otros), serían las responsables de la estructura de las comunidades de meiofauna de los estuarios uruguayos. Otro factor que podría tener un efecto en la estructuración de las comunidades de meiofauna, es el grado de antropización de los estuarios, ya que la meiofauna es sensible a tales efectos (Warwick *et al.*, 1990; Coull & Chandler, 1992; Warwick, 1993; Mirto *et al.* 2002).

Efecto de hábitat y sector

La estructura de la comunidad meiofaunal parece no diferir entre los tipos de hábitat analizados (arroyos y lagunas), a pesar de que morfológicamente son ambientes con dinámicas distintas y que éstas determinan características ambientales diferentes, como fue evidenciado por el presente estudio. Posiblemente este resultado esté relacionado al nivel de resolución taxonómico empleado (grandes grupos o taxones), si aumentáramos la resolución taxonómica

seguramente encontraríamos diferencias en las comunidades, tal como se observa en las comunidades de macrofauna (Giménez *et al.*, 2005). Si bien en dicho trabajo no se llega a una conclusión sobre cuáles pueden ser las causas de tales diferencias, se sugiere que la morfología de los ambientes y sus dinámicas diferenciales son posibles explicaciones.

Los sectores presentan diferencias bien marcadas en sus características bióticas y abióticas, incluso las variables abióticas moldean a las comunidades diferencialmente en los sectores externos e internos, podríamos decir que los sectores se comportan como “mesohábitats”. Este patrón de comportamiento diferencial entre sectores ya fue evidenciado en estuarios uruguayos por Giménez *et al* (2006) en las comunidades de macrofauna. Con respecto a la comunidad de meiofauna, se registraron diferencias en la diversidad de taxa, siendo esta significativamente mayor en las desembocaduras, este comportamiento fue registrado en los estuarios australianos (Dye & Barros, 2005a) y está de acuerdo con el hecho que las especies de meiofauna son de origen marino y se ven favorecidas por los sedimentos gruesos y las mayores salinidades de la desembocadura de los estuarios. Además los taxa más importantes en cuanto abundancia muestran un efecto de la escala a nivel de sector. Tal es el caso de los nematodos (taxón dominante), los cuales presentan en los sectores internos abundancias superiores, coincidiendo con lo encontrado en varias investigaciones realizadas en ambientes estuarinos (Ferrero *et al.*, 2008; Dye & Barros, 2005a). Los copépodos resultaron más abundantes en los sectores externos, presentando por tanto un comportamiento diferente al registrado en los estuarios Australianos por Dye & Barros (2005a). Estos patrones en las comunidades podrían explicarse en parte por las variables ambientales analizadas. En los sectores externos la temperatura y conductividad juegan, aparentemente, un rol más importante que los sedimentos en estructurar las comunidades meio bentónicas, esto es lógico por su proximidad a la desembocadura, donde es mayor el rango de variación de estos parámetros (Nozais *et al.*, 2005). Como ya se mencionó, la temperatura es un factor determinante en los ciclos reproductivos de muchos organismos marinos (Cognetti *et al.*, 2001), por lo que es esperable que se correlacione positivamente con la abundancia de varios de los taxa (copépodos, poliquetos, ostrácodos, bivalvos). La conductividad también resultó ser un factor de gran importancia en los sectores internos de los arroyos, habiendo sido propuesta por Coull (1999) como un factor que determina la composición y abundancia de los estuarios. Por el contrario, en los sectores internos, las fracciones de sedimento (grava y arena gruesa) parecen ser los que rigen a las comunidades, si bien no son las fracciones dominantes

tienen una gran importancia. Dye & Barros (2005a) encontraron el mismo patrón en sus estudios de los estuarios australianos y lo atribuyeron al hecho de que los sedimentos gruesos permiten la coexistencia de formas excavadoras e intersticiales y por tanto albergan una mayor abundancia y diversidad de organismos meiofaunales. En los sectores internos de ambos tipos de hábitat la arena gruesa favorece a algunos taxa (arroyos: ostrácodos/ lagunas: nematodos y oligoquetos) así como sustenta una mayor abundancia total de individuos. Estos componentes del sedimento generan heterogeneidad, en un hábitat en el que los sedimentos finos son dominantes y presentan un elevado contenido de materia orgánica, el cual puede constituir una importante limitación para el enterramiento de los organismos (Mirto *et al.*, 2002). Los sedimentos más gruesos, aumentan así la disponibilidad de espacios intersticiales de diferente tamaño a ser ocupados (mayor porosidad y oxigenación) por este tipo de organismos, lo que se ve reflejado en una mayor diversidad y abundancia de meiofauna. Los sedimentos finos así como altos contenidos de materia orgánica constituyen limitaciones para algunos taxones (nematodos, ostrácodos), estos dejan espacios intersticiales pequeños, limitando la presencia de los organismos con hábito intersticial (Coull, 1999). Incluso una proporción entre 2-4% de fango puede excluir a algunos organismos intersticiales (Fenchel, 1969) y altos contenidos de materia orgánica influyen la distribución de los copépodos (Ivester, 1980) reduciendo la abundancia y diversidad del meiofauna (Castel, 1992; Mazzola *et al.*, 1999; Mirto *et al.*, 2002).

Efecto de estuarios, parcelas y réplicas

Se constataron diferencias entre los estuarios en cuanto a las características ambientales (conductividad, grava) y biota (abundancias totales, nematodos), pero la variación entre estuarios es considerablemente menor que la variación dentro de cada estuario.

La gran heterogeneidad espacial de la meiofauna encontrada en las escalas espaciales menores del presente estudio a escala de m (parcelas) y de cm (réplicas), ya fue evidenciada por Hodda (1990) y Nozais *et al.* (2005). Sin embargo, en otros estudios de meiofauna se ha encontrado que la variación en las escalas espaciales menores es considerablemente más baja que en las escalas mayores (Montagna, 1991; Soetaert *et al.*, 1994; Li *et al.*, 1997). Estas contradicciones en los resultados son atribuidas por Nozais *et al.* (2005) a las diferencias en el nivel de resolución taxonómico empleada en los estudios, cuando se incrementa la resolución

taxonómica los patrones de menor escala son mas detectados. Esta heterogeneidad espacial de la meiofauna puede ser atribuida a la búsqueda y biodisponibilidad del alimento por parte de los organismos (Lee *et al.*, 1977) o a la competencia con la macrofauna por el alimento y a la presión de depredación ejercida por la macrofauna y juveniles de peces (Hall *et al.*, 1994) y no al efecto de las variables ambientales que operarían en escalas mayores (km) provocando variaciones de abundancia (Montagna, 1991) y diferentes estructuras comunitarias (Soetaert *et al.*, 1994). Sin embargo, los gradientes físicos también son reguladores de la abundancia de algunos organismos en escalas espaciales pequeñas, tal es el caso de nematodos (Bell *et al.*, 1978), copépodos (Thistle, 1978) y tardígrados.

En virtud de lo expuesto podemos afirmar entonces que estamos de acuerdo con lo propuesto por Loehle & Wein (1994): que al trabajar en escalas espaciales mayores para aproximarnos a las comunidades perdemos información acerca de la heterogeneidad a escala fina. Los procesos ecológicos varían con la escala de observación por lo que es fundamental realizar muestreos a varias escalas espaciales para lograr un conocimiento cabal de la comunidad. Por otra parte, la resolución taxonómica empleada (grandes grupos) en el presente estudio, permitió una aproximación a la estructura de la comunidad. Sería fundamental aumentar la resolución taxonómica con el fin de evitar la pérdida de información acerca de la relación de los organismos con las variables abióticas, ya que muchas veces la respuesta de las especies frente a una misma variable ambiental difiere (Danovaro *et al.*, 2000; Moens & Vincx, 2000; Danovaro & Gambi, 2002).

CONCLUSIONES

El presente trabajo constituye un aporte al conocimiento de un grupo que hasta el momento no había sido estudiado en nuestro país: el meiobentos de sistemas estuarinos submareales costeros y el primer aporte a la taxonomía de nematodos estuarinos de vida libre.

El abordaje realizado (múltiples escalas espaciales) permitió establecer que la comunidad de meiofauna es afectada por la morfología del hábitat no solo de forma directa, sino que además de forma indirecta, ya que esta estructura las variables ambientales y estas a su vez afectan a la comunidad.

Las variables ambientales analizadas explican parte de la estructura de la comunidad. Estas en conjunto con otras variables no analizadas en el presente estudio (disponibilidad del alimento, hidrología, oxígeno, porosidad y permeabilidad, grado de antropización, entre otras), serían las responsables de la estructura de las comunidades de meiofauna de los estuarios uruguayos. Consideramos que estas actúan de forma diferencial dependiendo de la escala (existencia de procesos escala-dependientes) y por ello se observan diferencias entre las comunidades en escalas espaciales pequeñas (parcelas) y grandes (sector).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aller JY, Aller RC & Green MA (2002) Benthic faunal assemblages and carbon supply along the continental shelf/shelf break-slope off Cape Hatteras, North Carolina. *Deep-Sea Research*. 49: 4599-4625.
- Alongi DM, Boesch DF & Diaz RJ (1983) Colonization of meiobenthos in oil-contaminated subtidal sands in the Lower Chesapeake bay. *Marine Biology*. 72: 325-335.
- Alves AS, Adão H, Patrício J, Magalhães Neto J, Costa MJ & Marques JC (2009) Spatial distribution of subtidal meiobenthos along estuarine gradients in two southern European estuaries (Portugal). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 89: 1529-1540.
- Ansari ZA & Parulekar AH (1993) Distribution, abundance and ecology of the meiofauna in a tropical estuary along the west coast of India. *Hydrobiologia*. 262: 115-126.
- Araújo-Castro CMV, Souza-Santos LP, Torreiro AG & Garcia KS (2009) Sensitivity of the marine benthic copepod *Amphicope biminiensis* (COPEPODA, HARPACTICOIDA) to potassium dichromate and sediment particle size. *Brazilian Journal of oceanography*. 57: 33-41.
- Atrill MJ (2002) A testable linear model for diversity trends in estuaries. *Journal of Animal Ecology*. 71: 262-269.
- Barnes N, Bamber RN, Moncrieff CB, Shearer M & Ferrero TJ (2008) Meiofauna in closed coastal saline lagoons in the United Kingdom: Structure and biodiversity of the nematode assemblage. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 79: 328-340.
- Batista de Oliveira E & Soares-Gomes A (2003) Impact of a point source domestic sewage on intertidal meiofauna at Charitas beach, Niteroi, Rio de Janeiro, Brazil. *Journal of Coastal Research*. 35: 573-579.
- Bell SS, Watzin MC & Coull BC (1978) Biogenic structure and its effect on the spatial heterogeneity of meiofauna in a salt marsh. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*. 35: 99-107.
- Boeckner MJ, Sharma J & Proctor HC (2008) Revisiting the meiofauna paradox: dispersal and colonization of nematodes and other meiofaunal organisms in low- and high-energy environments. *Hydrobiologia*. 624: 91-106.

- Bouwman LA (1983) A survey of nematodes from the Sem estuary. Part II Species assemblages of Guadalupe Islands (French West Indies) Bulletin of Marine Science. 47: 448-463.
- Brown JH & Gibson AC (1983) Biogeography. C.V. Mosby Co., St Louis
- Byers S, Mills E & Stewart P (1978) Comparison of methods of determining organic carbon in marine sediments, with suggestions for a standard method. Hydrobiologia. 58:43- 47.
- Carmouze J P Knoppers B & P Vasconcelos (1991) Metabolism of a subtropical brazilian lagoon Biogeochemistry 14:129-148
- Carvalho S, Barata M, Pereira F, Gaspar MB, Cancela da Fonseca L & Pousao-Ferreira P (2006) Distribution patterns of macrobenthic species in relation to organic enrichment within aquaculture earthen ponds. Marine Pollution Bulletin 52:1573–1584.
- Castel J (1992) The meiofauna of coastal lagoon ecosystems and their importance in the food web. Vie
- Clarke KR, Gorley, RN (2006) Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. 2nd ed. PRIMER-v6 Plymouth. 192p.
- Cognetti G, Sará M & Magazzú G (2001) Biología Marina. Editorial Ariel S.A Barcelona, España.
- Conde D & Rodríguez-Gallego L (2002) Problemática ambiental y gestión de las lagunas costeras atlánticas de Uruguay. Perfil Ambiental 2002. A. Domínguez y R. Prieto (Eds.). NORDAN, Montevideo. pp. 149-166.
- Conde D, Rodríguez-Gallego L & Rodríguez-Graña L (2003) Análisis conceptual de las interacciones abióticas y biológicas ente el océano y las lagunas de la costa Atlántica de Uruguay. Informe final FREPLATA. Sección Limnología, Facultad de Ciencias. Universidad de la Republica.
- Corbisier TN (1993) Meiofauna da plataforma continental interna do litoral norte de Sao Paulo-verao/89. Publicación especial del Instituto Ocenografico San Pablo. 10: 123-135.
- Coull BC (1973) Estuarine meiofauna: a review: trophic relations and microbial interactions. In: Stevenson LH & Colwell RR (eds.), Belle W. Baruch Library in Marine Science. Estuarine Microbial Ecology, Univ. South Carolina Press, Columbia 1: 499- 512.
- Coull BC (1985) Long-term variability of estuarine meiobenthos: an 11 year study. Marine Ecology Progres Serie. 24: 205-218.

- Coull BC (1988) Ecology of the marine meiofauna. In: Higgins RP *et al.* (1988). Introduction to the study of meiofauna. pp. 18-38.
- Coull BC (1999) Role of meiobenthos in estuarine soft-bottom habitats. *Australian Journal of Ecology*. 24: 327–343.
- Coull BC & Fleeger J (1977) Long-term temporal variation and community dynamics of meiobenthic copepods. *Ecology*. 58: 1136–1143.
- Coull BC & Chandler GT (1992) Pollution and meiobenthos: field, laboratory and mesocosm studies. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. 30: 191–271.
- Commuto JA, Dow WE & Grupe BM (2006) Hierarchical spatial structure in soft-bottom mussel beds. *Journal of Experimental Marine Biology Ecology*. 330: 27–37.
- Dalto AG & Albuquerque EF (2000) Meiofauna distribution in a tropical estuary of the South-Western Atlantic (Brazil). *Vie Milieu*. 50:151-162.
- Danovaro R & C Gambi (2002) Biodiversity and trophic structure of nematode assemblages in seagrass systems: evidence for a coupling with changes in food availability. *Marine Biology* 141: 667-677.
- Danovaro R, Gambi C, Manini E & Fabiano M (2000) Meiofauna response to a dynamic river plume front. *Marine Biology* 137: 359-370.
- De Jonge VN & Bouwman LA (1977) A Simple Density Separation Technique for Quantitative Isolation of Meiobenthos Using the Colloidal Silica Ludox-TM*. *Marine Biology*. 42: 143-148.
- Decamp OE, Otoshi CA & Moss SM (2006) Protozoans and Meiofauna Inhabiting a Bead Filter: A Preliminary Investigation of Their Role as Potential Bioindicators of Shrimp Production System Health. *Journal of the World Aquaculture Society*. 4: 481–489.
- Defeo O, Horta S, Carranza A, Lercari D, de Alava A, Gomez J, Martinez G, Lozoya JP & Celentano E (2009). Hacia un Manejo Ecosistémico de Pesquerías. Aéreas Marinas Protegidas en Uruguay. Facultad de Ciencias-DINARA, Montevideo, 122p.
- Diamond J & Case TJ (1986) Overview: introductions, extinctions, exterminations and invasions. In: Diamond J, Case TJ (eds) *Community ecology*. Harper and Row, New York, pp 65-79.

- Dye AH (2005) Meiobenthos in intermittently closed/open coastal lakes in New SouthWales: spatial and temporal patterns in densities of major taxa. *Marine and Freshwater Research*. 56: 1–13.
- Dye AH & Barros F (2005)a Spatial patterns in meiobenthic assemblages in intermittently open/closed coastal lakes in New South Wales, Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 64: 575-593.
- Dye AH & Barros F (2005)b Spatial patterns of macrofaunal assemblages in intermittently closed/open coastal lakes in New South Wales, Australia. *Estuarine. Coastal and Shelf Science*. 64: 357-371.
- Eleftheriou A & McIntyre A Eds. (2005) *Methods for the study of marine benthos*. Blackwell Publishing Company.
- Ellis J, Ysebaert T, Hume T, Norkko A, Bult T, Herman P, Thrush S & Oldman J (2006) Predicting macrofaunal species distributions in estuarine gradients using logistic regression and classification systems. *Marine Ecology Progress Series*. 316: 69-83.
- Fenchel TM (1969) The ecology of marine microbenthos IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa. *Ophelia* 6: 1–182.
- Ferrero TJ, Debenham NJ, Lamshead PJD (2008) The nematodes of the Thames Estuary: assemblage structure and biodiversity, with a test of Attrill’s linear model. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 79: 409-418.
- Foggo A, Frost MT & Attrill MJ (2003) Abundance-occupancy patterns in British estuarine macroinvertebrates. *Marine Ecology Progress Series*. 265: 297-302.
- Fraschetti S, Terlizzi A & Benedetti-Cecchi L (2005) Patterns of distribution of marine assemblages from rocky shores: evidence of relevant scales of variation. *Marine Ecology Progress Series*. 296: 13-29.
- Gaston GR (1992) Green-winged teal ingest epibenthic meiofauna. *Estuaries*. 15: 227–229.
- Gee JM (1989) An ecological and economic review of meiobenthos as food for fish. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 96: 243–261.

- Gee JM, Warwick RM, Schanning M, Berge JA & Ambrose WG (1982) Effects of organic enrichment on meiofaunal abundance and community structure in sublittoral soft sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 91: 247–262.
- Gerlach SA (1971) On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia* 6: 176-190.
- Gheskiere T, Hoste E, Vanaverbeke J, Vincx M, Degraer S (2004) Horizontal zonation pattern sandfeeding structure of marine nematode assemblages on a macrotidal, ultra-dissipative Sandy beach (DePanne, Belgium). *Journal of Sea Research*. 52:211–226.
- Giere O (1993) *Meiobenthology: The Microscopic Fauna in Aquatic Sediment*. Springer, Berlin, 273pp.
- Giménez L & Yannicelli B (2000) Longshore patterns of distribution of macroinfauna on a Uruguayan sandy beach: an analysis at different spatial scales and of their potential causes. *Marine Ecology Progress Series*. 199: 111-125.
- Giménez L, Borthagaray A, Rodríguez M, Brazeiro A & Dimitriadis K (2005) Scale-dependent patterns of macroinfaunal distribution in soft sediment intertidal habitats along a large-scale estuarine gradient. *Helgoland Marine Research*. 59: 224-236.
- Giménez L, Dimitriadis C, Carranza A, Borthagaray A & Rodríguez M (2006) Unravelling the complex structure of a benthic community: A multiscale-multianalytical approach to an estuarine sandflat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 68: 462-472.
- Gray JS & Elliott M (2009) *Ecology of Marine Sediments*. Oxford University Press.
- Hack LA, Tremblay LA, Wratten SD, Lister A & Keesing V (2007) Benthic meiofauna community composition at polluted and non-polluted sites in New Zealand intertidal environments *Marine Pollution Bulletin*. 54: 1801–1812.
- Hall SJ, Raffaelli D & Thrush SF (1994) Patchiness and distribution in shallow water benthic assemblages. In Giller PS, Hildrew AG & Raffaelli DG (eds) *Aquatic Ecology Scale Pattern and Process*, Blackwell Scientific, Oxford, pp 333-375.
- Hall SJ & Harding MJ (1997) Physical disturbance and marine benthic communities: the effects of mechanical harvesting of cockles on non-target benthic infauna. *Journal of Applied Ecology*. 34: 497–517.

- Heip PC, Vincx M & Vranken G (1985) The ecology of marine nematodes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. 23: 399-489
- Heip PMJ, Warwick RM, Carr MR, Herman PM, Huys R, Smol N & Van Holsbeke K (1988) Analysis of community attributes of the benthic meiobenthos of Frierfjord/Langesundfjord. *Marine Ecology Progress Series*. 46: 171–180.
- Hendelberg M & Jensen P (1993) Vertical Distribution of the nematode fauna in a coastal sediment influenced by seasonal hypoxia in the bottom water. *Ophelia*. 37:83–94.
- Herman WM & Heip C (1988) On the use of meiofauna in ecological monitoring: who needs taxonomy?. *Marine Pollution Bulletin*. 19: 665–668.
- Higgins & Thiel eds (1988) *Introduction to the Study of meiofauna*. Washington, DC., Smithsonian Institution press, 488p.
- Hodda M (1990) Variation in estuarine littoral nematode populations over three spatial scales. *Estuarin Coastal and Shelf Science*. 30:325-340.
- Holland A (1985) Long-term variation of macrobenthos in a mesohaline region of Chesapeake Bay. *Estuaries*. 8: 93-113.
- Holland A, Shaughnessy A & Hiegel M (1987) Long-term variation in mesohaline Chesapeake Bay macrobenthos: Spatial and temporal patterns. *Estuaries*. 10: 227-245.
- Honkoop PJC, Pearson GB, Lavaleye MSS & PiersmaT (2006) Spatial variation of the intertidal sediment sand macrozoo-benthic Assemblages along Eighty-mile Beach, North-western Australia. *Journal of Sea Research*. 55: 278-291.
- Ingole BS & Parulekar AH (1998) Role of salinity in structuring the intertidal meiofauna of a tropical estuarine beach. *Indian Journal of Marine Sciences*. 27: 356-361.
- Ivester MS (1980) The distribution of meiobenthic copepods along a sediment gradient: factor and niche analyses. *Bulletin of Marine Science*. 30: 634–645.
- Kjerfve B (1994) *Coastal Lagoons Processes*. Elsevier. New York.
- Kennedy AD & Jacoby CA (1999) Biological indicators of marine environmental health: meiofauna a neglected benthic component? *Environmental Monitoring and Assessment*. 54: 47–68.

- Kapusta SC, Wurdig NL, Bemvenuti CE & Ozorio CP (2005) Meiofauna structure in Tramandaí-Armazém estuary (South of Brazil). *Acta Limnologica Brasileira*. 17: 349-359.
- Keough MJ (1998) Responses of settling invertebrate larvae to the presence of established recruits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 231: 1–19.
- Knoppers B (1994) Aquatic primary production in coastal lagoons In: B Kjerfve (Ed) *Coastal lagoon processes* Elsevier Amsterdam Oceanography Series. 60:243-285
- Lampadariou N, Austin MC, Robertson N & Vlachonis G (1997) Analysis of meiobenthic community structure in relation to pollution and disturbance in Iraklion harbour, Greece. *Vie et Milieu*. 47: 9–24.
- Lee JJ, Tietjen JH, Mastropaolo C & Rubin H (1977) Food quality and heterogeneous spatial distribution of meiofauna. *Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*. 30: 272-282.
- Lee MR, Correa JA, & Castilla JC (2001) An assessment of the potential use of the nematode to copepod ratio in the monitoring of metal pollution. The Chanaral case. *Marine Pollution Bulletin*. 42: 696–701.
- Levin SA (1992). The problem of pattern and scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*. 73:1943-1967.
- Levin L, Gutiérrez D, Rathburn A, Neira C, Sellanes J, Muñoz P, Gallardo V & Salamanca M (2002) Benthic processes on the Peru margin: a transect across the oxygen minimum zone during the 1997–98 El Niño. *Progress in Oceanography*. 53:1–27.
- Li J, Vincx M, Hermanb PMJ & Heip C (1997) Monitoring Meiobenthos Using cm, m and km scales in the Southern Bight of the North Sea. *Marine Environmental Research*. 43: 265-278.
- Lindegarth M, Valentinsson D, Hansson M & Ulmestrand M (2000) Interpreting large-scale experiments on effects of trawling on benthic fauna: an empirical test of the potential effects of spatial confounding in experiments without replicated control and trawled areas. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 245:155–169.
- Loehle C & Wein G (1994) Landscape habitat diversity: a multiscale information theory approach. *Ecological Model*. 73:311–329.

- Lorenzen S, Prein M & Valentin C (1987) Mass aggregation of the free-living marine nematode *Pontonema vulgare* (Oncholaimidae) inorganically polluted fjords. *Marine Ecology Progress Series*. 37:27–34.
- Lu L, Grant J & Barrell J (2008) Macrofaunal Spatial Patterns in Relationship to Environmental Variables in the Richibucto Estuary, New Brunswick, Canada. *Estuaries and Coasts*. 31: 994–1005.
- Magni P, Micheletti S, Casu D, Floris A, Giordani G, Petrov AN, De Falco G & Castelli A (2005) Relationships between chemical characteristics of sediments and macrofaunal communities in the Cabras lagoon (Western Mediterranean, Italy). *Hydrobiologia*. 550:105–119.
- Mannino A & Montagna P (1997) Small-scale spatial variation of macrobenthic community structure. *Estuaries*. 20: 159-173.
- Mazzola A, Mirto S, Danovaro R (1999) Initial fish farm impact on meiobenthos assemblages in coastal sediment soft the Western Mediterranean. *Marine Pollution Bulletin*. 38: 1126–1133.
- McArthur VE, Koutsoubas D, Lampadariou N & Dounas C (2000) The meiobenthos community structure of a Mediterranean lagoon (Gialova lagoon, Ionian Sea). *Helgoland Marine Research*. 54: 7–17.
- Meerhoff EI (2009) Variación espacio temporal de las comunidades macrobentónicas de cinco lagunas costeras del Uruguay. Tesis de maestría en biología. Universidad de la Republica Facultad de Ciencias.
- Mirto S, La Rosa T, Gambi C, Danovaro R & Mazzola A (2002) Nematode community response to fish-farm impact in the western Mediterranean. *Environmental Pollution*. 116: 203–214.
- Mitsch W & J Gosselink (1993) *Wetlands 2nd* (Ed) Van Nostrand Reinhold New York Moore CG & Bett BJ (1989) The use of meiobenthos in marine pollution impact assessment. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 96: 263–280.
- Moens T & Vincx M (2000) Temperature and salinity constraints on the life cycle of two brackish-water nematode species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 243: 115-135.
- Montagna PA (1991) Meiobenthic communities of the Santa Maria Basin on the California continental shelf. *Continental Shelf Research*. 11: 1355-1378.

- Neira C & T Höpner (1994) The role of *Heteromastus filiformis* (Capitellidae, Polychaeta) in organic carbon cycling. *Ophelia* 39: 55-73.
- Netto SA, Attrill M J & Warwick R M (1999) The effect of a natural water-movement related disturbance on the structure of meiofauna and macrofauna communities in the intertidal sand flat of Rocas Atoll (NE, Brazil). *Journal of Sea Research* 42: 291-302.
- Nicholas WL (1975) *The Biology of Free-Living Nematodes*. Oxford University Press, London, UK. 219p.
- Nicholas WL (2001) Seasonal variations in nematode assemblages on an Australian temperate ocean beach; the effect of heavy seas and unusually high tides. *Hydrobiologia*. 464:17-26.
- Nicolaidou A, Petrou K, Kormas K & Reizopoulou S (2006) Inter-annual variability of soft bottom macrofaunal communities in two Ionian Sea lagoons *Hydrobiologia*. 555:89–98.
- Nozais C, Perissinotto R & Tita G (2005) Seasonal dynamics of meiofauna in a South African temporarily open/closed estuary (Mdloti Estuary, Indian Ocean). *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 62:325–338.
- Olafsson E & Ndaro SGM (1997) Impact of mangrove crabs *Uca annulipes* and *Dotilla fenestrata* on meiobenthos. *Marine Ecology Progress Series*. 158: 225–231.
- Oliff WD. 1976. National Marine Pollution Monitoring Program. First Annual Report (509pp) & Second Annual Report (172). Durban, South Africa: National Institute of Water Research.
- Ozorio CP, Bemvenuti CE & Rosa LC (1999) Comparação da meiofauna em dois ambientes estuarinos da Lagoa dos Patos, RS. *Acta Limnologica Brasiliensia*. 11: 29-39.
- Palacios Fest RM & Dettman DL (2003) Modelos de regresión para calcular las temperaturas de calcificación de las valvas de los ostrácodos *Limnocythere staplini* y *Cypridopsis vidua*. En: Agustín Ayala-Castañares: universitario, impulsor de la investigación científica. L. A. Soto (ed.). Instituto de ciencias del mar y limnología. Universidad Autónoma de México: 335-343.
- Perissinotto R, Walker DR, Webb P, Wooldridge TH & Bally R. (2000). Relationships between zoo and phytoplankton in a warm-temperate, semi-permanently closed estuary, South Africa. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 51:1-11.

- Perissinotto R, Nozais C & Kibirige I. (2002) Spatio-temporal dynamics of phytoplankton and microphytobenthos in South African temporarily open estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 55: 47-58.
- Perissinotto R, Stretch DD, Whitfield AK, Adams JB, Forbes AT & Demetriades NT. (2010) Ecosystem functioning of temporarily open/closed estuaries in South Africa. In Crane JR & Solomon A E (Eds) *Estuaries: Types, Movement Patterns and Climatological Impacts*. Nova Science Pub Inc. Chapter 1, 70p.
- Phleger FB (1981) A review of some general features of coastal lagoons. *Coastal Lagoons Research, Present and Future, UNESCO Technical Papers. Marine Science*. 33: 7-14.
- Platt HM & Warwick RM (1983) Free living marine nematodes. Parte I British Enoplids. Published for The Linnean Society of London & The Estuarine & Brackish-Water Sciences Association. Cambridge University Press.
- Platt HM & Warwick RM (1988) Free living marine nematodes. Parte II British Chromadorids. *Synopses of the British Fauna (New Series)* edited by Kermack DM & Barnes RSK. Published for The Linnean Society of London & The Estuarine & Brackish-Water Sciences Association.
- Quintana CO, Yoshinaga MY & Sumida PYG (2010) Benthic responses to organic matter variation in a subtropical coastal area off SE Brazil. *Marine Ecology*. 1–16.
- Radwell AJ. & Brown AV (2007) Benthic meiofauna assemblage structure of headwater streams: density and distribution of taxa relative to substrate size. *Aquatic Ecology*. 42: 405-414.
- Reichert K, Buchholz F, Bartsch I, Kersten T & Nez L (2008) Scale-dependent patterns of variability in species assemblages of the rocky intertidal at Helgoland (German Bight, North Sea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 88: 1319-1329.
- Remane A & Schlieper C (1971) *Biology of brackish water*. E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Rosenberg R, Blomqvist M, Nilsson HC, Cederwall C & Dimming A (2004) Marine quality assessment by use of benthic species-abundance distributions: a proposed new protocol within the European Union Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin*. 49: 728–739.
- Rudnick DT, Elmgren R & Frithsen JB (1985) Meiofaunal prominence and benthic seasonality in a coastal marine ecosystem. *Oecologia* 67: 157-168.

- Sandulli R & De Nicola-Giudici M (1990) Pollution effects on the structure of meiofaunal communities in the Bay of Naples. *Marine Pollution Bulletin*. 21: 144–153.
- Schratzberger M, & Warwick R M (1999) Differential effects of various types of disturbances on the structure of nematode assemblages: an experimental approach. *Marine Ecology Progress Series*. 181: 227–236.
- Schratzberger M, Gee JM, Rees HL, Boyd SE & Wall CM (2000) The structure and taxonomic composition of sublittoral meiobenthos assemblages as an indicator of the status of marine environments. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 80: 969–980.
- Schratzberger M, Warr K & Rogers SI (2006) Patterns of nematode populations in the southwestern North Sea and their link to other components of the benthic fauna. *Journal of Sea Research*. 55: 113–127.
- Sellanes J & Neira C (2006) ENSO as a natural experiment to understand environmental control of meiofaunal community structure. *Marine Ecology*. 27: 31–43.
- Sellanes J, Neira C & Quiroga E (2003) Composición, estructura y flujo energético del meiobentos frente a Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 401–415.
- Shanks AL & Wright WG (1986) Adding teeth to wave action: the destructive effects of wave-borne rocks on intertidal organisms. *Oecologia*. 69: 420–428.
- Shin PKS & Ellingsen KE (2004) Spatial patterns of soft-sediment benthic diversity in subtropical Hong Kong waters. *Marine Ecology Progress Series*. 276: 25–35.
- Silva VM, Grohmann PA & Esteves AM (1997) Aspectos gerais do estudo da meiofauna de praias arenosas. *Oecologia Brasiliensis*. 3:67–92.
- Snelgrove PVR & Butman C (1994) Animal-Sediment relationships revisited: Cause versus effect. *Oceanography and Marine Biology: Annual Review*. 32: 111–177.
- Soetaert K, Heip C & Vincx M (1991) The Meiobenthos along a Mediterranean Deep-Sea transect off Calvi (Corsica) and in an adjacent Canyon. *Marine Ecology Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I*. 12: 227–242.

- Soetaert K, Vincx M, Wittoeck J, Tulkens M & Van Gansbeke D (1994) Spatial patterns of Westerschelde meiobenthos. *Estuarine Coastal Shelf Science*. 39: 367-388.
- Soetaert K, Muthumbi A & Heip C (2002) Size and shape of ocean margin nematodes: morphological diversity and depth-related patterns. *Marine Ecology Progress Series*. 242: 179–193.
- Somerfield PJ, Warwick RM & Moens T (2005) Meiofauna Techniques. In: *Methods for the study of marine benthos*. Eds Eleftheriou A & McIntyre A. Blackwell Publishing Company. Chapter 6, pp 229-272.
- Sommaruga R & Conde D (1990) Distribución de materia orgánica en los sedimentos recientes de la Laguna de Rocha (Uruguay). *Atlántica*. 12: 35-44.
- Sousa W (1979) Disturbance in marine intertidal boulder fields: then on equilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*. 60: 1225–1239.
- Sugio K. (1973) *Introdução à sedimentologia*. São Paulo, Edgard Blucher. 317p
- Swan CM & Palmer MA (2000) What drives small-scale spatial patterns in lotic meiofauna communities? *Freshwater Biology*. 44: 109–121.
- Tenore KR, Tietjen JH & Lee JJ (1977) Effect of meiobenthos on incorporation of aged eelgrass, *Zostera marina*, detritus by the polychaete *Nephtys incisa*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 34: 563–567.
- Teske P & Wooldridge T (2001) A comparison of the macrobenthic faunas of permanently open and temporarily open/closed South African estuaries. *Hydrobiologia*. 464: 227-243.
- Teske P & Wooldridge T (2003) What limits the distribution of subtidal macrobenthos in permanently open and temporarily open/closed South African estuaries? Salinity vs. sediment particle size. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 57: 225-238.
- Teske PR, McQuaid CD Froneman PW & Barker NP (2006) Impacts of marine biogeographic boundaries on phylogeographic patterns of three South African estuarine crustaceans. *Marine Ecology Progress Series*. 314: 283-293.
- Thistle D (1978) Harpacticoid dispersion patterns: implications for deep-sea diversity maintenance. *Journal Marine Research*. 36: 377-397.

- Thistle D (1980) The response of a harpacticoid copepod community to a small-scale natural disturbance. *Journal of Marine Research* . 38: 381-395.
- Thrush S, Pridmore R, Bell R, Cummings V, Dayton P, Ford R, Grant J, Green M, Hewitt J, Hines A, Hume T, Lawrie S, Legendre P, McArdle B, Morrisey D, Schneider D, Turner S, Walters R, Whitlatch R & Wilkinson M (1997) A sand flat habitat: scaling from experiments to conclusions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 216: 1-9.
- Thrush S, Hewitt J, Norkko A, Nicholls P, Funnell G & Ellis J (2003) Habitat change in estuaries: predicting broad-scale responses of intertidal macrofauna to sediment mud content. *Marine Ecology Progress Series*. 263: 101-112.
- Thrush SF, Hewitt JE, Herman PMJ & Ysebaert T (2005) Multi-scale analysis of species–environment relationships. *Marine Ecology Progress Series*. 302: 13–26.
- Tita G, Desrosiers G, Vincx M & Nozias C (2000) Predation and sediment disturbance effects of the intertidal polychaete *Neries virens* (Sars) on associated meiofaunal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 243: 261–282.
- Traunspurger W (2009) Nematoda. In: Gene E. Likens, (Editor) *Encyclopaedia of Inland Waters*. **2**: 372-383 Oxford: Elsevier.
- Underwood A (1997) *Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variances*. Cambridge University Press, Cambridge, 504 pp.
- Van Damme D, Heip C & Willems KA (1984) Influence of pollution on the harpacticoid copepods of two North Sea estuaries. *Hydrobiologia*. 112: 143–160.
- Venturini N (2007) *Influência da quantidade da material orgânica sedimentary na estrutura e distribuição vertical e horizontal das comunidades bentônicas na plataforma de Sao Sebastião, São Paulo, Brasil*. Tesis de doctorado. Universidad de São Pablo.
- Vera A & Camousseight A (2006) Current state of knowledge of Plecoptera of Chile. *Gayana* 70: 57-64.
- Warwick RM & Gee JM (1984) Community structure of estuarine meiobenthos. *Marine Ecology Progress Series*. 18: 97–111.

- Warwick RM & Clarke KR (1993) Increased variability as a symptom of stress in marine communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 172: 215–226.
- Warwick RM, Platt HM, Clarke KR, Agard J & Gobin J (1990) Analysis of macrobenthic and meiobenthic community structure in relation to pollution and disturbance in Hamilton harbour, Bermuda. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 138: 119–142.
- Yodnarasri S, Montani S, Tada K, Shibamura S & Yamada T (2008) Is there any seasonal variation in marine nematodes within the sediments of the intertidal zone?. *Marine Pollution Bulletin*. 57: 149-154.
- Ysebaert T & Herman P (2002) Spatial and temporal variation in benthic macroinfauna and relationships with environmental variables in an estuarine intertidal soft sediment environment. *Marine Ecology Progress Series*. 244: 105-124.
- Ysebaert T, Meire P, Coosen J & Essink K (1998) Zonation of intertidal macrobenthos in the estuaries of Schelde and Ems. *Aquatic Ecology*. 32: 53-71.

ANEXO I

ANEXO I. Abundancias medias de los taxa (ind*10 cm²) por sitio y sector.

		Solís		Maldonado		Valizas		Garzón		José Ignacio		Rocha	
		Ext	Int	Ext	Int	Ext	Int	Ext	Int	Ext	Int	Ext	Int
Copepoda +	Enero	440±557	103±67	126±238	13±14	56±83	110±177	3±3	2±2	358±342	91±57	318±306	121±110
	Abril	274±320	53±58	149±137	62±37	52±62	60±51	19±25	9±14	110±91	46±14	11±12	8±9
	Mayo	60±99	12±11	172±268	7±16	2±2	10±9	41±52	23±35	75±42	13±17	4±6	3±3
	Julio	46±57	27±39	40±47	20±18	8±15	12±14	7±10	7±4	39±82	31±19	6±10	7±8
	Octubre	100±150	2±4	12±26	4±9	11±10	32±25	29±30	5±5	42±70	44±32	5±6	3±3
Nematoda	Enero	138±164	223±179	59±44	53±21	71±55	121±101	228±243	136±73	249±151	269±181	785±792	705±374
	Abril	187±178	607±408	241±269	882±1154	136±128	128±74	202±185	448±405	151±65	163±124	48±59	172±96
	Mayo	60±99	12±11	172±268	7±16	2±2	10±9	41±52	23±35	75±43	13±17	4±6	3±3
	Julio	46±57	27±39	40±47	20±18	8±15	12±14	7±10	7±4	39±82	31±19	6±10	7±8
	Octubre	100±150	2±4	12±26	4±9	11±10	32±25	29±30	5±5	42±70	44±32	5±6	3±3
Poliqueta	Enero	284±425	14±4	18±14	10±6	27±46	8±8	7±5	9±6	107±77	33±17	219±249	19±30
	Abril	132±158	10±13	80±61	25±38	32±24	11±11	19±10	6±4	113±63	30±16	20±19	34±21
	Mayo	1±3	1±2	1±1	1±1	3±3	6±5	16±27	4±4	0	6±12	5±7	11±9
	Julio	0	0	1±1	1±2	1±1	2±2	21±8	6±3	1±1	2±3	3±2	6±3
	Octubre	1±1	1±1	0	1±2	3±4	23±56	4±3	1±1	9±14	15±12	2±2	5±6
Ostracoda	Enero	9±13	98±50	28±27	48±38	8±9	6±9	28±24	26±28	6±7	79±78	57±56	51±69
	Abril	36±48	122±71	58±70	62±63	6±5	4±4	49±43	18±13	43±33	195±129	84±78	38±30
	Mayo	1±1	9±9	0	28±53	1±1	1±2	28±32	13±19	21±22	7±10	10±22	14±11
	Julio	8±15	111±104	6±7	59±50	1±2	1±1	18±15	10±7	43±53	53±25	38±64	8±9
	Octubre	0	12±23	1±3	15±30	2±3	2±2	2±3	3±4	13±37	11±13	10±11	7±9
Turbelaria	Enero	23±54	22±29	21±39	1±2	10±12	2±1	5±9	0	22±23	13±18	17±31	2±4
	Abril	33±60	1±4	1±1	1±1	0	0	1±1	1±1	12±24	0	0	0
	Mayo	49±52	7±15	11±15	4±7	10±18	1±2	3±6	3±5	1±1	2±5	9±13	1±1
	Julio	13±12	1±1	12±21	1±1	11±11	1±1	2±2	3±2	20±17	24±10	12±15	8±10
	Octubre	13±20	6±9	33±46	9±13	3±6	2±3	3±5	1±4	18±18	26±16	27±32	9±8
Rotifera	Enero	1±3	1±4	0	1±2	3±9	1±2	1±3	0	0	5±14	0	0
	Abril	0	0	1±1	0	1±1	0	0	0	2±3	0	0	0
	Mayo	0	0	0	0	0	0	1±1	0	0	0	1±1	0
	Julio	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Octubre	0	0	0	0	0	0	7±15	1±1	0	0	0	0

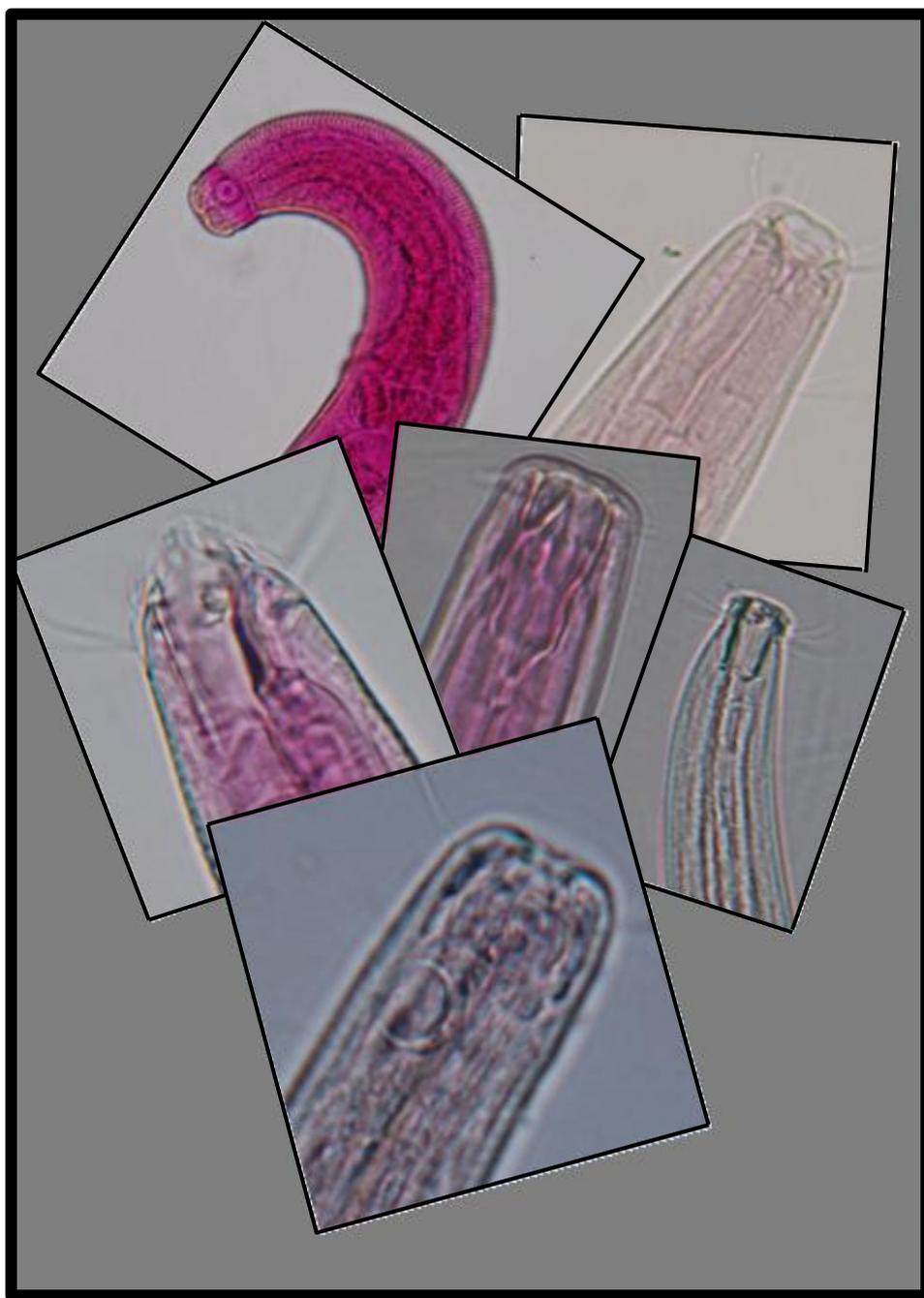
ANEXO I. Continuación.

		Solís		Maldonado		Valizas		Garzón		José Ignacio		Rocha	
		Ext	Int	Ext	Int	Ext	Int	Ext	Int	Ext	Int	Ext	Int
Tardigrada	Enero	1±1	0	0	0	0	0	0	0	1±1	0	12±26	8±24
	Abril	42±96	0	25±39	0	1±1	0	1±1	0	0	0	0	1±1
	Mayo	5±9	0	113±335	0	0	0	0	0	1±1	0	1±1	0
	Julio	2±7	0	27±55	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Octubre	8±23	0	0	0	0	0	0	0	1±1	0	0	0
Gasteropoda	Enero	1±1	1±1	0	0	0	1±1	1±1	1±1	0	0	1±1	0
	Abril	2±4	1±1	0	1±1	3±3	1±2	1±2	1±1	0	1±1	0	3±4
	Mayo	0	0	0	0	0	0	0	1±1	0	1±1	0	1±1
	Julio	1±1	1±1	1±1	0	1±1	0	1±1	1±1	1±1	1±1	1±1	1±1
	Octubre	0	0	0	0	8±12	1±1	1±1	1±1	0	2±2	1±1	2±3
Bivalva	Enero	0±1	1±2	0	1±1	3±4	6±5	1±2	1±1	0	1±1	1±1	1±1
	Abril	4±6	2±3	1±1	0	2±3	3±3	1±1	1±1	0	0	0	1±1
	Mayo	0	0	0	0	1±1	1±2	0±1	0	0	0	0	0
	Julio	1±1	0	0	0	0	1±1	0±1	1±1	0	0	0	0
	Octubre	0	0	0	0	0	1±1	0	0	1±1	0	0	0
Oligocheta	Enero	0	0	0	0	3±5	0	0	0	0	0	0	0
	Abril	0	0	0	0	1±1	0	0	0	0	0	0	0
	Mayo	26±29	12±16	6±8	20±20	8±8	4±5	29±59	0	64±24	1±1	5±10	0
	Julio	45±66	1±1	18±31	2±3	26±22	1±1	1±2	0	13±14	1±1	11±12	1±1
	Octubre	23±25	30±66	223±643	18±30	22±39	1±1	30±32	13±13	83±81	1±4	10±13	3±4
Tanaidacea	Enero	0	0	1±1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Abril	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Mayo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Julio	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1±1
	Octubre	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1±1
Halacaroidea	Enero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1±1	1±1
	Abril	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Mayo	0	0	0	1±1	0	0	0	0	0	0	0	0
	Julio	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Octubre	0	0	0	0	0	0	1±1	0	0	0	0	0

ANEXO I. Continuación.

		Solís		Maldonado		Valizas		Garzón		José Ignacio		Rocha	
		Ext	Int	Ext	Int	Ext	Int	Ext	Int	Ext	Int	Ext	Int
Isopoda	Enero	0	0	0	0	1±1	0	0	0	0	0	1±1	1±1
	Abril	0	0	0	0	0	0	0	0	1±1	0	1±1	0
	Mayo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1±1	0	0
	Julio	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Octubre	—0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Amphipoda	Enero	0	1±1	1±1	1±1	0	0	0	0	1±1	1±1	1±1	0
	Abril	0	0	2±4	0	0	0	2±6	0	67±71	1±1	1±1	1±1
	Mayo	0	0	0	0	0	0	1±1	0	20±22	1±1	0	1±2
	Julio	0	0	0	0	0	0	0	0	1±1	0	2±2	1±1
	Octubre	0	0	0	1±1	0	0	0	0	1±1	0	0	1±1
Acaro	Enero	1±1	0	0±1	0	1±1	0	0	1±1	1±1	1±1	1±1	0
	Abril	0	0	0	1±1	0	0	5±12	1±1	0	0	0	1±1
	Mayo	1±1	1±1	1±1	1±1	0	0	2±2	1±1	0	0	0	1±1
	Julio	0	1±1	0	0	0	0	1±1	1±1	1±1	0	0	1±1
	Octubre	0	0	0	1±1	1±1	0	0	1±1	0	0	0	1±1
Zoea	Enero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1±1	0
	Abril	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Mayo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Julio	0	0	0	0	0	0	0	0	1±1	0	0	0
	Octubre	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Decapoda	Enero	0	1±1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Abril	0	0	0	0	0	0	1±1	1±1	0	0	0	1±1
	Mayo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Julio	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Octubre	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Plecoptera	Enero	0	1±1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Abril	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Mayo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Julio	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Octubre	0	0	0	0	0	0	1±1	1±1	0	0	0	0

ANEXO II



Índice del Anexo II

Características Generales	1
Cutícula	1
Órganos Sensoriales	1
Canal alimentario	2
Sistema Reproductivo	3
Hembras	3
Machos	3
Cola	4
Clasificación.....	4
Nematofauna de los estuarios uruguayos	4
<i>Enoplolaimus sp1.</i> ♀	9
<i>Anoplostoma aff viviparum</i> ♀ y ♂	10
<i>Oxystomina aff affinis</i> ♂	11
<i>Adoncholaimus aff papillatus</i> ♂	12
<i>Pontonema aff elongatum</i> ♀ y ♂	13
<i>Oncholaimus sp1.</i> ♀	14
<i>Chromadorina sp1.</i> ♀	14
<i>Neochromadora aff complexa</i> ♂	16
<i>Prochromadorella sp1.</i> ♀	17
<i>Pseudochromadora aff bulbosa</i> ♀ y ♂	18
<i>Leptolaimus sp1.</i> ♂	19
<i>Anonchus sp1.</i> ♀ y ♂	20
<i>Sabatieria aff mortenseni</i> ♀ y ♂	21
<i>Daptonema aff trabeculosum</i> ♀ y ♂	22
<i>Daptonema aff setosum</i> ♀ y ♂	23
<i>Theristus aff metaflevisis</i> ♂	25
<i>Pseudosteineria sp1.</i> ♀	26
<i>Omicronema sp1.</i> ♂	27
<i>Metalinhomoeus aff typicus</i> ♀ y ♂	28
<i>Terschellingia aff longicaudata</i> ♂	29
<i>Odontophora sp1.</i> ♀	30
<i>Paradontophora sp1.</i> ♀ y ♂	31
Material de Referencia	32
Dibujos y esquemas.....	33

El **Phylum Nematoda** está formado por organismos multicelulares vermiformes que se encuentran en todos los ambientes, tanto parasitarios como libres. Existen más de 20.000 especies de las cuales 4000 aproximadamente son de vida libre. Las formas de vida libre habitan en el suelo y en sedimentos tanto de ambientes dulceacuícolas como marinos. En particular los nematodos marinos de vida libre son muy abundantes en todo tipo de ambientes costeros desde litorales/sublitorales hasta abisales. Viven en el espacio intersticial generado entre los granos de sedimento, adheridos a los mismos, epifitos de algas o plantas xerófitas o epizoos y sobre animales de mayor tamaño.

Características Generales

Sus tamaños varían entre 0.5 a 12.0 mm, requieren del uso de microscopio para identificarlos. Su cuerpo es cilíndrico, presenta musculatura longitudinal y circular gruesa y cubiertos por una cutícula. Se distingue una parte anterior o cabeza y una posterior o cola. En cuanto a su anatomía interna presentan una cavidad bucal, un esófago muscular, intestino y recto corto. La complejidad de estas estructuras varía entre los géneros y entre especies, por lo que son empleados como caracteres utilizados en la identificación junto con partes taxonómicamente útiles de los sistemas nervioso, excretor y reproductor. Las claves que se han utilizado para esta identificación son las claves pictóricas de Platt & Warwick (1983, 1988) y Warwick et al. (1998).

Cutícula

Puede ser lisa, estriada (anulaciones transversales) o punteada ya sea en columnas o estar distribuidos irregularmente. Se dice que la cutícula es homogénea si presenta la misma configuración a lo largo de todo el cuerpo y heterogénea si varía su configuración.

Órganos Sensoriales

La cutícula presenta estructuras sensoriales de diferentes formas:

- ❖ **Sencillas:** Pueden ser setosas o papilosas se hallan siempre en tres coronas de 6+6+4. No siempre son visibles. Siempre se hallan relacionadas a células de soporte y células nerviosas.
- ❖ **Cerdas somáticas:** Las mismas pueden estar distribuidas en el cuerpo con algún patrón particular o carecer de patrón. Reciben nombres diferenciales de acuerdo a donde se ubican, en ese sentido hay cerdas caudales (ubicadas en la cola), cervicales (entre el esófago y la cabeza) su número es variable y constituye un carácter taxonómico importante.
- ❖ **Anfidios:** Estructuras pares que se ubican en posición lateral con especialidad de quimiorreceptores. La forma del anfidio (espiral, bolsillo, redondo, multiespiral) y la posición de este es de importancia taxonómica.

Canal alimentario

La cavidad bucal presenta una gran variedad de formas que van desde ser un espacio mínimo hasta ser una cavidad espaciosa y con proyecciones cuticulares de la pared (dientes/onchias) o mandíbulas. Además, puede haber filas de dentículos pequeños. Las formas de la cavidad bucal reflejan el tipo de alimentación. Esta se continúa con el esófago la cual constituye la parte muscular anterior del intestino que puede ser cilíndrico o presentar un bulbo posterior. El sistema excretor consiste en una célula renete que se extiende anteriormente abriéndose en un poro ubicado generalmente en la región del esófago, su posición tiene valor taxonómico. Sin embargo el intestino en sí mismo no es un carácter utilizado para la identificación, la porción final o recto se conecta con el ano en las hembras y con la cloaca en los machos. Se los puede clasificar de acuerdo al tipo de alimentación que presentan en:

1. **Comedores selectivos de detritus:** Cavidad bucal muy pequeña. La alimentación se realiza por medio de succión, utilizando el esófago. Se alimentan exclusivamente de partículas blandas.

2. ***Comedores No selectivos de detritus:*** Con cavidad bucal en forma de copa, cónica o cilíndrica, sin dientes. La alimentación es llevada a cabo por succión con la utilización del esófago y la parte anterior de la cavidad bucal. El alimento consiste en detritus, sin embargo pueden digerir elementos grandes (diatomeas).

3. ***“Epistrate feeders” o comedores de superficie:*** La cavidad bucal presenta pequeños dientes. Tienen la capacidad de “ramonear” la superficie o romper células y succionar el interior de estas.

4. ***Depredadores y omnívoros:*** La cavidad bucal presenta dientes y mandíbulas poderosas. La mayoría de los organismos ubicados en este grupo son depredadores y son capaces de succionar, romper y en algunos casos engullir la presa entera.

Sistema Reproductivo

Hembras

Presentan uno (monodélfico) o dos ovarios (didélfico), la vulva generalmente esta en el medio del cuerpo en las formas didélficas o próxima el ano en las formas monodélficas.

Machos

Presentan generalmente dos testículos opuestos o en tándem, pero algunos grupos presentan uno. Son caracteres utilizados en la identificación taxonómica a niveles de orden. Las estructuras copulatorias (espículas), gubernaculo (estructura cuticularizada que guía a la espícula), y suplementos precloacales, en cambio son caracteres que definen géneros y especies. Por la importancia que tienen las estructuras copulatoria masculinas en la taxonomía de Nematoda, en la mayoría de las especies solo se puede llegar a determinar su nombre si se posee al menos un macho en la colección, las hembras y los juveniles si bien complementan las descripciones no son útiles a los fines taxonómicos.

Cola

Presentan distintas formas:

- ❖ Corta y redondeada
- ❖ Cónica
- ❖ Cónica-cilíndrica
- ❖ Filiforme alargada

Clasificación

La sistemática de los nematodos ha sufrido varios cambios, incluso aun no son estables los niveles taxonómicos inferiores. En particular la descripción de nuevas especies ha generado rearrreglos y subdivisiones. El uso del análisis de ADN como herramienta para establecer las relaciones filogenéticas, constituye un importante avances que lentamente contribuirá a resolver este aspecto (De Ley, 2005; De Ley *et al.* 2005).

Nematofauna de los estuarios uruguayos

En las muestras analizadas de los seis estuarios estudiados se encontraron un total de 4 órdenes, 12 familias, 21 géneros, 22 especies de nematodos marinos de vida libre (Tabla 1 y 2). Se presentan a continuación imágenes y una breve descripción de las características morfológicas e información ecológica de los mismos.

Tabla 1. Lista taxonómica de las especies de nematodos marinos de vida libre registrados en los estuarios estudiados.

Filo Nematoda
Clase Adenophorea
Subclase Enoplia
Orden Enoplida
Familia Thoracostomopsidae
<i>Enoplolaimus</i> de Man, 1893
<i>Enoplolaimus sp1.</i>
Familia Anoplostomatidae
<i>Anoplostoma</i> Bütschli, 1874
<i>Anoplostoma aff viviparum</i> (Bastian, 1865) Bütschli, 1874
Familia Oxystominidae
<i>Oxystomina</i> Flipjev, 1921
<i>Oxystomina aff affinis</i> Gerlach, 1956
Familia Oncholaimidae
<i>Adoncholaimus</i> Flipjev, 1918
<i>Adoncholaimus aff papillatus</i>
<i>Pontonema</i> Leidy, 1855
<i>Pontonema aff elongatum</i>
<i>Oncholaimus</i> Dujardi, 1845
<i>Oncholaimus sp1.</i>
Subclase Chromadoria
Orden Chromadorida
Suborden Chromadorina
Familia Chromadoridae
<i>Chromadorina</i> Flipjev, 1918

Chromadorina sp1.

Neochromadora Micoletzky, 1924

Neochromadora aff complexa

Prochromadorella Micoletzky, 1924

Prochromadorella sp1.

Familia Desmodoridae

Pseudochromadora Daday, 1889

Pseudochromadora aff bulbosa

Orden Plectida

Familia Leptolaimidae

Leptolaimus de Man, 1876

Leptolaimus sp1.

Anonchus Cobb, 1913

Anonchus sp1.

Orden Araeolaimida

Familia Comesomatidae

Sabatieria Rouville, 1903

Sabatieria aff mortenseni

Orden Monhysterida

Familia Xyalidae

Daptonema Cobb, 1920

Daptonema aff trabeculosum

Daptonema aff setosum

Theristus Bastian, 1865

Theristus aff metaflavensis

Pseudosteineria

Pseudosteineria sp.

Omicronema Cobb, 1920

Omicronema sp1.

Familia Linhomoeidae

Metalinhomoeus de Man 1907

Metalinhomoeus aff *typicus*

Terschelingia de Man 1888

Terschellingia aff *longicaudata*

Familia Axonolaimidae

Odontophora Bütschli, 1874

Odontophora sp1.

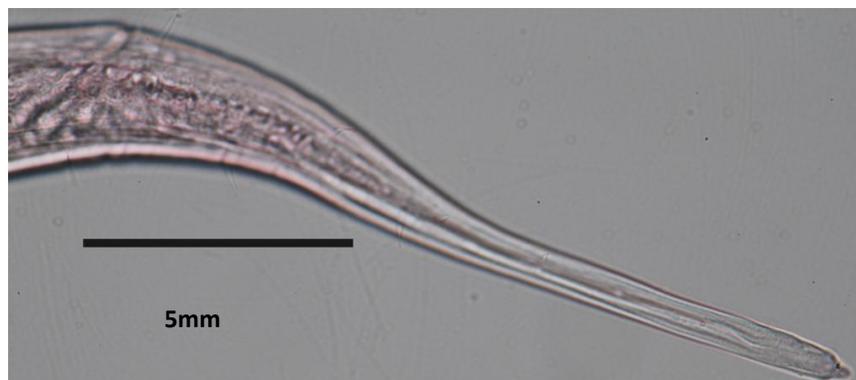
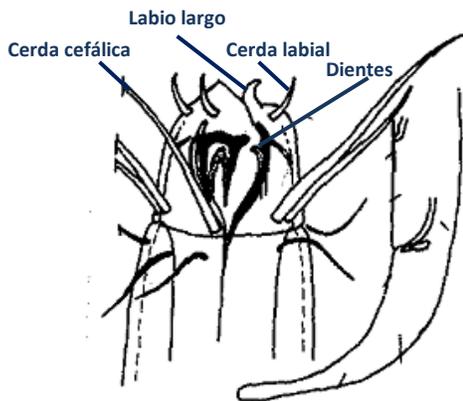
Paradontophora Timm, 1963

Paradontophora sp1.

Tabla 2. Especies encontradas en los estuarios estudiados y características ambientales principales. Donde Ext= externo e Int= interno.

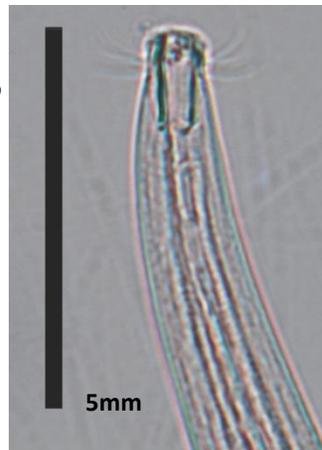
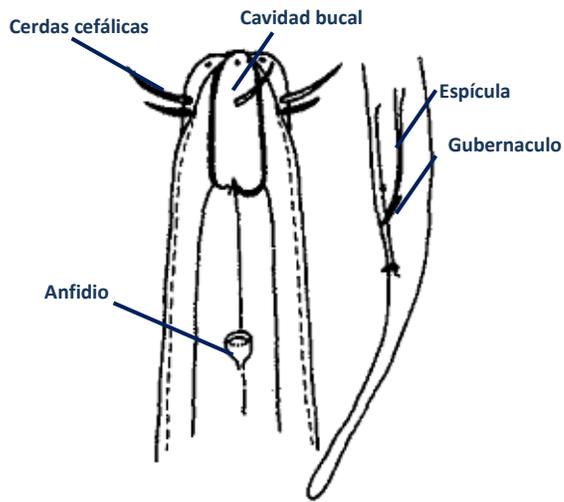
Especies	Solis		Maldonado		Valizas		Rocha		Garzón		José Ig.	
	Ext	Int										
<i>Adoncholaimus aff papillatus</i>		x	x		x		x	x	x	x	x	x
<i>Anonchus sp1.</i>			x							x		
<i>Anoplostoma aff viviparum</i>	x	x			x	x		x	x	x		x
<i>Chromadorina sp1.</i>			x									
<i>Daptonema aff setosum</i>					x							
<i>Daptonema aff trabeculosum</i>		x			x	x		x	x	x		x
<i>Enoplolaimus sp1.</i>	x		x									
<i>Leptolaimus sp1.</i>		x	x	x	x	x				x		x
<i>Metalinhomoeus aff typicus</i>								x		x		
<i>Neochromadora aff complexa</i>												
<i>Odontophora sp1.</i>			x									
<i>Omicronema sp1.</i>			x									x
<i>Oncholaimus sp1.</i>	x		x									
<i>Oxystomina aff affinis</i>		x						x	x	x		
<i>Paradontophora sp1.</i>									x	x		
<i>Pontonema aff elongatum</i>												
<i>Prochromadorella sp1.</i>											x	x
<i>Pseudochromadora aff bulbosa</i>		x			x				x	x		
<i>Pseudosteineria sp1.</i>					x					x		
<i>Sabatieria aff mortenseni</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Terschellingia aff longicaudata</i>		x	x	x	x	x		x	x	x		x
<i>Theristus aff metaflevisensis</i>					x	x	x			x	x	x
Mo (%)	0,10- 2,1	0,66-1,4	0,15-1,3	0,66-5,3	0,24-1,4	1,07-3,1	0,24-1,7	0,36-4,1	0,16-1,7	0,15-2,0	0,1-0,6	0,69-1,8
Arena Media (%)	4,8-44,2	5,3-48	23,5-44,2	5,9-34,9	23,5-52,2	4,4-41,6	6,1-44	5,6-36,1	3,8-45,2	5,6-39,7	3,8-40,1	5,8-39,7
Temperatura (°C)	13,4-23,9	13,2-25,7	13,9-21,2	14,7-23,9	12,6-23,9	16,5-24,8	14,3-24,5	14,1-24,5	23,1-14,5	24,7-13,3	11,1-23,1	13,3-24,7
Conductividad (mS/cm)	3,3-35,9	1,5-34,9	28,5-44,7	4,0-33,4	44,9-5,3	3,6-38,6	9,4-36,3	9,6-38,2	3,0-22,1	4,4-22,8	17,1-46,0	17,8-46,5

Enoplolaimus sp. ♀



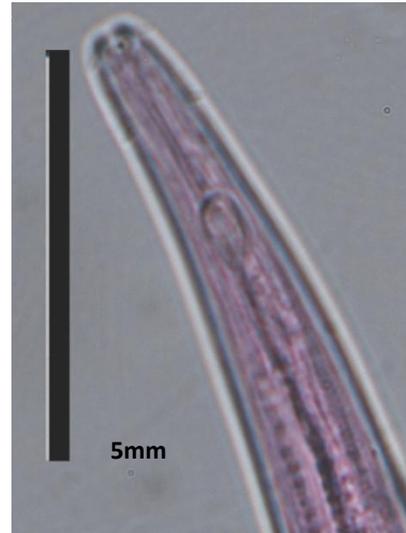
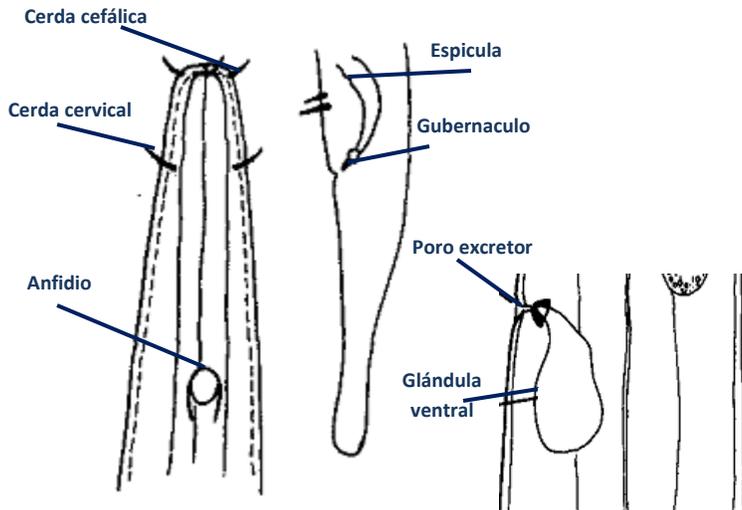
Todas las especies tienen mandíbulas que aparecen como dos barras laterales unidas por una barra anterior curva, las cerdas cefálicas (6+6+4) surgen de la base de la cabeza. Características útiles que permiten distinguir entre las especies son las longitudes relativas de las cerdas en la cabeza, el número y disposición de las cerdas cefálicas en el macho, la forma de la cola, la forma de las espículas y la posición del suplemento precloacal. Las especies de *Enoplolaimus* son características de sedimentos arenosos y aguas poco profundas. Son depredadores voraces e incluso se alimentan de otros nematodos. Los ejemplares encontrados fueron todas hembras, por lo que no fue posible la identificación de la especie. Se colectaron ejemplares en los sectores externos de Solís y Maldonado.

Anoplostoma aff viviparum ♀ y ♂



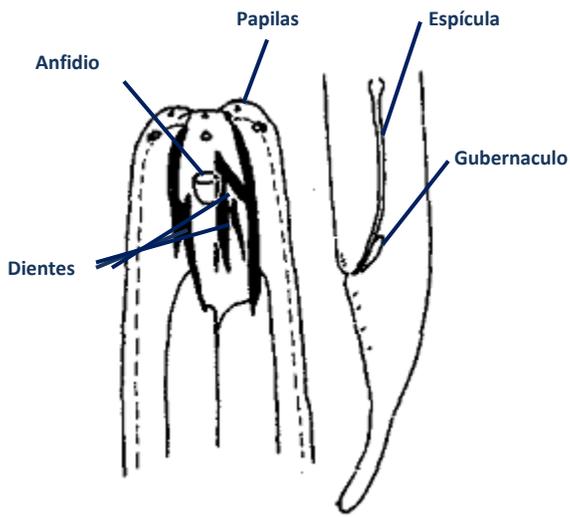
Las especies pertenecientes al género *Anoplostoma* se caracterizan por presentar una cavidad bucal cilíndrica y larga. Características como posición de los anfidios, largo de las cerdas cefálicas y de las espículas son útiles para distinguir a las especies. *Anoplostoma aff viviparum* es la especie más comúnmente reportada del género. Presenta cutícula lisa, seis papilas labiales, cerdas cefálicas. La cavidad bucal es cilíndrica y sin dientes. Los machos presentan espículas alargadas y gubernáculo corto. Se encuentra en sedimentos fangosos de estuarios poco profundos, son comunes en hábitats intermareales del mundo y se les asocia con las capas reductoras del sedimento. Si bien es cosmopolita se lo encuentra en mayor abundancia en lugares con baja salinidad. En cuanto a su alimentación son comedores no selectivos de detrito. Se colectaron ejemplares en los sectores interno y externo de Valizas, Garzón y Solís y en los sectores internos José Ignacio y Rocha.

Oxystomina aff affinis ♂



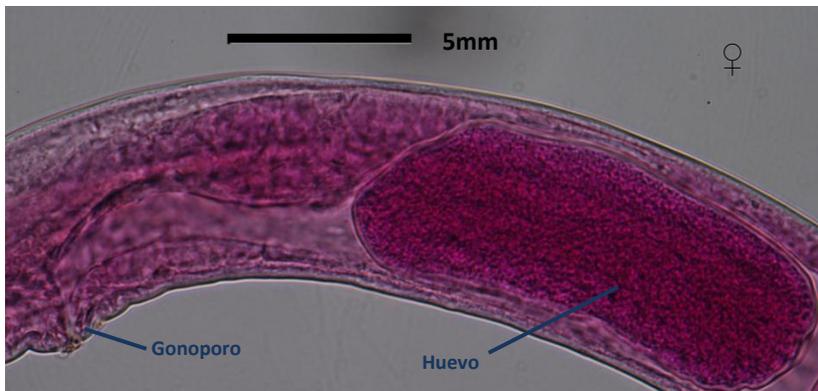
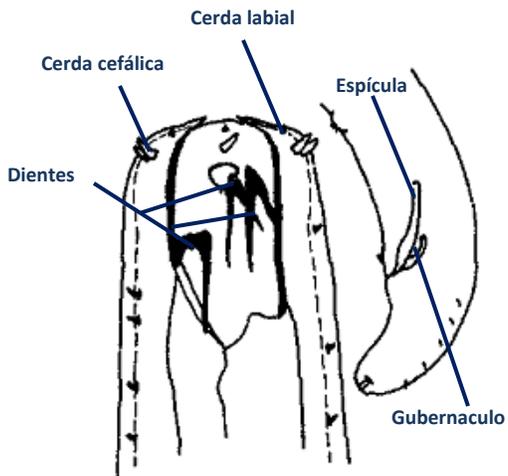
Presentan un anfidio característico de forma ovalada, cavidad bucal pequeña. Por lo general presentan seis cerdas cefálicas y cervicales. El poro excretor suele ser visible y fortalecido por un engrosamiento cuticular. Su parte caudal es clavada. Las especies se separan principalmente por características como el tamaño del anfidio y el largo de las cerdas cefálicas y cervicales por un engrosamiento cuticular. Son comedores selectivos de detrito (bacterias). Se colectaron ejemplares en los sectores internos de Solís y Rocha y en ambos sectores de Garzón.

Adoncholaimus aff papillatus ♂

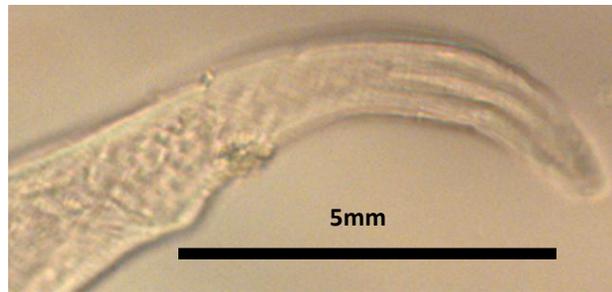
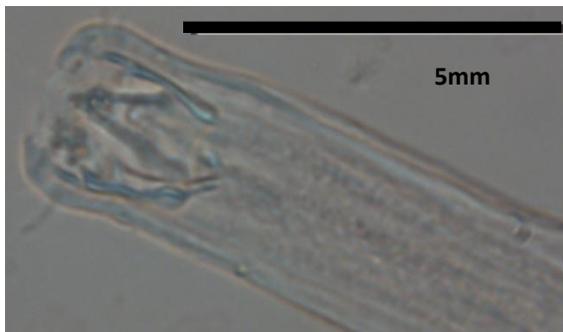
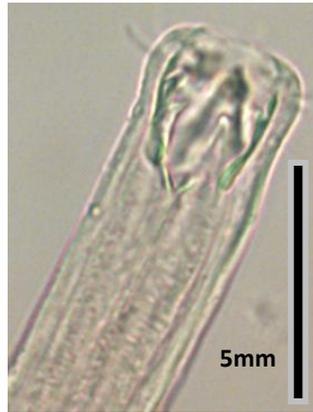
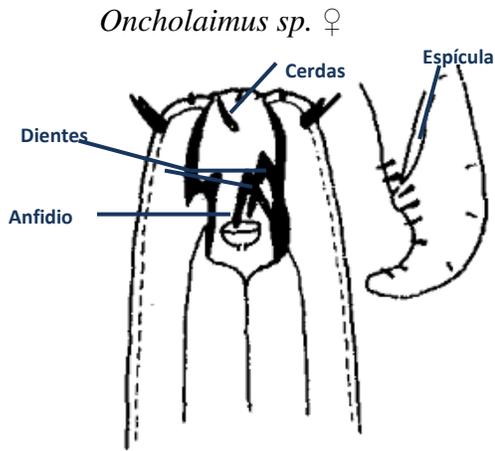


Los organismos pertenecientes al género *Adoncholaimus* presentan una cavidad bucal grande 3 dientes: un dorsal, sub-ventral pequeño y sub-ventral grande en posición derecha. Gubernaculum presente, cola diferenciada claramente del cuerpo con una punta aguda espícula larga. Las hembras presentan poros preanales. Son muy similares al género *Viscosia* diferenciándose de este por sus espículas más largas y presentar gubernáculo. *Adoncholaimus papillatus* se caracteriza por presentar una cavidad bucal larga, seis labios cada uno con una papila labial interna, la cola en su parte anterior hinchada y la parte posterior filiforme y anfidio en forma de copa. Se los encuentra comúnmente en sedimentos con gran contenido de fango baja salinidad, son carroñeros. Se colectaron ejemplares en los sectores externos de Valiza, Maldonado, en los sectores internos de Solís y en ambos sectores de Rocha, Garzón y José Ignacio.

Pontonema aff elongatum ♀ y ♂

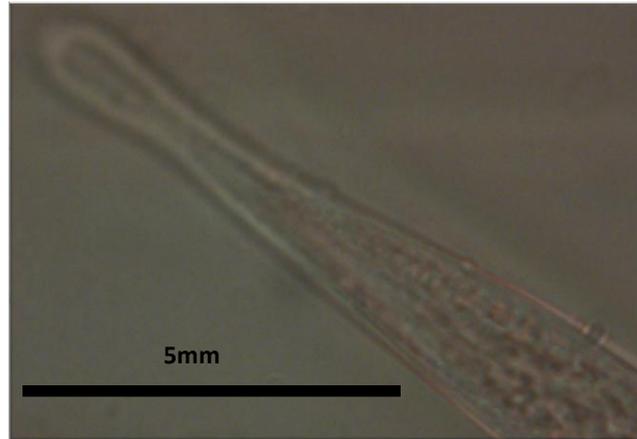
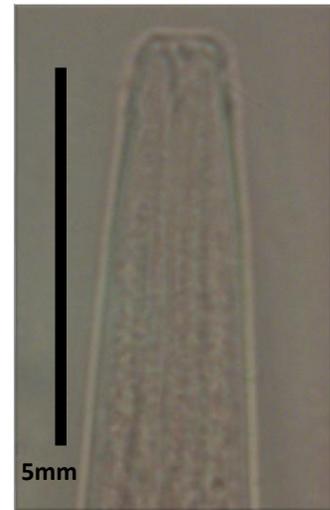
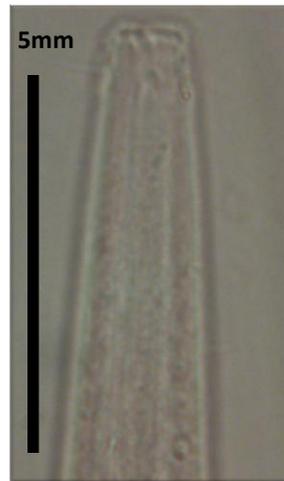
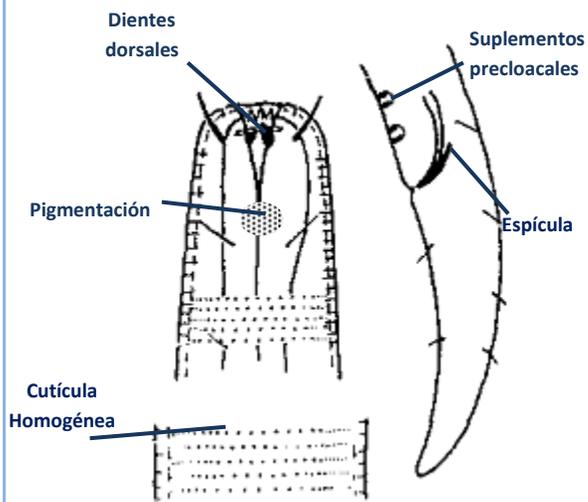


Las especies de *Pontonema* son unos de los nematodos marinos de vida libre más grandes. Se distingue entre especies por características como los tamaños de los dientes dorsales y sub-ventral, la posición del poro excretor y las estructuras de cópula en los machos. Se los encuentra en ambientes cuyos sedimentos son arenosos, se alimentan de carroña. Se colectaron ejemplares en el sector externo de Valizas.



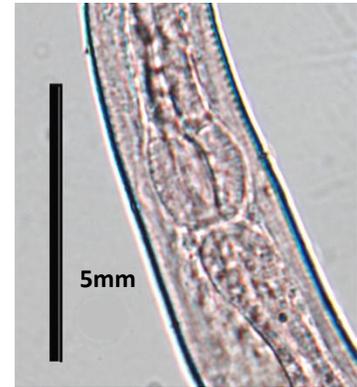
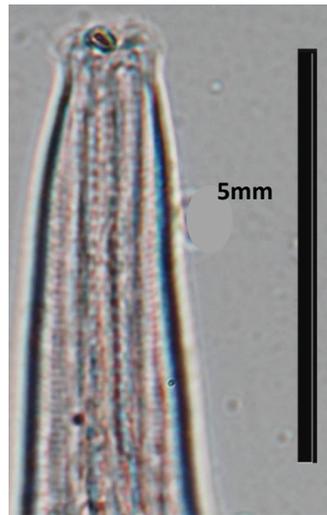
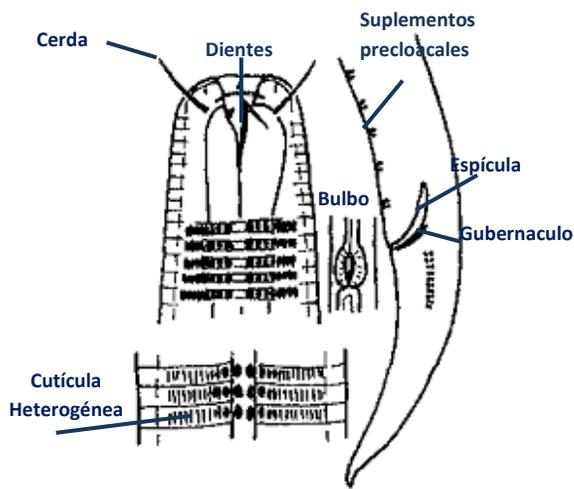
Presentan grandes dientes, en las hembras se distingue ovario y en los machos espículas cortas y ausencia de gubernáculo. Las especies pertenecientes a este género habitan en ambientes con arena gruesa y fina, próximos a marea alta y en fango sublitoral. Son comunes en hábitats intermareales del mundo y se les asocia con las capas reductoras del sedimento, en cuanto a su alimentación son carroñeros. Se colectaron ejemplares en los sectores externos de Solís y Maldonado.

Chromadorina sp ♀



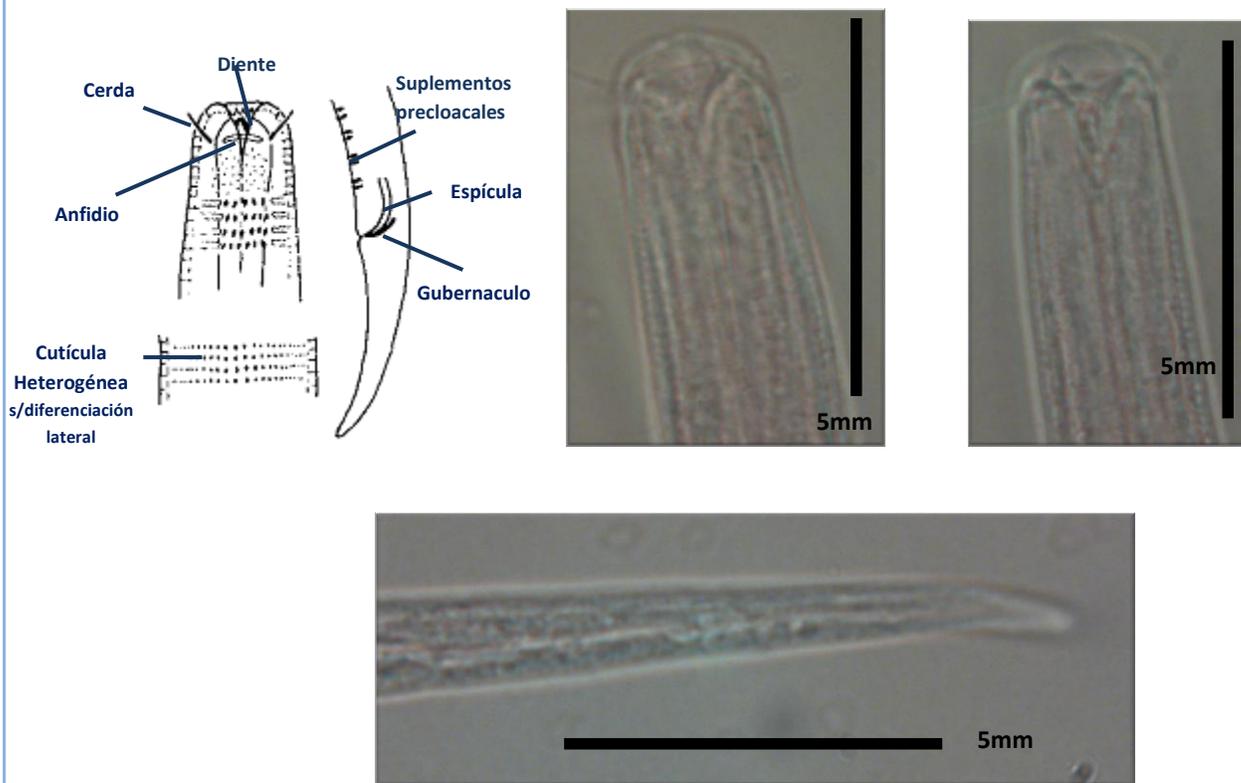
Los organismos pertenecientes al género *Chromadorina* presentan tres dientes sólidos en la cavidad bucal, cutícula homogénea con filas transversales de puntos, pero sin diferenciación lateral y los anfidios cuando son visibles tienen forma de hendidura. Son abundantes en los sedimentos lamosos de Argentina, Brasil y Australia y en las playas arenosas en la zona de alta energía. Son comedores de superficie (“epistrate feeders”). Se colectaron ejemplares en ambos sectores de Maldonado.

Neochromadora aff complexa ♂



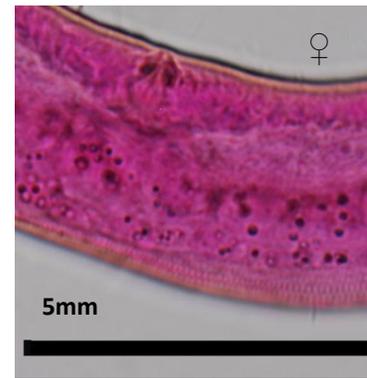
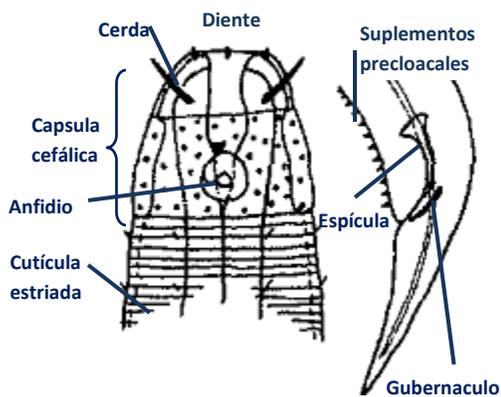
El género *Neochromadora* se caracteriza por presentar cutícula heterogénea y con diferenciación lateral constituida por dos o tres filas longitudinales de puntos, en la cavidad bucal se ubican un diente dorsal hueco y dos dientes subventrales. Son abundantes en los sedimentos limosos de Brasil y Australia y en las playas arenosas en la zona de alta energía. Son comedores de superficie. Se colectaron ejemplares en el sector externo de Rocha.

Prochromadorella sp. ♀



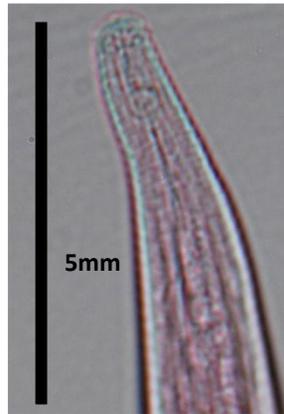
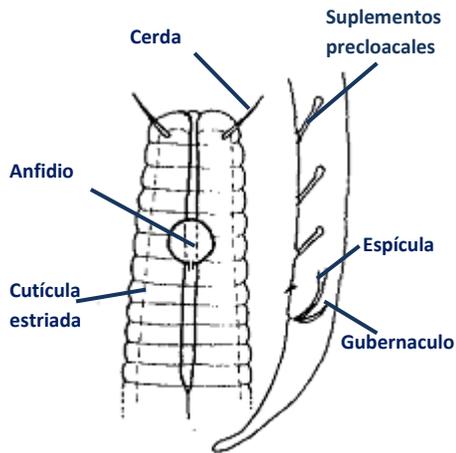
Prochromadorella presenta tres dientes sólidos, cutícula heterogénea con hileras longitudinales punteados, pero a veces los puntos laterales aparecen ampliados dando apariencia de cutícula heterogénea. Los machos presentan suplementos precloacales y gubernáculo. Las especies pertenecientes a este género se ubican en arenas intertidales y además son abundantes en los sedimentos lamosos de Argentina, Brasil y Australia. Son comedores de superficie. Se colectaron ejemplares en ambos sectores de José Ignacio.

Pseudochromadora aff *bulbosa* ♀ y ♂

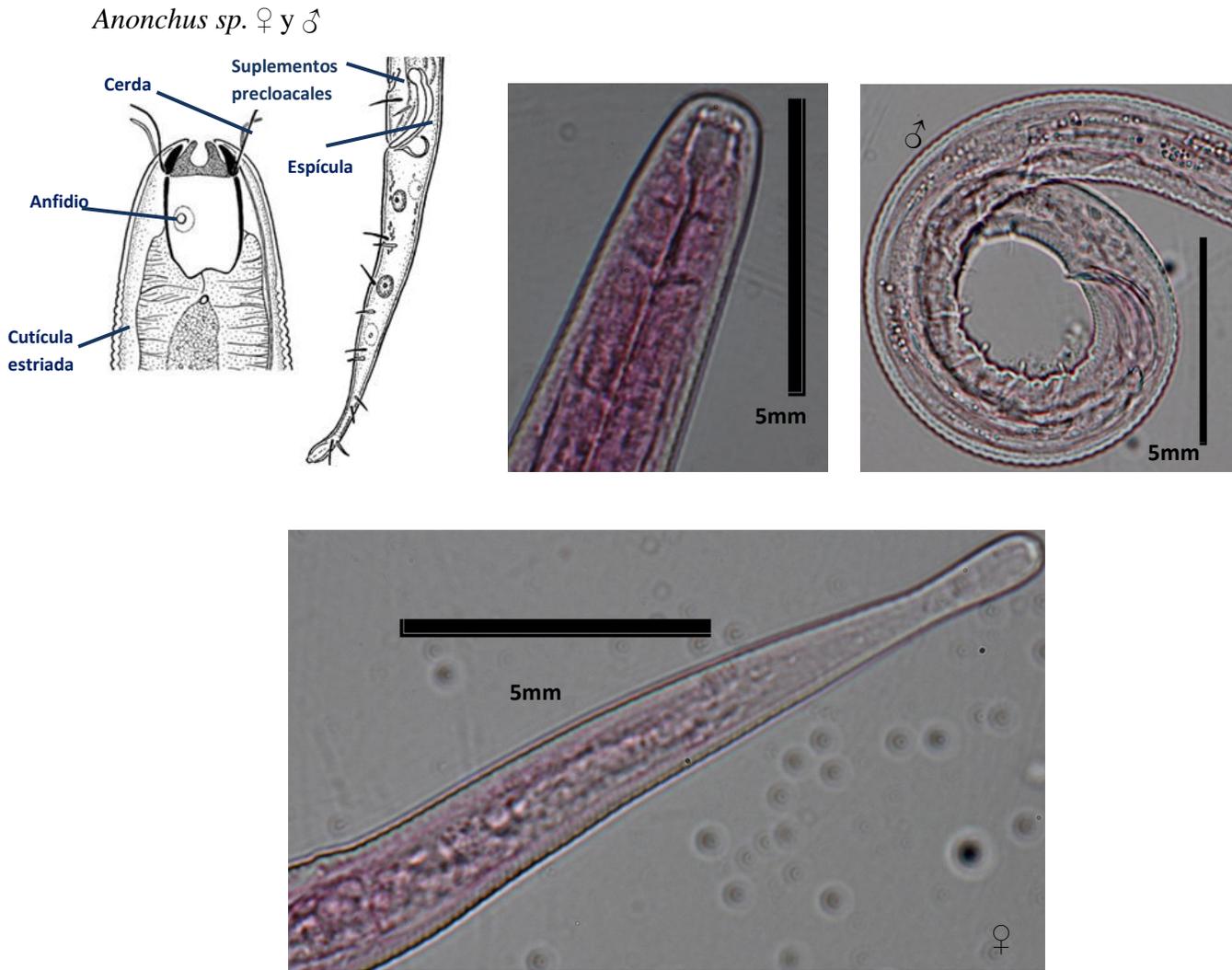


Pseudochromadora presenta cutícula transversalmente estriada con ornamentación adicional. La capsula cefálica está dividida en dos secciones un cono truncado anterior y una sección basal más amplia, separados por una prominente ranura. Además presentan papilas labiales y cerdas cefálicas. El anfidio se ubica en la parte posterior de la capsula cefálica. Presenta cerdas cortas a lo largo del cuerpo. Esófago con bulbo posterior, cola cónica con estrías en la porción terminal. Son comedores de superficie en cuanto a su alimentación y se encuentran en ambientes con sedimentos ricos en arenas lamosas. Se colectaron ejemplares en el sector interno de Solís, externo de Valizas y en ambos sectores de Garzón.

Leptolaimus sp. ♂

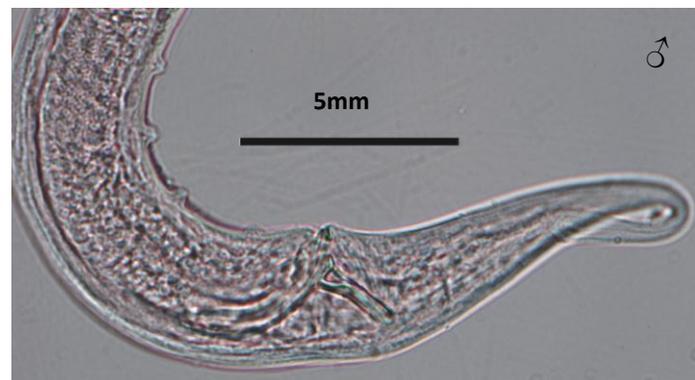
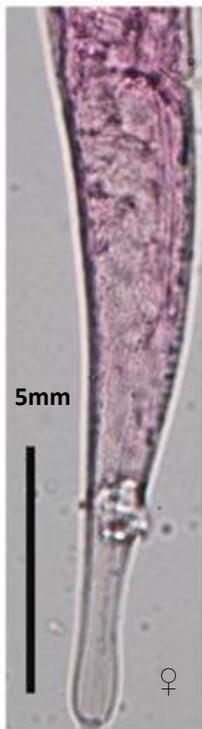
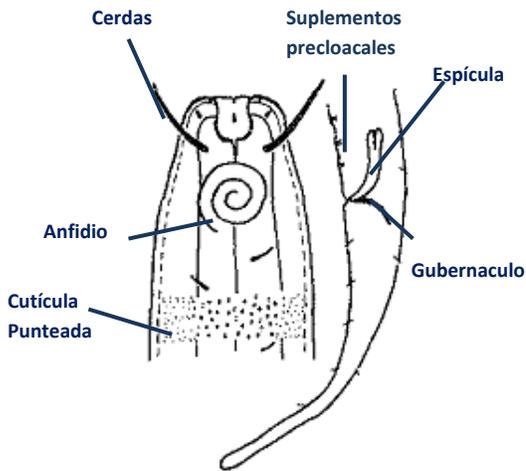


Presentan una cavidad bucal elongada y tubular. Anfidio circular ubicado posteriormente a las cerdas cefálicas. Los machos presentan suplementos preclocales que en las hembras ocasionalmente están presentes en menor número y son similares estructuralmente. Son abundantes en ambientes mesohalinos y en sedimentos arenosos, salinidades altas les son desfavorables. Son comedores selectivos de detrito (bacterias). Se colectaron ejemplares en el sector interno de Solís, Garzón y José Ignacio y en ambos sectores de Valizas y Maldonado.



Presentan cutícula anillada, las estrías aparecen posteriores al anfidio. Las hembras a diferencia de los machos no presentan cerdas somáticas. La presencia de cerdas cefálicas es variable de acuerdo a la especie. Algunas especies además presentan cerdas subcefálicas. Ambientes con fango son favorables para estos nematodos, en cuanto a su alimentación son depredadores facultativos. Se colectaron ejemplares en el sector interno de Garzón y en el sector externo de Maldonado.

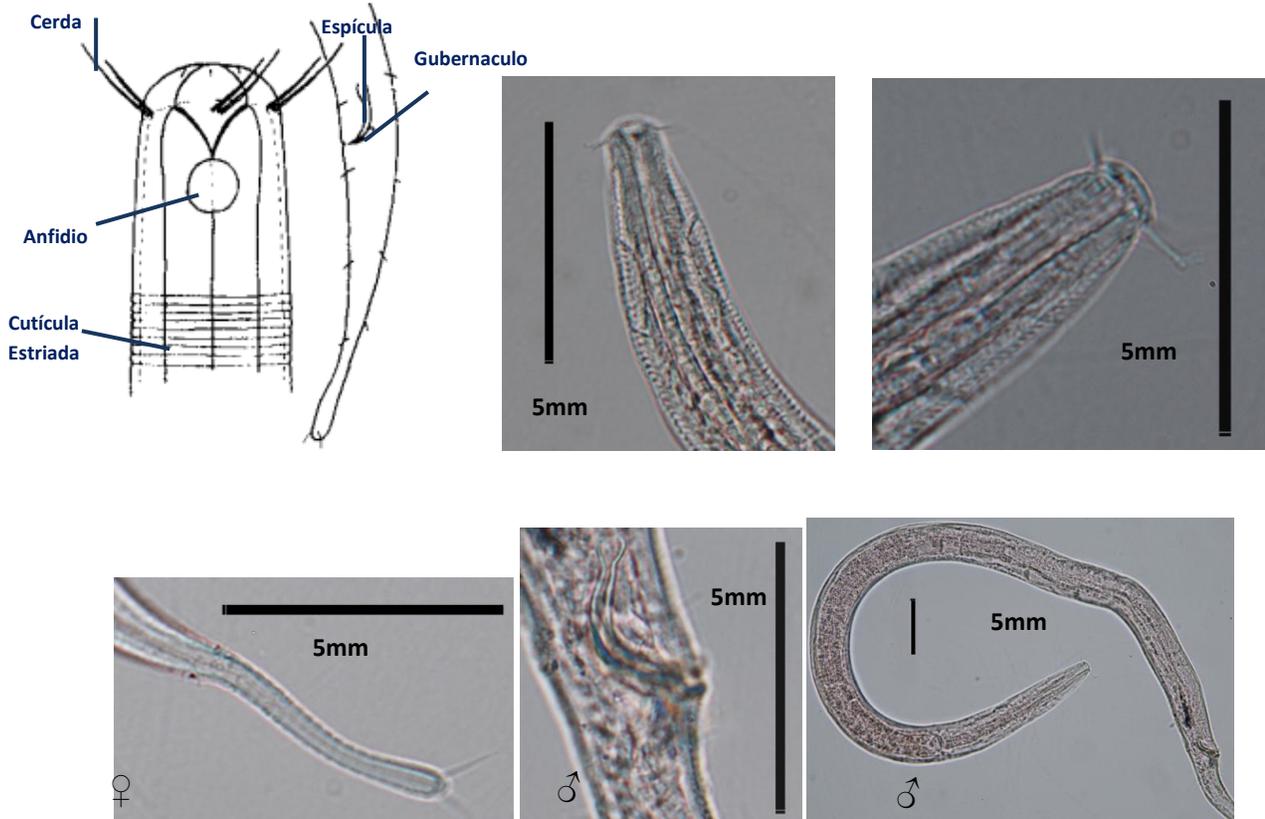
Sabatieria aff mortenseni ♀ y ♂



S. aff mortenseni presenta cutícula lisa sin estrías visibles pero con puntuaciones laterales. La cavidad bucal es angosta en forma de copa, presencia de cerdas subcefálicas y anfidio espiral, esófago recto con bulbo basal. Cola cónica de punta redondeada. Los machos presentan espícula con gubernaculo y seis suplementos cloacales. Es considerada dentro del grupo de alimentadores de depósito, consume tanto bacterias como algas unicelulares y detritos. El género *Sabatieria* es

uno de los grupos más abundantes de nematodos y es muy frecuente en sedimentos fangosos de ambientes costeros del mundo es una especie cosmopolita que es reportada en sedimentos de ambientes litorales con alto contenido de fango y de materia orgánica. Muchas especies son consideradas tolerantes a ambientes contaminados. Son depositívoros, comedores no selectivos de detrito. En el presente estudio se colectaron ejemplares en ambos sectores de todos los sitios estudiados (Garzón, Rocha, José Ignacio, Maldonado, Valizas, Solís).

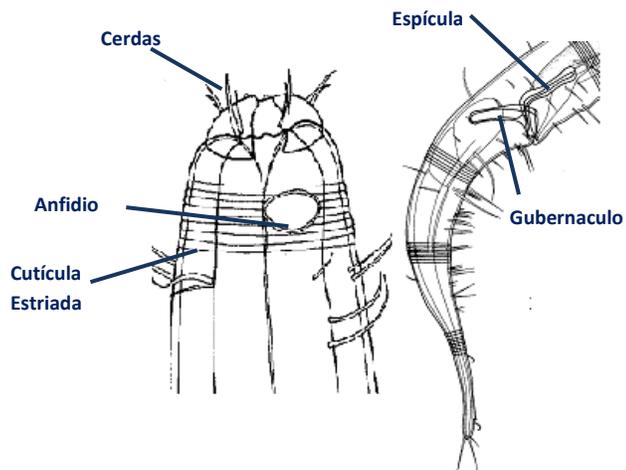
Daptonema aff trabeculosum ♀ y ♂

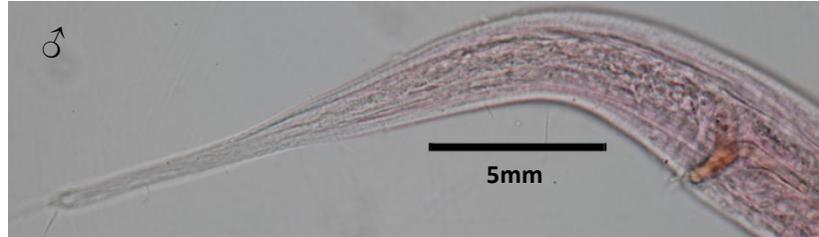


Presenta cutícula anillada, presencia de cerdas somáticas, boca en forma de copa, anfidio circular. Cola cilíndrica en su parte posterior, con dos (rara vez tres o cuatro) cerdas terminales. Los machos presentan espículas y gubernáculo a menudo con piezas laterales de guía y rara vez también con apófisis dorsocaudal. Son abundantes en los sedimentos lamosos de Brasil y Australia y en las playas arenosas en la zona de alta energía. Son depositívoros no

selectivos, consumen baterías. Se colectaron ejemplares en el sector interno de Solís, Rocha, José Ignacio y en ambos sectores de Valizas y Garzón.

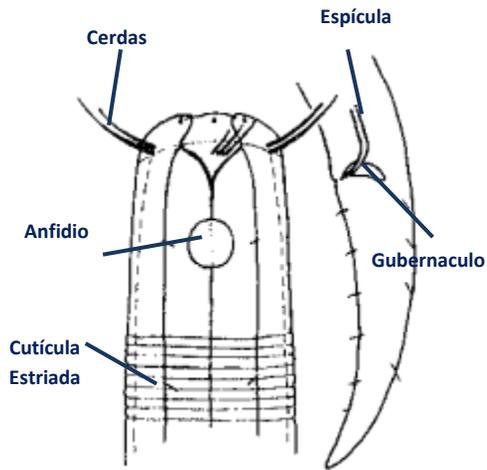
Daptonema aff setosum ♀ y ♂





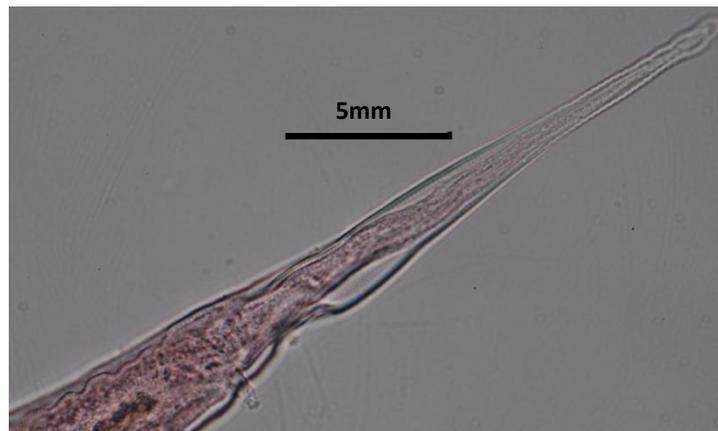
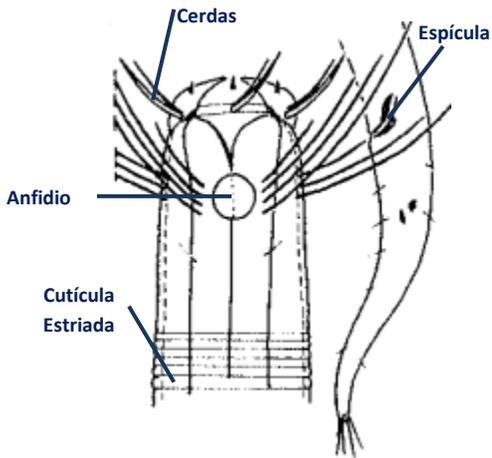
Presentan cavidad bucal cónica, cerdas cefálicas tanto machos como hembras, además de cerdas somáticas y cerdas terminales en el extremo de la cola (cónico-circular) y el anfidio es circular. La espícula es curva y distalmente bifurcada y el gubernáculo es largo con apófisis dorsales. Son típicos de estuarios fangosos pero también se encuentran en hábitats intertidiales arenosos, con algas y en sedimentos sublitorales. Son depositivos no selectivos, consume bacterias. Se colectaron ejemplares únicamente en el sector externo de Valizas.

Theristus aff metaflevensis ♂



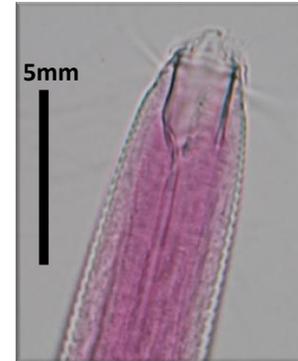
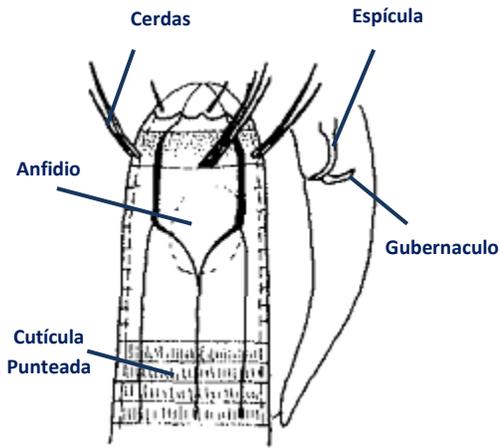
Presentan cutícula estriada, cavidad bucal cónica presencia de cerdas cefálicas, anfidio circular y cola cónica. Los machos presentan espículas largas y presencia de gubernáculo. Son comunes en hábitats intermareales del mundo y se les asocia con las capas reductoras del sedimento. Son abundantes en los sedimentos limosos de Argentina, Brasil y Australia y en las playas arenosas en la zona de alta energía. Son depositivos no selectivos. Se colectaron ejemplares en el sector externo de Rocha, en el interno de Garzón y en ambos sectores de Valizas y José Ignacio.

Pseudosteineria sp. ♀



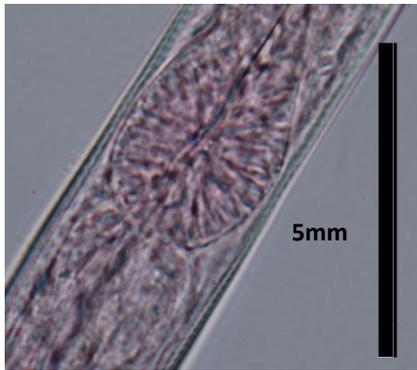
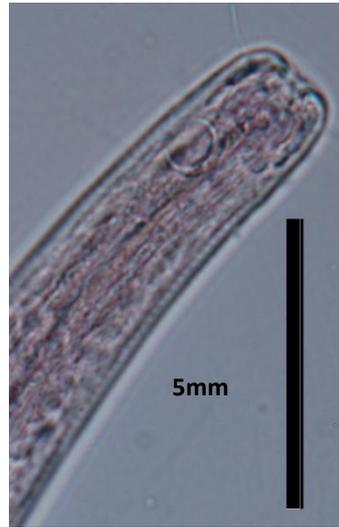
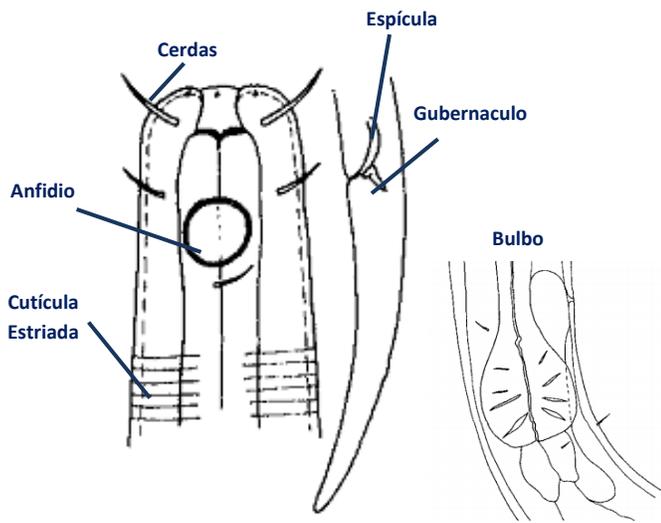
Presentan cutícula claramente anillada, grupos de cerdas cervicales largas, además de cerdas cervicales y somáticas cortas. El anfidio es circular, y los machos presentan espículas cortas y gubernáculo fuertemente desarrollado, la cola presenta cerdas terminales. Habitan ambientes litorales arenosos expuestos y sustratos secundarios de ambientes sublitorales. Son depositívoros. Se colectaron ejemplares en el sector externo de Valizas y en el interno de Garzón.

Omicronema sp. ♂



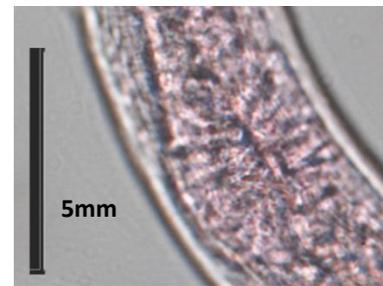
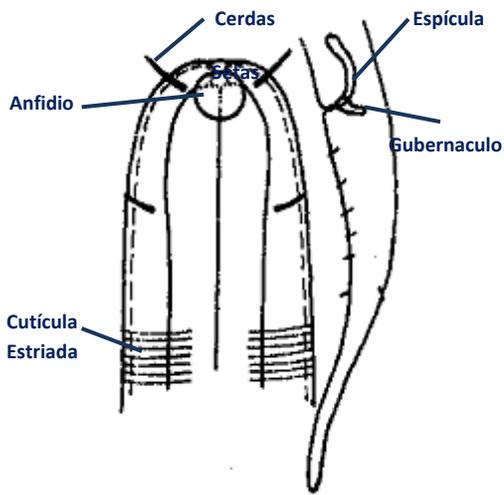
Presentan una cavidad bucal con paredes gruesas, cilíndrica, larga y profunda. La cutícula presenta marcas longitudinales conspicuas (cutícula punteada). En el extremo anterior presenta arrugas labiales bien desarrolladas. Los machos presentan espículas desarrolladas y gubernáculo. Son abundantes en los sedimentos limosos de Brasil y Australia y en las playas arenosas en la zona de alta energía. Son depositívoros. Se colectaron ejemplares en el sector externo de Maldonado y en el interno de José Ignacio.

Metalinhomoeus aff typicus ♀ y ♂



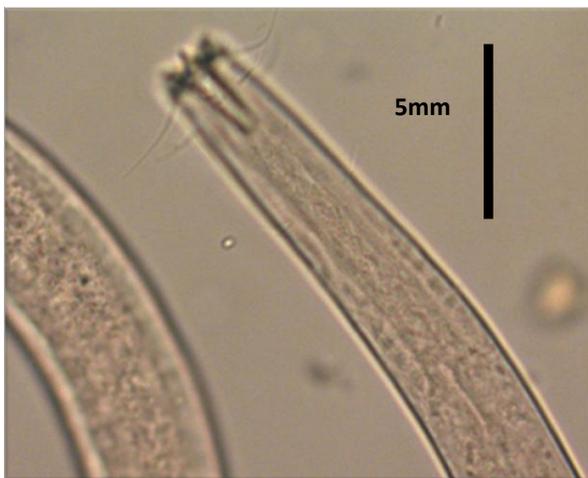
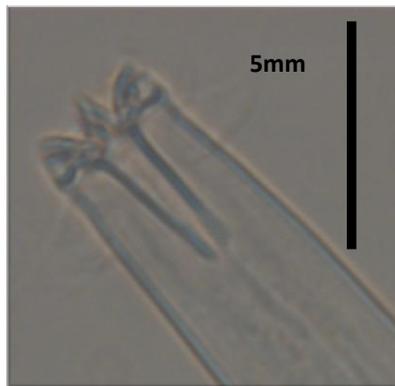
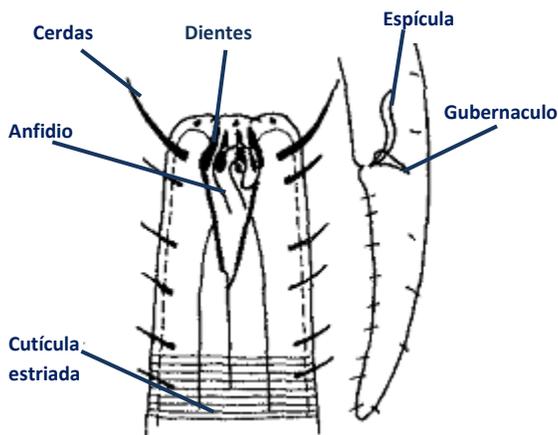
Presentan cutícula estriada, la boca es poco desarrollada, presentan cerdas cervicales, el anfidio es circular y relativamente grande en cuanto a tamaño, la cola es cónica. El bulbo es bien notorio. Los machos presentan gubernáculo robusto y las espículas son relativamente cortas. Son típicos de la zona intertidal, presentan una preferencia por los sedimentos arenosos. Son depositívoros no selectivos. Se colectaron ejemplares en el sector interno de Rocha y Garzón.

Terschellingia aff longicaudata ♂



Cutícula finamente estriada, cavidad bucal con estoma cónico pequeño, presencia de cerdascefálicas y subcefálicas, anfidio circular. Machos con espículas pares, presencia de gubernáculo poco cuticulizado y de seis suplementos prelocales. Es considerada como alimentadores de depósito selectivos, pero consumen tanto bacterias como algas unicelulares. Son comunes en hábitats intermareales del mundo y se les asocia con las capas reductoras del sedimento. Se los encuentra relacionados a altos contenidos de materia orgánica, pueden sobrevivir en ambientes con baja concentración de oxígeno e incluso en condiciones anóxicas. Se colectaron ejemplares en ambos sectores de Maldonado, Valizas y Garzón y en el sector interno de Solís, Rocha y José Ignacio.

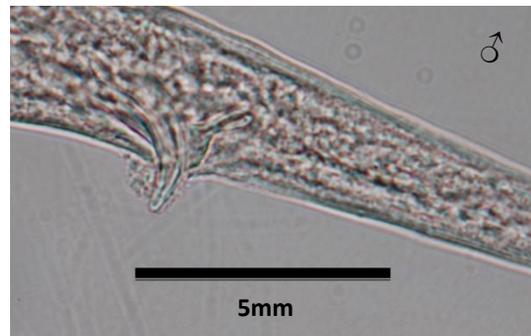
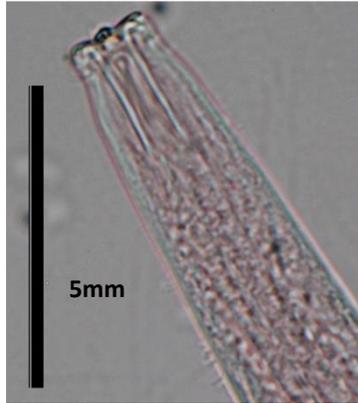
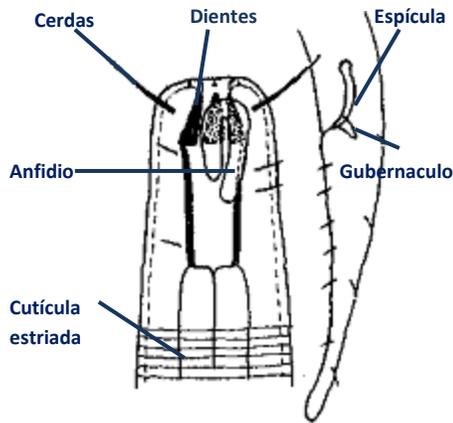
Odontophora sp. ♀



Presentan cutícula estriada, cerdas cefálicas, cerdas subcefálicas largas, cavidad bucal cónica con dientes, anfidio en forma de gancho. Los machos presentan espículas curvadas y gubernáculo

con apófisis. La cola presenta cerdas. Se los encuentra en sedimentos ricos en arena fina, son depositivos. Se colectaron ejemplares únicamente en el sector externo de Maldonado.

Paradontophora sp. ♀ y ♂



Cutícula lisa cavidad bucal amplia, presencia de dientes en la parte anterior. Ocurrencia de cerdas cefálicas y subcefálicas, anfidio en forma de gancho. Cola cónica afilada con terminación redondeada. En los machos presencia de espículas y gubernáculo. Se los encuentra en

sedimentos ricos en arena fina, son depredadores. Se colectaron ejemplares en ambos sectores de Garzón.

Material de Referencia

- Barnes N, Bamber RN, Moncrieff CB, Shearer M & Ferrero TJ (2008) Meiofauna in closed coastal saline lagoons in the United Kingdom: Structure and biodiversity of the nematode assemblage. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 79: 328–340.
- Chen ZX, Chen SY & Dickson DW (2004). *Nematology- Avances and Perspectives. Volume I: Nematode Morphology, Physiology and Ecology*. CABI Publishing is a division of CAB International.
- Holovachov O, Zullini A. , Loof PAA & Bongers T (2002) Morphology and systematics of the genus *Anonchus* Cobb, 1913 (Nematoda: Leptolaimina) and reappraisal of the family Aphanolaimidae Chitwood, 1936. *Nematology*. 4: 725-757.
- Howard M & Platt FLS (1985) The freeliving marine nematode genus *Sabatieria* (Nematoda: Comesomatidae). Taxonomic revision and pictorial keys. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 83: 27-78.
- Kapusta S C, Wurdig N L, Bemvenuti CE & Pinto T C (2006) Spatial and temporal distribution of nematoda in a subtropical estuary. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 18: 133-144.
- Mammoli A (1992) *Taxonomía de los nematodos libres de la albufera Mar Chiquita*. Universidad Nacional de Mar del Plata. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Tesis presentada para optar al grado de Licenciado en Ciencias Biológicas.
- Moens T, Gansbeke DV & Vincx M (1999) Linking estuarine nematodes to their suspected food. A case study from the Westerschelde Estuary (south-west Netherlands). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 79: 1017-1027.
- Moens T, Bouillon S & Gallucci F (2005) Dual stable isotope abundances unravel trophic position of estuarine nematodes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 85: 1401-1407.
- Pastor de Ward CT (2004) Nematodos de la costa. En Boschi EE & Cousseau MB Editores. *La vida entre mareas: Vegetales y animales de las costas del Plata, Argentina*. pp 113-122.

- Pereira Gomes T (2008) Meiofauna e Nematofauna da zona costeira da Reserva Biológica do Lago Piratuba, Amapá, Brasil. Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Ambiental, Curso de Mestrado em Biologia Ambiental com ênfase em Ecologia de Ecossistemas Costeiros e Estuarinos, da Universidade Federal do Pará.
- Platt HM & Warwick RM (1983) Free living marine nematodes. Parte I British Enoplids. Published for The Linnean Society of London & The Estuarine & Brackish-Water Sciences Association. Cambridge University Press.
- Platt HM & Warwick RM (1988) Free living marine nematodes. Parte II British Chromadorids. Synopses of the British Fauna (New Series) edited by Kermack DM & Barnes RSK. Published for The Linnean Society of London & The Estuarine & Brackish-Water Sciences Association.
- Vincx M, Meire P & Heip C (1990) The distribution of nematodes communities in the Southern Bight of the North Sea. *Cahiers de Biologie Marine*. 31: 107-129.
- Warwick RM, Platt HM & Somerfield PJ (1998) Free living marine nematodes. Parte III British Monhysterids. Published for The Linnean Society of London & The Estuarine & Brackish-Water Sciences Association. Field Studies Council Shrewsbury.
- Wieser W. (1954) Free living marine nematodes. Parte II Chromadoroidea. Reports of The Lund University Chile Expedition 1948-1949.
- Wilson MJ & Kakouli-Duarte T Ed. (2009) Nematodes as environmental indicators. University of Aberdeen, UK. Environmental Biotechnological Sciences, Institute of Technology, Carlow. 325 pp.

Dibujos y esquemas

Los dibujos y esquemas fueron modificados de las claves de Warwick & Platt (1998), Platt & Warwick (1988) y de Holovachov *et al.*, 2002.