

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MARCO COLOSSI BRUSTOLIN

**MIGRAÇÃO VERTICAL DE NEMATÓIDES DURANTE UM CICLO DE MARÉ
EM UM BAIXIO SUBTROPICAL**

PONTAL DO PARANÁ

2010

MARCO COLOSSI BRUSTOLIN

**MIGRAÇÃO VERTICAL DE NEMATÓIDES DURANTE UM CICLO DE MARÉ
EM UM BAIXIO SUBTROPICAL**

Monografia apresentada como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Oceanografia, com habilitação em Pesquisa Oceanográfica, Centro de Estudos do Mar, Setor de Ciências da Terra, Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana
Co-orientador: M. Sc. Micheli Cristina Thomas

PONTAL DO PARANÁ

2010

Dedico aos meus pais, Cesar e Noemia.

*“Tu não vieste a este mundo,
Surgistes dele,
Como uma onda surge do mar,
Tu não és um estranho aqui.”*

Alan Wilson Watts

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a minha família que me apoiou em todos os momentos de minha vida, aos meus amigos Ana Carolina dos Passos, Augusto Luis Ferreira Jr., Barbara Maichak de Carvalho, Diógenes Magno Laube, Raissa Nogueira e Renato Luis Bot Neto, pelo apoio incondicional e pela ajuda incessante, pois mesmo naqueles momentos em que esperamos que mais ninguém vá nos ajudar sempre pude contar com eles.

A Liciane e Marco Roberto pela ajuda com as análises laboratoriais e a todos os funcionários do Centro de Estudos do Mar que contribuíram de alguma forma para a realização do trabalho.

Aos professores da Universidade Federal pela contribuição que tiveram em minha formação como profissional e cidadão durante os cinco anos de graduação.

Ao pessoal do laboratório de bentos pela convivência sempre muito divertida e saudável.

Ao Prof. Dr. Sergio Netto pelo estímulo e contribuição intelectual em todas as etapas do trabalho, e também a Leonardo Sandrini Neto, Prof. Dr. Mauricio Camargo, Maikon Didomenico e Verônica Maria de Oliveira por seus conselhos e contribuições intelectuais visando sempre à melhoria do trabalho.

Agradeço em especial a Micheli Cristina Thomas e ao Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana pelo apoio, paciência e atenção, além é claro de uns puxões de orelha durante o processo de orientação.

Um grande obrigado a todos aqueles que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho!

RESUMO

A ocorrência da meiofauna marinha está normalmente restrita às camadas superficiais do sedimento. No entanto, espécies de nematóides podem apresentar uma distribuição vertical profunda. Para avaliar os processos de distribuição vertical desses animais, realizamos um experimento no Baixo dos Papagaios, no setor euhalino do Complexo Estuarino de Paranaguá, partindo da hipótese de que as alterações ambientais causadas pelo tempo relativo de exposição contribuem de maneira significativa para a migração dos nematóides no sedimento e que esta capacidade de migração está relacionada com os comportamentos de alimentação e movimentação, por sua vez condicionados pela morfologia do corpo. Coletamos quatro réplicas com corers de 2,5 cm de diâmetro até a profundidade de 5 cm seccionadas em estratos de 0,5 cm em cada uma de três áreas de 1 m² definidas de forma aleatória. Relacionamos as variações na distribuição vertical da abundância de nematóides e da concentração de clorofila-*a* com alterações no substrato durante quatro tempos distintos de um ciclo de maré misto semidiurno (T1, submerso, período imediatamente antes da exposição; T2, emerso, duas horas após T1; T3, emerso, quatro horas após T1; T4, submerso seis horas após T1, no início da maré enchente). Apesar de diferenças significativas na densidade de nematóides, o padrão de resposta das espécies foi similar entre áreas. Observamos um padrão geral de migração para camadas mais profundas do sedimento entre T1 e T3, com um aumento da densidade em função da profundidade do sedimento, provavelmente em resposta ao aumento da dessecação e da temperatura. Os padrões de distribuição vertical não diferiram significativamente entre T3 e T4, o que sugere que a força das correntes e o potencial erosivo são estímulos importantes para a migração dos nematóides. As estratégias de alimentação foram determinantes para a distribuição vertical relativa do predador (2B) *Viscosia glabra*, conhecido por seu comportamento ativo, que migrou em direção ao fundo ($p=0,002$) provavelmente seguindo suas presas preferenciais. As espécies comedoras de depósito seletivas (1A) *Terschellingia longicaudata* e *Spirinia parasitífera*, numericamente dominantes, responderam de maneira distinta à exposição. A primeira é mais ativa e migra para camadas mais profundas ($p=0,016$), enquanto a segunda, menos ativa, não apresentou movimentação vertical e permaneceu nas camadas subsuperficiais do sedimento ($p=0,496$). Os resultados apoiam a hipótese testada de que as variações nos parâmetros físico-químicos causadas pelo tempo relativo de emersão e submersão influenciam de forma significativa os padrões de migração vertical. No entanto, estes são igualmente dependentes dos modos de alimentação e fortemente modulados pela capacidade de locomoção das espécies.

Palavras chaves: nematóides marinhos, migração vertical, estratégias de alimentação, modos de locomoção, Baía de Paranaguá, baixio não vegetado.

ABSTRACT

We tested the hypothesis that the vertical migration of nematode species at a subtropical tidal flat in Paranaguá Bay (S Brazil) is determined by their prevailing feeding and locomotion strategies, conditioned by body morphology. Samples were collected in 4 replicate cores (diameter 2.5 cm), down to a depth of 5 cm (sectioned into 0.5 cm sediment layers) in each of three randomized sites of 1 m². Variations in vertical distribution of nematode abundance and chlorophyll-a contents were related to exposure changes during a semidiurnal mixed tidal cycle (T1, tidal period just before exposure; T2, two hours after T1, exposed; T3, four h after T1, exposed; T4, six h after T1, at the beginning of flood tide). Despite significant differences in nematode numbers, species responses were rather similar among sites. There was a general trend towards downward migration between T1 and T3, with nematode population sizes increasing with increasing depth in the sediment, probably as a response to high desiccation and temperature. Vertical distribution patterns did not change significantly between T3 and T4, suggesting a response to tidal currents on nematode migration. Feeding strategies were determinant to explain the relative vertical distribution of the predator (2B) *Viscosia glabra*, known for its active behavior, which migrated downward ($p=0,002$), probably following preferential prey. The numerically dominant, selective-deposit feeders (1A) *Terschellingia longicaudata* and *Spirinia parasitifera* responded differently to exposure. The first was more active and migrated to deeper layers ($p=0,016$), while the second was less active and showed no vertical movements, remaining in subsurface sediment layers ($p=0,496$). Our results supported the tested hypothesis that migration patterns heavily depend on feeding modes, but are modulated by locomotion behavior.

Keywords: marine nematodes, vertical migration, feeding strategies, locomotion behavior, Paranaguá Bay, intertidal mudflat.

SUMÁRIO

| | |
|--|-----------|
| 1. INTRODUÇÃO | 10 |
| 2. MATERIAIS E MÉTODOS | 12 |
| 2.1 ÁREA DE ESTUDO..... | 12 |
| 2.2 DELINEAMENTO AMOSTRAL | 14 |
| 2.3 PROCESSAMENTO AMOSTRAL..... | 15 |
| 2.4 PROCEDIMENTOS ANALÍTICOS | 16 |
| 3. RESULTADOS..... | 18 |
| 3.1 VARIÁVEIS AMBIENTAIS..... | 18 |
| 3.2 PADRÕES DE VARIAÇÃO NA DISTRIBUIÇÃO VERTICAL DA ASSOCIAÇÃO LOCAL DE NEMATÓIDES..... | 20 |
| 3.3 PADRÕES DE VARIAÇÃO NA DISTRIBUIÇÃO VERTICAL DAS ESPÉCIES | 23 |
| 3.4 CORRELAÇÃO DAS ESPÉCIES COM AS VARIÁVEIS AMBIENTAIS | 28 |
| 4. DISCUSSÃO | 30 |
| 5. CONCLUSÕES..... | 34 |
| 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 36 |

1. INTRODUÇÃO

Os grupos meiofaunais são mais abundantes e diversificados nos centímetros superficiais do sedimento, em geral mais oxigenados e com maiores teores de matéria orgânica. Apesar de seu modo de vida predominantemente bêntico, são facilmente movidos ou ressuspensos pelas correntes de água devido ao seu pequeno tamanho e à sua preferência pelos estratos superficiais (MORRISEY *et al.*, 1992). Várias espécies de nematóides, no entanto, não são encontradas apenas nas camadas superficiais e podem apresentar uma distribuição vertical relativamente profunda no sedimento (JOINT *et al.*, 1982; HENDELBERG e JENSEN, 1993, STEYAERT *et al.*, 1999, 2001, 2003).

Experimentos de curto prazo que utilizaram armadilhas no sedimento mostraram que táxons de distribuição mais superficial, como os copépodes harpacticóides, podem ser mais ressuspensos, após um ciclo de maré, do que as espécies de nematóides que podem migrar para as camadas mais profundas do sedimento (PALMER e MOLLOY, 1986; FEGLEY, 1987; COMMITO e TITA, 2002). A migração infaunal pode ocorrer tanto verticalmente quanto horizontalmente, estando em geral restrita a poucos milímetros ou centímetros no sedimento, por causa da baixa mobilidade dos animais e pequeno tamanho do corpo (SCHRATZBERGER *et al.*, 2000b).

Em regiões entremarés espera-se que as variações causadas pela maré contribuam para o dinamismo químico e físico do ambiente. Fatores como temperatura, ação das ondas, correntes, aporte de matéria orgânica, percolação de água intersticial, intensidade da luz e compactação do sedimento, entre outros, variam periodicamente em função do ciclo de maré. Os organismos bênticos podem desenvolver comportamentos de migração como uma estratégia adaptativa a este dinamismo ambiental (STEYAERT *et al.*, 2001).

Variações de centímetros ou até mesmo de milímetros na distribuição vertical da meiofauna podem ser reflexo de alterações das condições ambientais em micro-escala. Variações de temperatura e das concentrações de oxigênio podem induzir a movimentação dos animais para camadas onde as

condições sejam mais favoráveis (WIESER, 1975, STEYAERT, 2005). Por exemplo, espécies normalmente encontradas nos centímetros superficiais do sedimento são mais sensíveis à limitação episódica de oxigênio e podem migrar para áreas adjacentes ou para a coluna d'água (WETZEL *et al.*, 2002). SCHRATZBERGER *et al.* (2000a) e STEYAERT *et al.* (2001) constataram que *Daptonema setosum* e *Daptonema tenuispiculum* migram para a superfície do sedimento em eventos de hipoxia.

Variações no teor de umidade podem também afetar o comportamento de movimentação dos nematóides. Segundo STEYART *et al.* (2001) e GALLUCCI *et al.* (2005), a quantidade de água na superfície do sedimento tem implicações importantes para organismos mais “ativos”, como o nematóide *Enoploides longispiculosus* que precisa ativamente capturar seu alimento.

Estas evidências indicam que, a migração vertical de nematóides no sedimento pode também depender ou ser regulada por distintas estratégias de movimentação e alimentação. O comportamento de movimentação dos nematóides é descrito na maioria dos casos como ondulatório, variando em comprimento e frequência de ondas conforme a resistência do meio (GRAY e LISSMANN, 1964; WALLACE, 1968). Por sua vez, características morfológicas como forma da cauda (THISTLE e SHERMAN, 1985; THISTLE *et al.*, 1995), tamanho e forma do corpo (SOETAERT *et al.*, 2002; VANAVERBEKE *et al.*, 2004; SCHRATZBERGER *et al.*, 2007) podem ser relacionadas com os modos de locomoção e capacidade de migração dos organismos. ADAMS e TYLER (1980) constataram que estruturas morfológicas que auxiliam no comportamento de movimentação, aderência ao substrato e alimentação, como as glândulas caudais, contribuem para as diferenças no comportamento de movimentação de *Theristus caudasaliens* em relação a outras espécies.

Diatomáceas e outros microorganismos são importantes recursos alimentares, principalmente para os nematóides classificados como comedores de epistrato (2A) (MOENS e VINCX, 1997). Varias espécies de diatomáceas, euglenofitas e cianobactérias são capazes de migrar verticalmente no sedimento em sincronia com períodos de maior ou menor exposição à luz e com ciclos de maré. Essa movimentação não está limitada apenas à zona fótica do sedimento (PINCKNEY *et al.*, 1994; KINGSTON, 1999; SABUROVA e POLIKARPOV, 2003; MITBAVKAR e ANIL, 2004). Vários nematóides podem

acompanhar essa migração em direção à superfície na maré baixa, devido às suas preferências alimentares (BOADEN e PLATT, 1971).

STEYART *et al.* (1999) mostraram que *Sabatieria punctata* pode penetrar profundamente em sedimentos reduzidos ou oxidados. A distribuição vertical desta espécie é mais dependente da disponibilidade de alimento do que das concentrações de oxigênio.

Em suma, a distribuição vertical de nematóides no sedimento pode ser influenciada direta ou indiretamente pela inter-relação de inúmeros fatores ambientais que atuam em curtas escalas de tempo e espaço e pela capacidade ou não de locomoção das espécies, que em parte podem explicar a grande variabilidade da comunidade bêntica da região entremarés.

Estudos mais antigos já haviam abordado esse tema (BOADEN e PLATT, 1971; PALMER e GUST, 1985; PALMER, 1986 e 1988; FEGLEY, 1987), contudo, poucos abordaram diferenças interespecíficas (RIEGER e OTT, 1971; STEYAERT *et al.*, 2001) e nenhum foi desenvolvido com replicação espacial adequada.

Nesse contexto, com o objetivo de avaliar os padrões de distribuição vertical de nematóides em um baixio entre marés de um estuário subtropical, testamos a hipótese de que as alterações ambientais, causadas pelo tempo relativo de exposição durante um ciclo de maré, contribuem de maneira significativa para a migração vertical dos nematóides no sedimento e que a capacidade de migração das espécies está relacionada com os comportamentos de alimentação e movimentação, condicionados pela morfologia do corpo.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

O experimento foi realizado em uma planície entremarés na Ilha dos Papagaios (FIGURA 1), localizada no setor eusalino do Complexo Estuarino da Baía de Paranaguá.

As marés locais, com amplitudes de sizígia em torno de 2 metros, são caracterizadas por desigualdades diurnas e padrões semi-diurnos durante as

máximas. A salinidade média da água varia de 12 a 29 no verão e de 20 a 34 no inverno. (LANA *et al.*, 2001).

A dinâmica destes sistemas é fortemente influenciada por correntes de marés, sobrepujando o efeito dos fluxos fluviais adjacentes (BIGARELLA *et al.*, 1978). Essa região sofre uma maior influência da água marinha, sendo as planícies formadas basicamente por areia fina bem selecionada e com baixo teor de matéria orgânica (NOERNBERG *et al.*, 2004).

NOERNBERG *et al.* (2004) classificaram a região como sub-estuário da Cotinga, baseados em suas características hidrográficas e morfológicas. O sub-estuário é composto por muitos meandros de rios com extensas planícies alagadas. O aporte de sedimentos provenientes dos fluxos de marés preferencialmente no sentido leste-oeste possibilitou localmente a formação de planícies entremarés não vegetadas.

As planícies entremarés da Ilha Rasa e a da Ilha dos Papagaios estão localizadas na mesma região e possuem características similares.

FONSECA (1998) diferenciou a planície entremarés da Ilha Rasa, com aproximadamente 500 metros de extensão, em três áreas de acordo com o grau de hidrodinamismo. A região localizada nos primeiros 100 metros de extensão da planície, medidos a partir do limite do infralitoral, apresentou o maior hidrodinamismo, definido como alto a muito alto. A porção mediana da planície foi caracterizada pelo hidrodinamismo alto a moderado, enquanto a região superior foi definida como um ambiente de energia moderada.

O experimento foi realizado na porção mediana do baixio da Ilha dos Papagaios caracterizado por um fluxo de maré enchente unidirecional, com velocidade média de 9 cm/s (THOMAS & LANA, 2007).

Estes depósitos arenosos e areno-lodosos ficam expostos durante as marés baixas e estão freqüentemente recobertos por bancos de macroalgas ou filmes algais de diatomáceas, principais responsáveis pela produção primária nestes ambientes (LANA, 2003). Espécies das macroalgas *Ulva* e *Enteromorpha* (Ulvaceae, Chlorophyta) são comuns nesses ambientes.

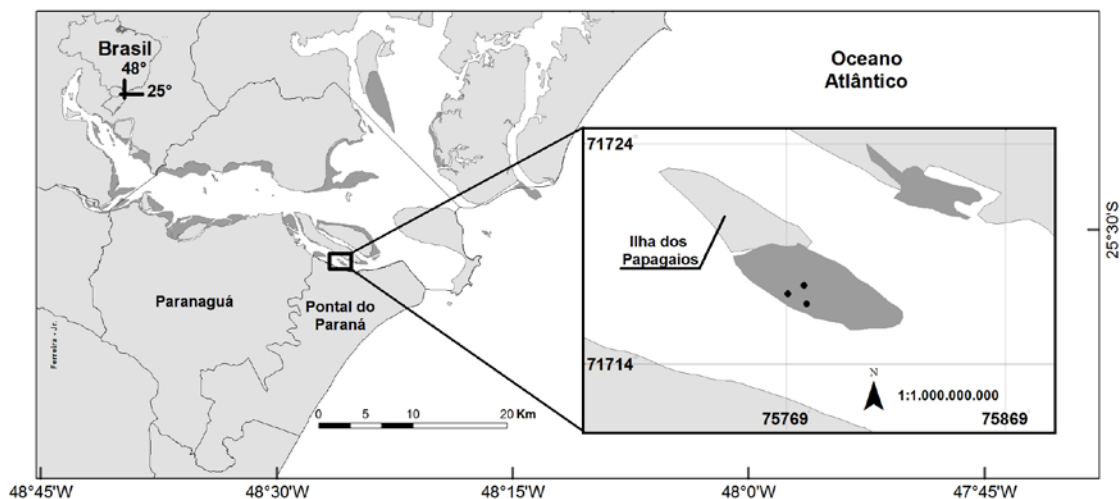


Figura 1 Mapa do Complexo Estuarino de Paranaguá com a localização do Baixo dos Papagaios

2.2 DELINEAMENTO AMOSTRAL

Realizamos o experimento durante uma maré de sizígia, quando o baixio fica exposto durante um período mais longo do que a quadratura. Amostragens foram realizadas a cada 2 horas durante 6 horas, que corresponde ao tempo máximo de exposição do banco (T1, T2, T3, T4). Realizamos a primeira amostragem (T1) na maré vazante, com o banco submerso. As amostragens subseqüentes (T2, T3) foram feitas com o baixio totalmente emerso. A última amostragem (T4) foi executada na maré enchente, com o banco totalmente submerso.

Para garantir uma replicação adequada, estabelecemos três áreas de 1 m², no baixio, distantes 50 m umas das outras. Cada área experimental foi subdividida em quadrats de 10 cm², dentro dos quais foram tomadas amostras aleatorizadas (por sorteio) em cada tempo.

As amostras biológicas, para pigmentos fotossintéticos e umidade foram tomadas com um amostrador de 2,5 cm de diâmetro até a profundidade de 5 cm (seccionadas em estratos de 0,5 cm). Foram tomadas quatro amostras de sedimento para meiofauna (fixadas em formol 4%), três para as análises de clorofila/feopigmentos (congeladas) e três para o teor de umidade em cada área e em cada tempo de coleta.

A temperatura do sedimento foi obtida *in situ* com o auxílio de um termômetro digital de precisão, com o sensor inserido em cada um dos estratos.

Três amostras de sedimento foram coletadas para a caracterização granulométrica das áreas amostrais.

2.3 PROCESSAMENTO AMOSTRAL

As amostras de fauna foram inicialmente lavadas para remoção do formol 4% através de uma peneira com malha de 63 μ . Após a lavagem, utilizamos o método de flotação com solução de sílica coloidal (Ludox TM 50), ajustada a uma gravidade específica de 1,15, para separação dos organismos por diferença de densidade (SOMMERFIELD e WARWICK, 1996).

Todos os nematóides de cada estrato foram contados em uma placa de Dolffus sob microscópio estereoscópico, 120 organismos foram separados para a confecção de lâminas permanentes. Os nematóides foram identificados, sob o microscópio óptico, ao menor nível taxonômico possível utilizando as chaves de identificação de PLATT e WARWICK (1983, 1988) e WARWICK *et al.* (1998).

Os pigmentos foram extraídos das amostras de sedimento com 10 ml de acetona 100% (STRICKLAND e PARSONS, 1972). As concentrações de clorofila a e feopigmentos foram estimadas através da equação de LORENZEN (1967).

O teor de umidade foi obtido através da diferença entre o peso úmido e o peso seco das amostras.

As análises granulométricas para a fração arenosa foram efetuadas segundo o método proposto por SUGUIO (1973). Para a fração fina (silte + argila, menores que 62 μ m) foi realizado o método de pipetagem proposto por CARVER (1971).

Os análises granulométricas foram realizadas com o auxílio do software SysGran (CAMARGO, 2006).

2.4 PROCEDIMENTOS ANALÍTICOS

Para testar a significância das diferenças entre as variáveis ambientais ao longo do tempo, fizemos análises de variância ANOVA tri-fatoriais em ambiente R com o auxílio do pacote (GAD) General ANOVA Designs (SANDRINI-NETO e CAMARGO, 2010), utilizando como fatores fixos os tempos e os estratos, como fator aleatório as áreas e como variáveis dependentes o teor de umidade, temperatura e as concentrações de clorofila a e feopigmentos. A homogeneidade de variâncias foi examinada através do teste C de Cochran e a normalidade dos dados através do teste de Shapiro. Os dados de clorofila-a e feopigmentos foram transformados para $\log(x+1)$ para atender aos pressupostos de homogeneidade de variâncias e normalidade.

Para testar a significância das diferenças na composição e abundância da associação local de nematóides e relacionar a distribuição das espécies com características biológicas relevantes para o comportamento de movimentação, utilizamos métodos multivariados não paramétricos (CLARKE e WARWICK, 2001) contidos no software PRIMER v6, definindo como fatores as áreas e estratos e como variáveis dependentes as espécies de nematóides.

As matrizes de similaridade de Bray-Curtis foram baseadas em uma planilha de abundância de espécies e em uma planilha de frequência relativa de ocorrência de características biológicas não transformadas. Classificamos as espécies dentro de 18 categorias de acordo com a morfologia da boca, da cauda, forma do corpo, comprimento do corpo e estratégia de vida (SCHRATZBERGER *et al.*, 2007).

A morfologia bucal compreende quatro categorias baseadas na classificação de grupos tróficos feita por Wieser (1953) que divide os nematóides em comedores de depósito seletivos (1A), comedores de depósito não-seletivos (1B), comedores de epistrato (2A) e predadores onívoros (2B).

A morfologia da cauda compreende outras quatro categorias baseadas nos trabalhos de Thistle e Sherman (1985) e Thistle *et al.* (1995). Separamos os nematóides a partir da forma da cauda em curta/arredondada, alongada/filiforme, cônica e clavada.

Reconhecemos ainda quatro categorias relacionadas ao comprimento do corpo (<1 mm, 1-2 mm, 2-4 mm e >4 mm) e duas relacionadas à forma (truncado que possui razão comprimento/largura <18 e retilíneo >18) baseadas nos trabalhos de Soetaert *et al.* (2002) e Schratzberger *et al.* (2007).

Por último agrupamos as espécies em outras três categorias relacionadas à estratégia de vida (c-p=2, c-p=3 e c-p=4) baseadas no índice de maturidade (MI) desenvolvido por Bongers (1990) e Bongers *et al.* (1991, 1995) que classificam os nematóides em uma escala de 5 pontos que vai de espécies com tendências r-estrategistas até k-estrategistas.

Visualizamos os padrões de distribuição da associação local ao longo do tempo através de escalonamento multidimensional não - métrico (nMDS).

Para testar a significância das diferenças entre os agrupamentos realizamos análises de variância multivariadas permutacionais PERMANOVA (ANDERSON, 2001) tri-fatoriais baseadas em matrizes de dissimilaridade de Bray-Curtis não transformadas no software PERMANOVA 1.6 (ANDERSON, 2005). Selecionamos as espécies numericamente dominantes e representativas da diversidade funcional da comunidade para os testes univariados.

Definidas as espécies que mais contribuem para as diferenças, fizemos análises de variância ANOVA tri-fatoriais em ambiente R com o auxílio do pacote GAD, utilizando como fatores fixos os tempos e os estratos, como fator aleatório as áreas e como variável dependente as espécies de nematóides. A homogeneidade de variâncias foi examinada através do teste C de Cochran e a normalidade dos dados através do teste de Shapiro. Todos os dados de fauna foram transformados para raiz quarta para atender aos pressupostos.

Tanto as PERMANOVAs quanto as ANOVAs realizadas foram baseadas no modelo linear misto

$$X_{ijkl} = \mu + Te_i + Es_j + Ar(TEs)_{k(ij)} + TEs_{ij} + e_{ijkl}, \text{ onde:}$$

μ = média global; Te_i = fator tempo, fixo com 4 níveis; Es_j = fator estrato, fixo com 10 níveis; $Ar(TEs)_{k(ij)}$ = fator área, aleatório com 3 níveis, aninhado na interação dos fatores tempo e estrato; TEs_{ij} = interação dos fatores tempo e estrato; e_{ijkl} = erro ou resíduo.

Para discriminar as diferenças entre níveis de tratamento, utilizamos o teste post-hoc Student-Newman-Keuls (SNK).

Aplicamos uma análise de correspondência canônica (CCA) para relacionar os padrões de distribuição das espécies mais representativas da associação local com as variáveis ambientais. As variáveis ambientais foram estandardizadas e os dados de fauna foram transformados para log.

Para selecionar as variáveis ambientais que explicam de maneira significativa a variabilidade na abundância das espécies de nematóides ($\alpha=0,05$) realizamos o teste de permutação de Monte Carlo. Um segundo teste de permutação de Monte Carlo foi realizado para avaliar a significância dos eixos canônicos. O CCA e os testes de permutação de Monte Carlo foram realizados no software CANOCO, para Windows (TER BRAAK e SMILAUER, 1998).

3 RESULTADOS

3.1 VARIÁVEIS AMBIENTAIS

O baixio dos Papagaios é composto basicamente de areias finas e muito finas pobremente selecionadas (TABELA 1).

Durante o período de amostragem a planície entremarés da ilha dos Papagaios estava recoberta pela espécie de macroalga *Ulva flexuosa*. Além disso, o banco possui altas densidades do bivalve *Anomalocardia brasiliiana*.

Tabela1 Parâmetros granulométricos em cada área

| | área 1 | área 2 | área 3 |
|-----------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| Finos (%) | 8,64 | 7,35 | 7,15 |
| M. O. (%) | 2,30 | 4,92 | 1,72 |
| CaCO ₃ (%) | 2,96 | 3,96 | 3,42 |
| Média | 3,07 | 3,13 | 3,08 |
| Seleção | Pobremente selecionado | Pobremente selecionado | Pobremente selecionado |

A temperatura aumentou em todos os estratos analisados ao longo do tempo de exposição. Nos tempos amostrais 1 e 2 a temperatura foi mais alta nas camadas mais profundas do sedimento. No tempo 3 observamos o comportamento oposto, com as temperaturas mais altas ocorrendo nas camadas superficiais. No tempo 4, com o baixio submerso, o perfil de temperatura aproximou-se novamente dos tempos 1 e 2 (FIGURA 2).

O teor de umidade foi mais alto nas camadas superficiais do sedimento durante todo o experimento, embora tenhamos observado um aumento relativo da umidade nas camadas mais profundas no tempo 2. No tempo 3 o perfil de umidade retornou ao estado anterior (FIGURA 2).

Tanto a temperatura como o teor de umidade diferiram significativamente entre estratos ao longo do tempo (TABELA 2).

Tabela 2 Razões F e p-valores das análises de variância (ANOVA) realizadas para as variáveis ambientais. $n= 3$ graus de liberdade: 3, 9, 80, 27, 360 referentes aos fatores Tempo, Estrato, Ar(TexEs), TexEs e resíduo respectivamente

| | Tempo | | Estrato | | Ar(TexEs) | | TexEs | |
|---------------------------------------|-------|-----------|---------|-----------|-----------|---------|-------|-----------|
| | F | p-valor | F | p-valor | F | p-valor | F | p-valor |
| Umidade (%) | 2,01 | 0,118 | 4,87 | <0,001*** | 0,71 | 0,840 | 1,87 | <0,001*** |
| Temperatura (°C) | 80,03 | <0,001*** | 0,58 | 0,812 | 0,29 | 0,999 | 56,27 | <0,001*** |
| Clorofila-a ($\mu\text{g.g}^{-1}$) | 42,27 | <0,001*** | 5,18 | <0,001*** | 1,23 | 0,113 | 0,61 | 0,921 |
| Feopigmentos ($\mu\text{g.g}^{-1}$) | 7,22 | <0,001*** | 4,56 | <0,001*** | 0,95 | 0,589 | 0,59 | 0,933 |

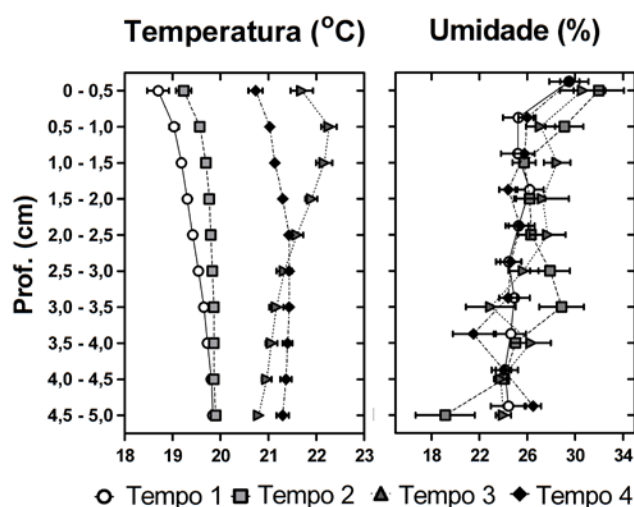


Figura 2 Temperatura e teores de umidade dos estratos ao longo do tempo ($n= 3$, média \pm EP)

As concentrações de clorofila-a e de feopigmentos diferiram entre os tempos amostrais e entre estratos ($p<0,001$ em ambos os casos). As concentrações de clorofila-a foram mais altas e as de feopigmentos mais baixas em todos os estratos no tempo 1 em comparação com os outros tempos amostrais. Porém em ambos os casos as concentrações foram mais altas nas camadas superficiais do sedimento durante todo o estudo (FIGURA 3).

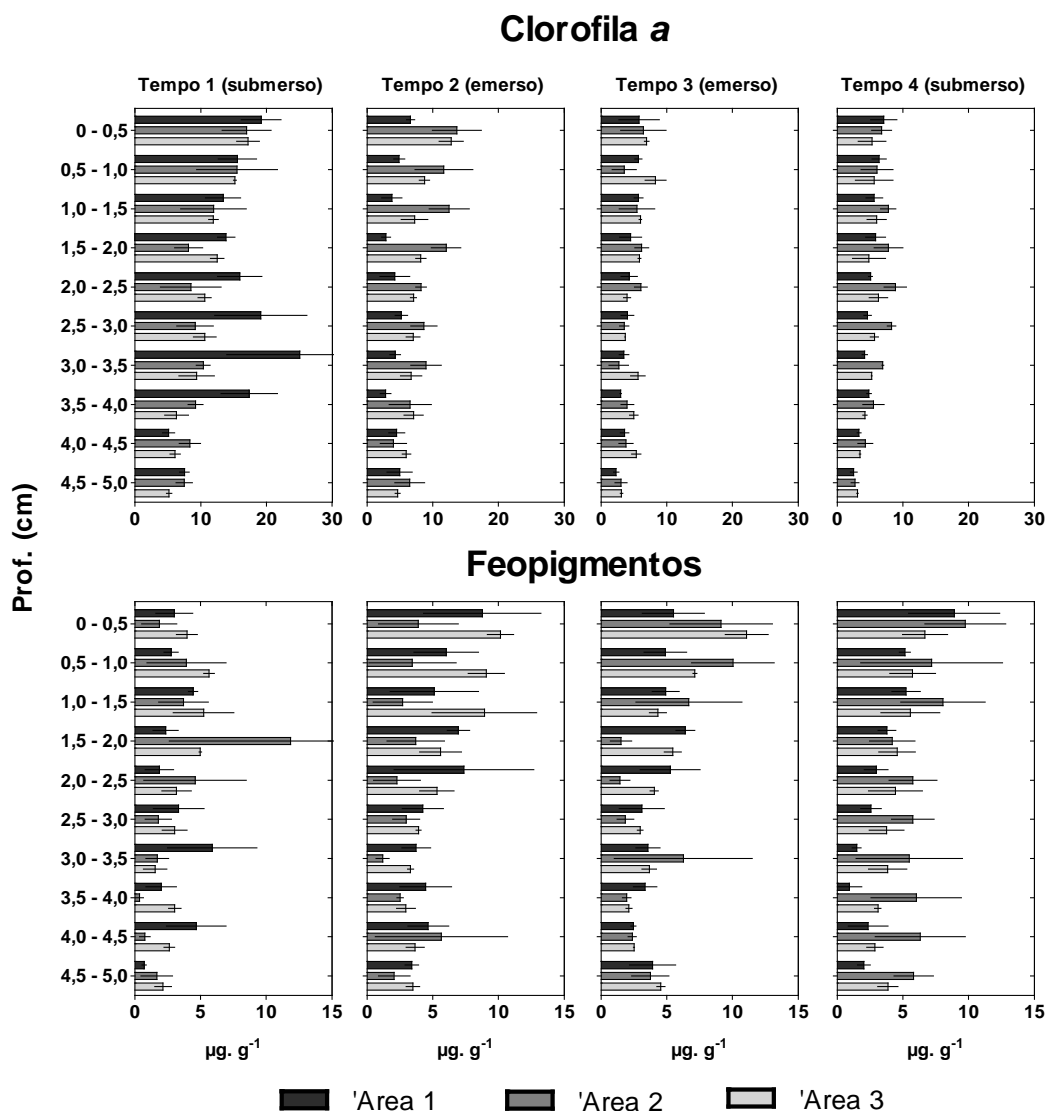


Figura 3 Distribuição vertical das concentrações de clorofila-a e feopigmentos nas três áreas, durante os quatro tempos amostrais (n= 3, média \pm EP)

3.2 PADRÕES DE VARIAÇÃO NA DISTRIBUIÇÃO VERTICAL DA ASSOCIAÇÃO LOCAL DE NEMATÓIDES

Não observamos um padrão claro de distinção da associação local de nematóides através da análise de proximidade (MDS) (FIGURA 4), apesar disso as densidades da associação local foram significativamente diferentes entre áreas aninhadas na interação tempo e estrato ($p=0,001$). Dessa forma, optamos por realizar escalonamentos multidimensionais para cada área separadamente. Apesar de diferenças significativas na densidade de

nematóides entre áreas, o padrão de resposta das espécies foi similar (FIGURA 5).

Observamos um padrão geral de migração para camadas mais profundas do sedimento entre T1 e T3, com um aumento da densidade nos estratos mais profundos, provavelmente em resposta ao aumento da dessecação e da temperatura nas camadas superficiais. Os padrões de distribuição vertical não diferiram significativamente entre T3 e T4, o que sugere uma resposta relativamente lenta à inundação.

Apesar das diferenças significativas na densidade de nematóides, a composição e a importância relativa das espécies numericamente dominantes foram similares entre as áreas (TABELA 3).

Tabela 3 Abundância relativa (média \pm EP) das 15 espécies mais abundantes de nematóides com suas características biológicas em cada uma das três áreas amostrais. (GT= grupo trófico; Cauda= forma da cauda, filiforme, cônica, clavada; TC= tamanho do corpo em milímetros; FC= forma do corpo, truncada, retilínea; c-p= índice de maturidade, conforme BONGERS, 1990)

| | GT | Cauda | TC | FC | c-p | área 1 | área 2 | área 3 |
|---------------------------------------|----|-------|-----|-----|-----|------------------|------------------|------------------|
| <i>Terschellingia longicaudata</i> | 1A | Fili | 1-2 | Re | 3 | 32,37 \pm 42,2 | 30,65 \pm 42,5 | 34,83 \pm 50,5 |
| <i>Spirinia parasitífera</i> | 1A | Con | 2-4 | Re | 3 | 17,87 \pm 23,3 | 20,26 \pm 32,9 | 20,62 \pm 35,0 |
| <i>Sabatieria pulchra</i> | 1B | Clav | 1-2 | Re | 2 | 9,95 \pm 19,1 | 9,04 \pm 11,4 | 7,61 \pm 7,92 |
| <i>Metachromadora</i> sp. | 2A | Con | 1-2 | Tru | 2 | 6,56 \pm 6,14 | 8,40 \pm 6,71 | 7,58 \pm 6,67 |
| <i>Pseudochromadora incubanz</i> | 2A | Con | >1 | Re | 3 | 4,45 \pm 6,24 | 5,33 \pm 7,22 | 4,20 \pm 5,75 |
| <i>Gomphonema</i> sp. | 2A | Con | 1-2 | Re | 3 | 3,95 \pm 8,59 | 3,32 \pm 3,77 | 5,57 \pm 9,88 |
| <i>Chromadorina germânica</i> | 2A | Clav | >1 | Re | 3 | 3,22 \pm 7,61 | 1,17 \pm 3,22 | 1,21 \pm 1,68 |
| <i>Paradontophora paragránulífera</i> | 1B | Fili | 1-2 | Re | 2 | 2,54 \pm 3,37 | 2,76 \pm 5,78 | 1,71 \pm 3,12 |
| <i>Daptonema setosum</i> | 1B | Clav | 1-2 | Re | 2 | 2,47 \pm 3,31 | 3,67 \pm 3,75 | 2,76 \pm 4,64 |
| <i>Anoplostoma vivíparum</i> | 1B | Fili | 1-2 | Re | 2 | 2,25 \pm 5,23 | 2,17 \pm 5,53 | 2,06 \pm 3,91 |
| <i>Viscosia glabra</i> | 2B | Fili | 1-2 | Re | 2 | 2,09 \pm 3,29 | 2,28 \pm 3,35 | 2,20 \pm 2,79 |
| <i>Neochromadora bonita</i> | 2A | Con | >1 | Re | 2 | 1,65 \pm 3,83 | 1,06 \pm 1,82 | 1,04 \pm 1,66 |
| <i>Paracanthochus</i> sp1. | 2A | Con | 1-2 | Re | 2 | 1,16 \pm 2,36 | 0,76 \pm 0,89 | 0,93 \pm 1,58 |
| <i>Eurystomina</i> sp. | 2B | Con | 2-4 | Re | 4 | 1,13 \pm 1,12 | 1,71 \pm 3,56 | 1,34 \pm 2,02 |

A associação local de nematóides foi dominada basicamente por comedores de depósito seletivos (1A) e por comedores de epistrato (2A). As formas mais recorrentes de cauda foram filiforme e cônica. As classes de tamanho de indivíduos adultos mais comuns foram as intermediárias (1-2 mm e 2-4 mm) e a forma de corpo predominante foi a “retilínea”. A maioria das espécies possui um escore colonizador-persistente (c-p) entre 2 e 3.

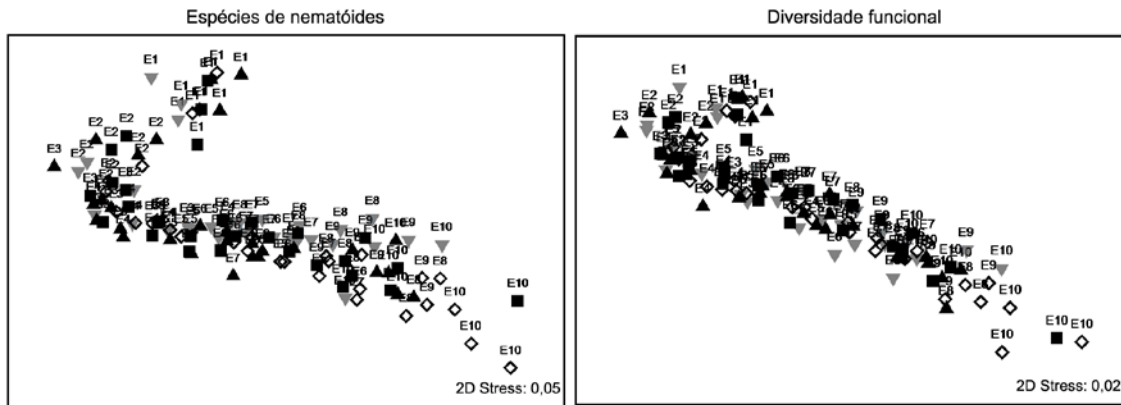


Figura 4 Escalonamentos multidimensionais não-métricos (MDS) baseados em matrizes de similaridade de Bray-Curtis feitas a partir das abundâncias médias nas áreas das espécies de nematóides e das características biológicas (T1= ▾ ; T2= ■ ; T3= ◇ ; T4= ▲)

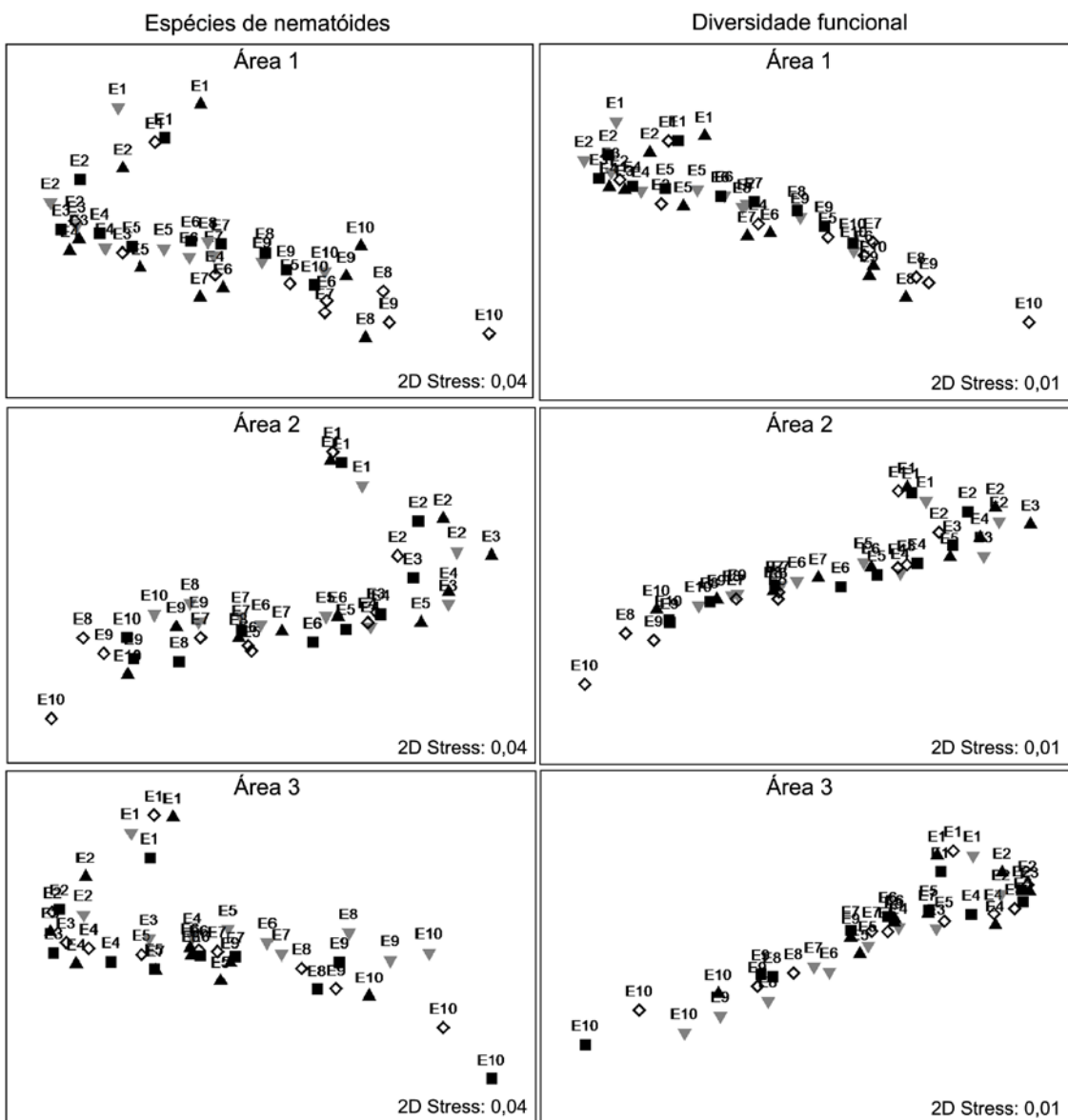


Figura 5 Escalonamentos multidimensionais não-métricos (MDS) baseados em matrizes de similaridade de Bray-Curtis feitas a partir das abundâncias médias em cada uma das três áreas das espécies de nematóides e das características biológicas (T1= ▾ ; T2= ■ ; T3= ◇ ; T4= ▲)

Tabela 4 Razões *F* e p-valores da PERMANOVA calculados através das matrizes de dissimilaridade de Bray-Curtis das amostras. Graus de liberdade: 3, 9, 80, 27, 360 referentes aos fatores Tempo, Estrato, Ar(TexEs), TexEs e resíduo respectivamente, n= 4

| | Tempo | | Estrato | | Ar(TexEs) | | TexEs | |
|-----------------------|----------|---------|----------|----------|-----------|-----------------|----------|---------|
| | <i>F</i> | p-valor | <i>F</i> | p-valor | <i>F</i> | p-valor | <i>F</i> | p-valor |
| Espécies | 2,89 | 0,009** | 25,85 | 0,001*** | 1,42 | 0,001*** | 1,05 | 0,366 |
| Diversidade funcional | 3,50 | 0,008** | 34,99 | 0,001*** | 1,68 | 0,001*** | 1,09 | 0,318 |

Dois agrupamentos refletem o padrão de movimentação encontrado ao longo do tempo de exposição do baixio. O primeiro foi composto por espécies que compartilham características como cauda filiforme, forma do corpo “retilínea” e pertencem à classe de tamanho de 1-2 mm. Formado por *Terschellingia longicaudata*, *Paradontophora paragranelifera*, *Anoplostoma viviparum* e *Viscosia glabra*. O segundo foi composto por espécies comedoras de epistrato (2A), com cauda cônica, forma do corpo “retilínea” e pertencentes às classes de tamanho <1 mm e 1-2 mm. Formado por *Pseudochromadora incubanz*, *Gomphonema* sp., *Neochromadora bonita* e *Paracanthonchus* sp.

3.3 PADRÕES DE VARIAÇÃO NA DISTRIBUIÇÃO VERTICAL DAS ESPÉCIES

As espécies numericamente dominantes *Terschellingia longicaudata* e *Spirinia parasitifera* possuem o mesmo comportamento alimentar (1A), forma do corpo (retilínea) e escore c-p (3), mas diferem na morfologia da cauda e tamanho do corpo (filiforme e cônica, 1-2 mm e 2-4 mm, respectivamente). Além disso, ambas possuem o mesmo padrão geral de distribuição vertical, com as densidades máximas ocorrendo nas camadas subsuperficiais do sedimento entre 0,5 e 2,5 cm (FIGURA 6).

T. longicaudata migrou para camadas mais profundas do sedimento ($p=0,016$). O teste post-hoc SNK realizado entre os termos da interação dos tempos amostrais com os estratos (TexEs) mostrou que as densidades médias foram significativamente menores nas profundidades de (0,5 - 1,0) e (1, 0 - 1,5) cm no tempo 4 em comparação aos outros tempos. Em contra partida, o padrão de distribuição de *S. parasitifera* não sofreu alterações ao longo do tempo de exposição do baixio ($p=0,496$) (TABELA 5).

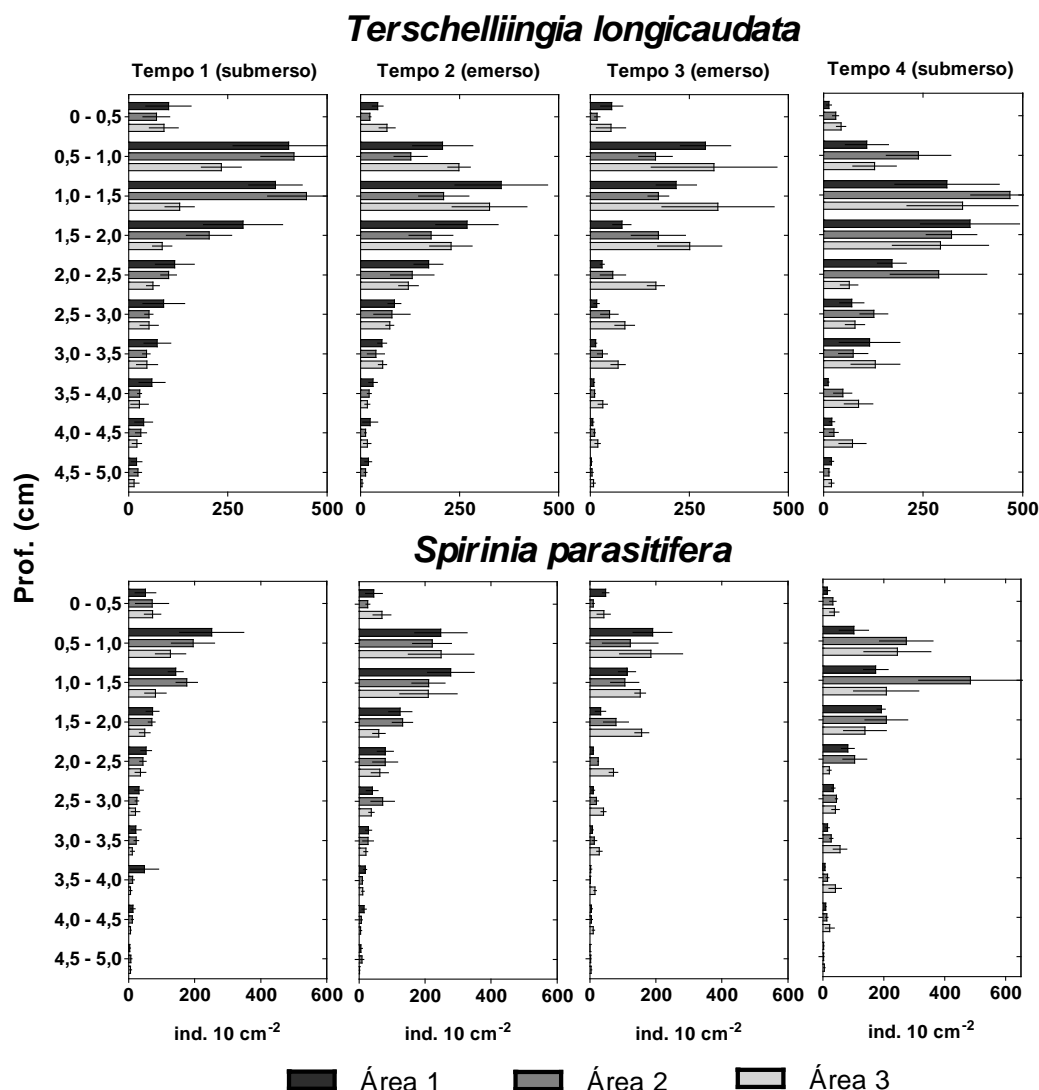


Figura 6 Distribuição vertical das espécies numericamente dominantes nas três áreas, durante os quatro tempos amostrais. (n= 4, médias \pm EP)

Tabela 5 Razões *F* e p-valores das análises de variância (ANOVA) sobre as densidades das espécies numericamente dominantes de nematóides. Graus de liberdade: 3, 9, 80, 27, 360 referentes aos fatores Tempo, Estrato, Ar(TexEs), TexEs e resíduo respectivamente, n= 4

| | Tempo | | Estrato | | Ar(TexEs) | | TexEs | |
|------------------------------------|----------|-----------|----------|-----------|-----------|----------------|----------|---------------|
| | <i>F</i> | p-valor | <i>F</i> | p-valor | <i>F</i> | p-valor | <i>F</i> | p-valor |
| <i>Terschellingia longicaudata</i> | 3,93 | 0,011** | 43,55 | <0,001*** | 1,10 | 0,270 | 1,69 | 0,037* |
| <i>Spirinia parasitifera</i> | 7,88 | <0,001*** | 62,76 | <0,001*** | 1,27 | 0,118 | 1,02 | 0,444 |
| <i>Metachromadora</i> sp. | 4,75 | 0,004** | 121,01 | <0,001*** | 1,27 | 0,443 | 1,02 | 0,446 |
| <i>Gomphionema</i> sp. | 3,32 | 0,023* | 15,50 | <0,001*** | 1,94 | 0,011** | 0,73 | 0,954 |
| <i>Sabatieria pulchra</i> | 13,20 | <0,001*** | 57,65 | <0,001*** | 1,60 | 0,055 | 0,98 | 0,511 |
| <i>Daptonema setosum</i> | 7,81 | <0,001*** | 34,47 | <0,001*** | 1,35 | 0,147 | 0,91 | 0,675 |
| <i>Viscosia Glabra</i> | 0,73 | 0,539 | 15,39 | <0,001*** | 1,46 | 0,010** | 1,08 | 0,380 |
| <i>Eurystomina</i> sp. | 0,41 | 0,741 | 12,52 | <0,001*** | 1,00 | 0,475 | 1,07 | 0,329 |

Sabatieria pulchra e *Daptonema setosum* são comedoras de depósito não-seletivas (1B), possuem cauda clavada, forma do corpo “retilínea”,

tamanho do corpo entre 1-2 mm e escore c-p de 2, embora *S. pulchra* possua uma distribuição vertical mais ampla que *D. setosum*.

S. pulchra migrou em direção às camadas superficiais do sedimento em condições de emersão do baixo entre T1 e T3 (comportamento oposto ao de outras espécies analisadas) e retornou para as camadas mais profundas em períodos de submersão T4 ($p=0,055$, marginalmente significativo).

A densidade de *D. setosum* não diferiu significativamente nos estratos ao longo dos tempos amostrais ($p= 0,675$). Animais desta espécie permaneceram durante todo o estudo nas camadas superficiais do sedimento entre 0 e 1,5 cm (FIGURA 7).

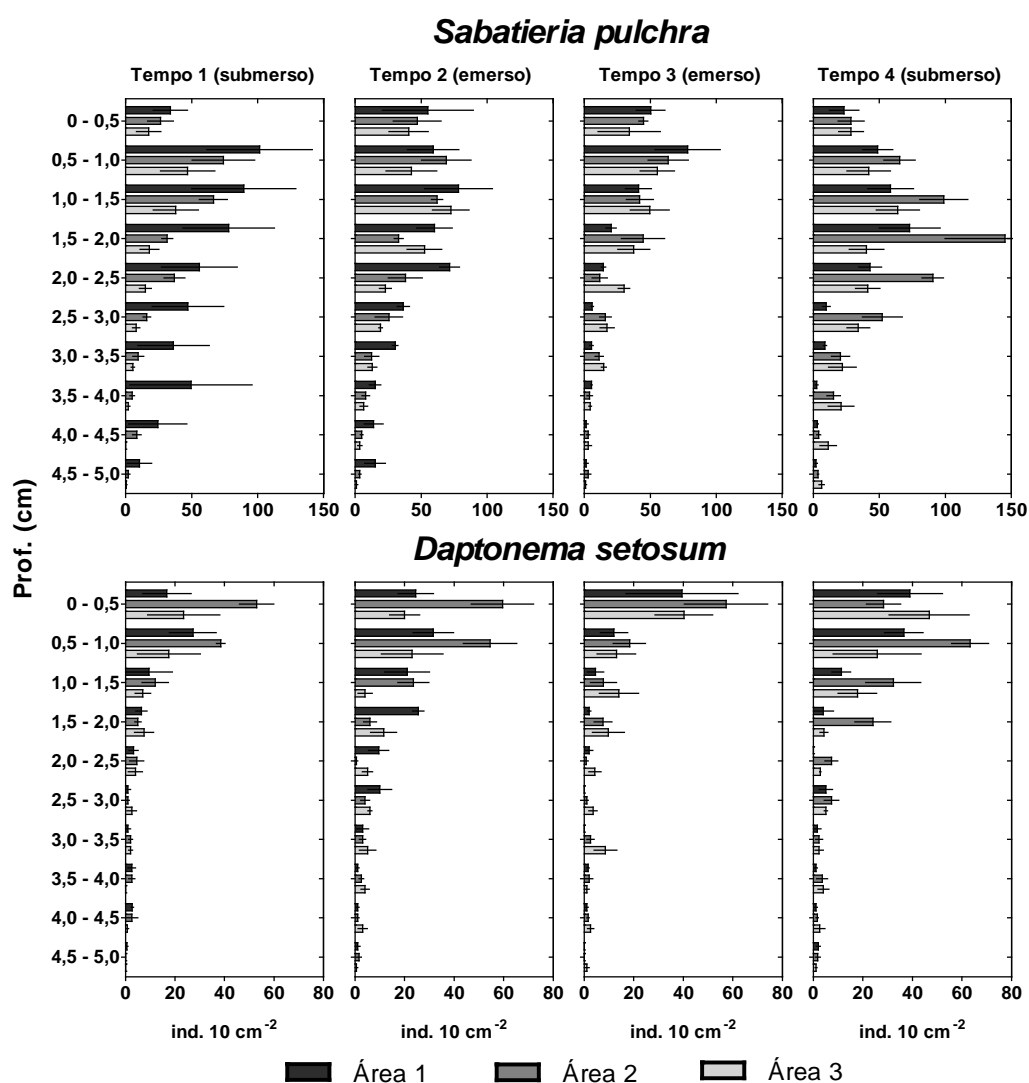


Figura 7 Distribuição vertical das densidades médias das espécies de nematóides nas três áreas, durante os quatro tempos amostrais. ($n= 4$, média \pm EP)

Metachromadora sp. e *Gomphonema* sp. são comedoras de epistrato (2A), possuem cauda cônica e tamanho do corpo entre 1-2 mm. No entanto, diferem na forma do corpo, escore c-p (“truncada” e “retilínea”, 2 e 3 respectivamente) e possuem um padrão geral de distribuição vertical diferente. Enquanto as densidades máximas de *Metachromadora* sp. foram encontradas nas camadas superficiais do sedimento entre 0 e 1,0 cm de profundidade, *Gomphonema* sp. ocorreu preferencialmente em camadas mais profundas entre 2,0 e 3,5 cm.

A densidade de *Metachromadora* sp. não diferiu significativamente nos estratos ao longo do tempo de exposição ($p=0,082$), ou seja, sua distribuição vertical não é afetada pelas mudanças nas condições ambientais ocasionadas pela emersão ou submersão do baixio (FIGURA 8).

A densidade de *Gomphonema* sp. aumentou significativamente nos estratos mais profundos ao longo do tempo, porém, de forma variável em cada área ($p=0,011$). Pudemos observar variações bruscas da densidade nos tempos amostrais em todas as três áreas experimentais. Apesar disto, pudemos também observar a tendência de movimentação para camadas sedimentares mais profundas.

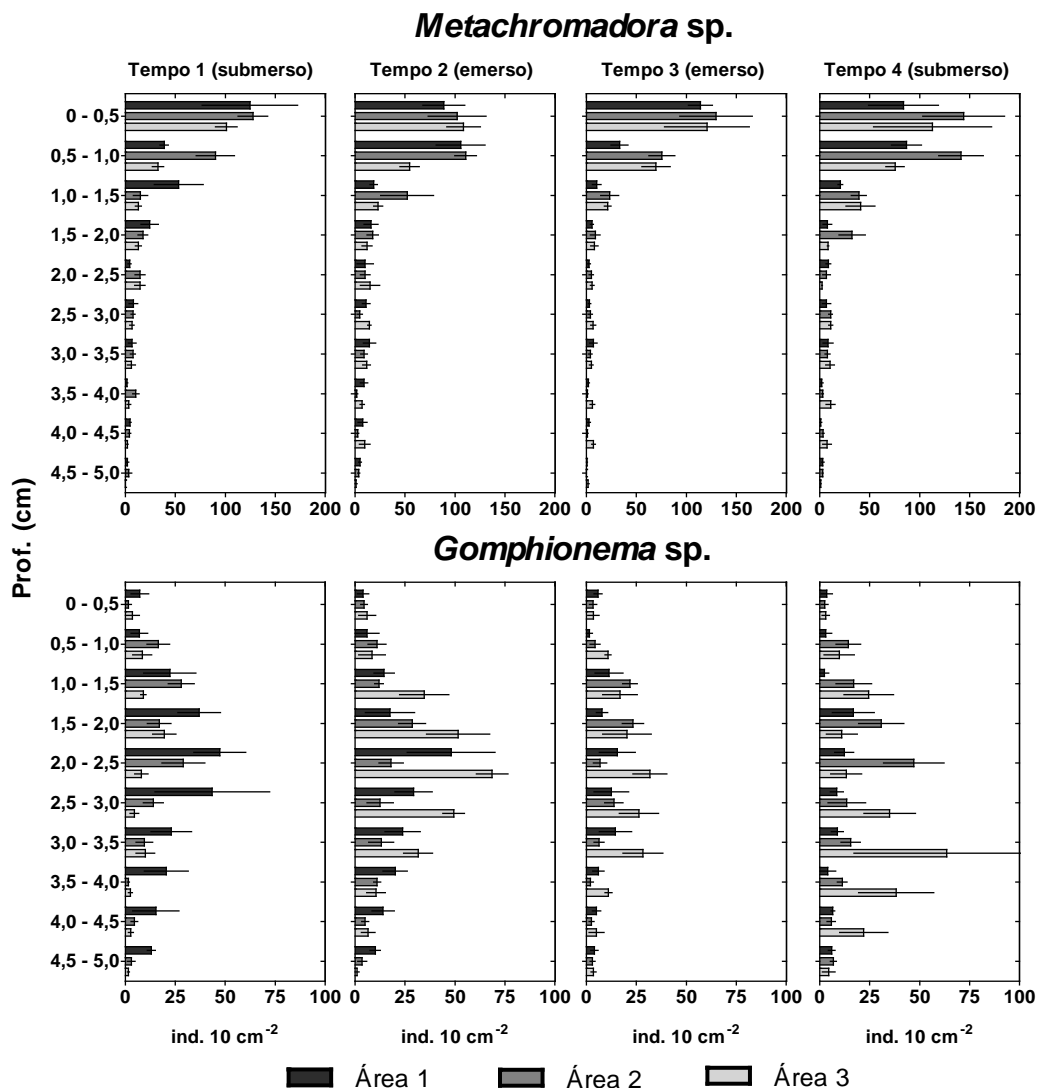


Figura 8 Distribuição vertical das densidades médias das espécies de nematóides nas três áreas, durante os quatro tempos amostrais. (n= 4, média \pm EP)

Viscosia glabra e *Eurystomina* sp. são predadores (2B), possuem forma do corpo “retilínea” e têm uma distribuição preferencialmente superficial entre 0 e 1,0 cm. Contudo, diferem em características como forma da cauda, tamanho do corpo e escore c-p (filiforme e cônica, 1-2 e 2-4 mm, 2 e 4, respectivamente).

A densidade de *V. glabra* diminuiu significativamente ($p=0,002$) nos estratos superficiais ao longo do tempo. Pudemos observar um comportamento de movimentação em direção às camadas mais profundas entre T1 e T3 e a manutenção do padrão em T4 (FIGURA 9).

Não houve diferenças significativas na densidade média de *Eurystomina* sp. nos estratos ao longo do tempo ($p=0,329$), ou seja, suas densidades

máximas ocorreram na camada superficial do sedimento entre 0 e 0,5 cm durante todo o estudo.

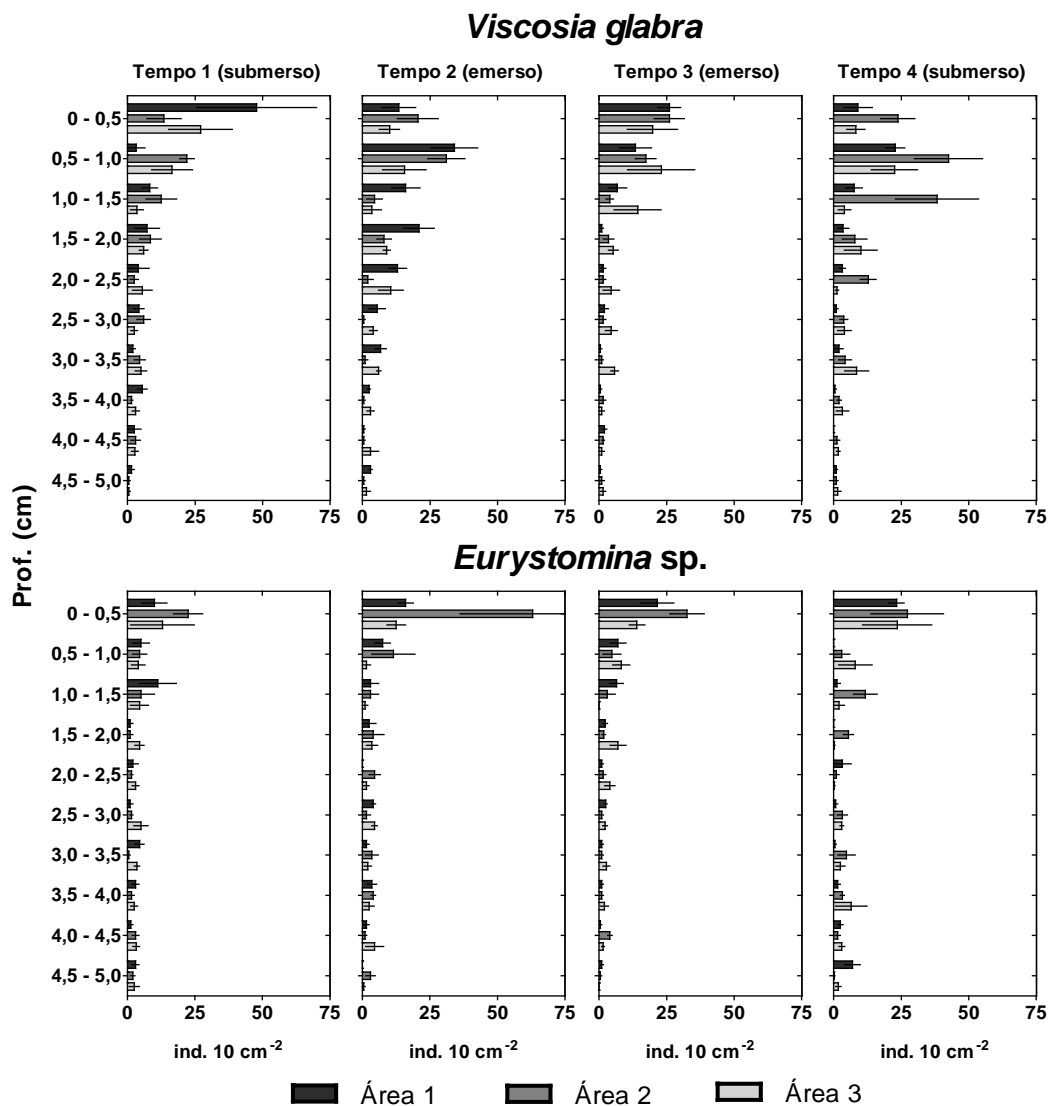


Figura 9 Distribuição vertical das densidades médias das espécies de nematóides nas três áreas, durante os quatro tempos amostrais. (n= 4, média \pm EP)

3.4. CORRELAÇÃO DAS ESPÉCIES COM AS VARIÁVEIS AMBIENTAIS

A análise de correspondência canônica mostrou que as espécies *V. glabra* e *D. setosum* representadas na parte positiva dos eixos 1 e 2 e *Metachromadora sp.* representada na parte positiva do eixo 1 e próxima à origem do eixo 2, estão associadas a altas concentrações de clorofila-*a* e feopigmentos, baixos teores de umidade e baixas temperaturas.

Eurystomina sp., representada na parte positiva do eixo 1 e negativa do eixo 2, está associada a altos teores de umidade e baixas temperaturas.

S. parasitífera e *S. pulchra*, representadas na parte negativa do eixo 1 e positiva do eixo 2, estão associadas a altas temperaturas e baixas concentrações de clorofila-a, feopigmentos e teores de umidade.

T. longicaudata representada na parte negativa do eixo 1 e próxima a origem do eixo 2 e *Gomphonema* sp. representada na parte negativa dos dois eixos, estão associadas a baixas concentrações de clorofila-a e feopigmentos, baixos teores de umidade e baixas temperaturas. (FIGURA 10).

As variáveis ambientais incluídas no modelo explicam de maneira significativa ($p < 0,05$) a variabilidade nas densidades das espécies de nematóides, com exceção da temperatura (TABELA 6).

Os dois primeiros eixos do CCA explicam 97% das relações entre a fauna e as variáveis ambientais e o teste de permutação de Monte Carlo indicou que a explicação dos eixos é significativa ($p = 0,005$).

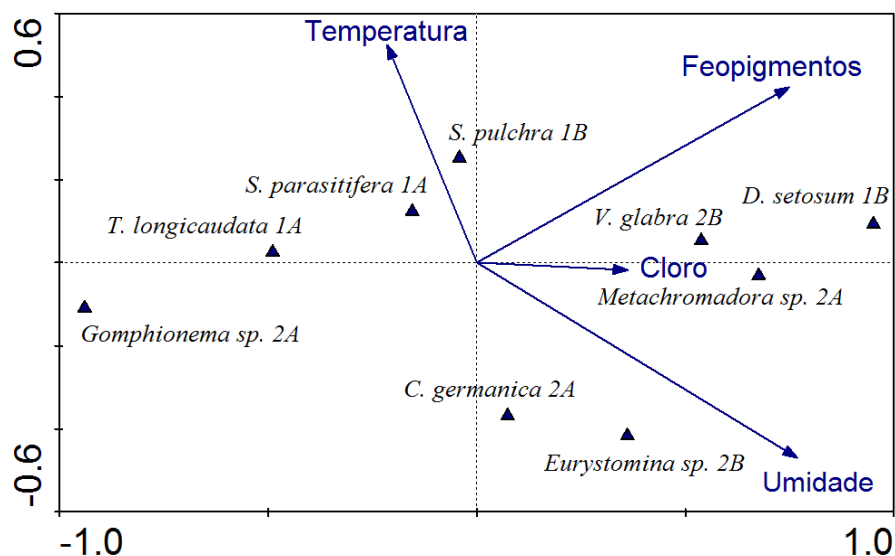


Figura 10 Representação gráfica da análise de correspondência canônica (CCA), $n = 3$

Tabela 6 Significância estatística das variáveis ambientais incluídas na análise de correspondência canônica (teste de permutação de Monte Carlo, número de permutações = 999)

| | <i>F</i> | p-valor |
|--------------|----------|-----------------|
| Temperatura | 1,24 | 0,280 |
| Umidade | 12,32 | 0,001*** |
| Feopigmentos | 6,64 | 0,001*** |
| Clorofila-a | 3,29 | 0,014** |

4 DISCUSSÃO

Os resultados corroboram a hipótese testada de que as alterações nas variáveis físico-químicas, associadas ao tempo relativo de emersão e submersão, contribuem de maneira significativa para a migração vertical de nematóides no sedimento e que a migração é dependente dos modos de alimentação e locomoção, por sua vez condicionados pela morfologia do corpo.

Dois comportamentos de movimentação foram exibidos por distintos agrupamentos de espécies. O primeiro foi exibido por espécies com cauda filiforme, forma do corpo “retilínea” e tamanho entre 1-2 mm. Espécies que possuem estas características foram mais hábeis para se locomover entre os interstícios do sedimento. A forma da cauda, tamanho e forma do corpo são reconhecidamente relevantes para explicar a capacidade de movimentação dos nematóides (THISTLE e SHERMAN, 1985; SOETAERT *et al.*, 2002; SCHRATZBERGER *et al.*, 2007). As espécies pertencentes a este agrupamento possuem cutículas pouco desenvolvidas. BOADEN e PLATT (1971) sugeriram que espécies com cutículas menos desenvolvidas têm menor tolerância a eventos de dessecação episódica e a mudanças nas variáveis físico-químicas do substrato e por estes motivos tendem a migrar para camadas sedimentares mais profundas. O perfil de temperatura variou significativamente nos estratos ao longo dos tempos amostrais, com maior variabilidade nas camadas superficiais do sedimento. Isto se deveu principalmente à incidência de radiação solar de forma direta e a mudança no albedo local em função da exposição.

O segundo agrupamento, dominante na camada superficial do sedimento entre 0 e 0,5 cm, foi composto por espécies comedoras de epistrato (2A), com cauda cônica, forma do corpo “retilínea” e tamanho entre 1-2 mm. Estas espécies compartilham características com o agrupamento anterior, como tamanho e forma do corpo, que facilitam a movimentação nos espaços intersticiais. Por outro lado, o comportamento alimentar também pode ser um fator determinante da maior concentração nos estratos superficiais. BOADEN e PLATT (1971) e STEYAERT *et al.* (2001) sugeriram que a distribuição vertical de nematóides pode estar mais relacionada à movimentação do microfítobentos. Varias espécies de diatomáceas, euglenofitas e cianobactérias

são capazes de migrar verticalmente no sedimento em sincronia com períodos de maior ou menor exposição à luz e com ciclos de maré. Essa movimentação não está limitada apenas a zona fótica do sedimento (PINCKNEY *et al.*, 1994; KINGSTON, 1999; SABUROVA e POLIKARPOV, 2003; MITBAVKAR e ANIL, 2004).

Contudo, não podemos afirmar com certeza se os padrões de ocorrência das espécies comedoras de epistrato estão ou não relacionados ao microfitobêntos. As diferenças nas concentrações dos pigmentos cloroplastídicos entre os tempos amostrais se devem à alta variabilidade na distribuição em pequenas escalas espaciais dos organismos microfitobênticos e não a um comportamento de movimentação vertical. A presença de *U. flexuosa* pode ter interferido nos resultados obtidos, mascarando as respostas dos nematóides a uma possível migração do microfitobentos. KINGSTON (1999) verificou que a migração da espécie de diatomácea *Hantzschia virgata* pode chegar a 8 cm. No entanto, SABUROVA (2003) constatou que a movimentação vertical dos organismos microfitobênticos é limitada pela camada anóxica do sedimento. Em nosso estudo constatamos através de observações visuais que a camada de descontinuidade redox no baixio no Papagaios se encontra entre 1 e 1,5 cm de profundidade.

A intensificação do comportamento de movimentação dos nematóides após o tempo T4 denota a importância das correntes e do potencial erosivo nos padrões de movimentação dos nematóides, em acordo com outros estudos realizados (BOADEN e PLATT, 1971; PALMER e GUST, 1985; FEGLEY, 1987; STEYAERT *et al.*, 2001 e GALLUCCI e NETTO, 2004). A espécie mais abundante no estudo, *T. longicaudata*, migrou para camadas mais profundas do sedimento em períodos de emergência do baixio e este processo foi intensificado após a submersão, como ilustrado pelas análises multivariadas. Esta espécie pertence ao grupo trófico dos comedores de depósito seletivos (1A), possui cauda filiforme, forma do corpo “retilínea”, tamanho 1-2 mm. Estas características favorecem o comportamento de movimentação, que pode ser uma função do aumento na temperatura durante o tempo de emergência e das forças de corrente durante a submersão. A maior vulnerabilidade dos estágios juvenis à predação também pode influenciar a migração para camadas mais profundas do sedimento, onde a abundância de predadores é menor.

SOETAERT *et al.* (2002) relacionaram a combinação de tamanho e forma do corpo à adaptações ecológicas de maior mobilidade ou menor vulnerabilidade a predação. A busca por diferentes itens alimentares pode ser um estímulo adicional para a movimentação da espécie. MOENS *et al.* (1999) constataram que nematóides comedores de depósito seletivos são extremamente especialistas e respondem de forma diferenciada à qualidade e quantidade do alimento.

S. parasitifera pertence ao mesmo grupo trófico e possui uma distribuição vertical semelhante a *T. longicaudata*, mas é maior, atingindo 2-4 mm. A ausência de movimentação vertical desta espécie ao longo do tempo de exposição pode estar relacionada à maior tolerância ao aumento da temperatura ou à menor vulnerabilidade a predação dos estágios juvenis.

S. pulchra e *D. setosum* são comedoras de depósito não-seletivas (1B), possuem cauda cônica, tamanho entre 1-2 mm e forma do corpo “retilínea”, contudo, *S. pulchra* possui uma distribuição vertical mais ampla.

S. pulchra migrou em direção às camadas superficiais durante o período de emersão e realizou o movimento oposto, em direção às camadas profundas, em períodos de submersão do baixo. Este comportamento pode ser relacionado à preferência por temperaturas mais elevadas devido ao aumento da temperatura nas camadas superficiais em períodos de emersão e a busca por matéria orgânica fresca derivada de microalgas para se alimentar (FRANCO *et al.*, 2008).

D. setosum não apresentou nenhum tipo de movimentação vertical durante o estudo. Sua distribuição preferencial permaneceu sempre nas camadas superficiais do sedimento. Este comportamento pode estar relacionado à preferência alimentar por diatomáceas (JOINT *et al.*, 1982; PINCKNEY *et al.*, 1994; STEYAERT *et al.*, 2001; MOENS *et al.*, 2005), à maior tolerância às variações nos parâmetros físico-químicos do sedimento em função da cutícula bem desenvolvida (BOADEN e PLATT, 1971) e à resposta adaptativa à ação das correntes em eventos de submersão no local, já que a espécie possui glândulas caudais que auxiliam tanto na movimentação quanto na aderência ao substrato (ADAMS e TYLER, 1980).

Metachromadora sp. e *Gomphonema* sp. são comedoras de epistrato (2A), possuem cauda cônica e comprimento entre 1-2 mm, no entanto possuem a forma do corpo diferenciada (“truncada” e “retilínea”, respectivamente).

Metachromadora sp. não apresentou movimentação vertical durante o estudo, devido à sua menor mobilidade, resultante da forma do corpo como adaptação ecológica contra a predação (SOETAERT *et al.*, 2002). Além disso, a tolerância a variações bruscas de temperatura e a preferência alimentar podem estar relacionadas com este comportamento.

Em contrapartida, *Gomphonema* sp. migrou para camadas mais profundas do sedimento provavelmente devido uma maior sensibilidade as variações ambientais. A preferência por camadas mais profundas sugere uma maior tolerância a condições anóxicas e sulfídricas. Esta espécie pode ser resistente a processos de eutrofização e inclusive se favorecer em condições ambientais de depleção de oxigênio.

V. glabra e *Eurystomina* sp. são predadoras (2B) e tem forma do corpo “retilínea”, entretanto, diferem em tamanho e forma da cauda (1-2 e 2-4 mm, filiforme e cônica, respectivamente).

Por ser menor, possuir cauda filiforme e forma do corpo “retilínea”, *V. glabra* tem mais facilidade de locomoção em sedimentos com maior grau de compactação e em períodos de dessecação. O gasto energético causado pelo forrageio em períodos de emersão e a captura de presas relativamente menores podem ser vantajosos para essa espécie.

Por outro lado, não observamos nenhum comportamento de movimentação vertical de *Eurystomina* sp. Por pertencer a uma classe de tamanho maior, os teores de umidade mais altos na camada superficial beneficiam o comportamento de movimentação e conseqüentemente a captura de presas para essa espécie. Além disso, o tamanho das presas em camadas mais profundas e o gasto energético causado pelo forrageio podem ocasionar um balanço energético negativo.

GALLUCCI *et al.*, (2005) observaram que as taxas de captura de presas estão correlacionadas positivamente com os teores de umidade no sedimento. As variações mais bruscas no perfil de umidade foram observadas nas camadas mais profundas entre 2,5 e 5,0 cm. Isto ocorreu provavelmente em função das variações do lençol freático durante o ciclo de maré. As camadas

superficiais são mais estáveis com relação ao teor de umidade, provavelmente em função da baixa permeabilidade em sedimentos finos e da rugosidade da superfície do sedimento que propiciam a formação de poças d água sobre todo o baixio, mesmo durante períodos de emersão.

5 CONCLUSÕES

Embora a variabilidade espacial da meiofauna seja relativamente bem documentada em pequenas escalas (PINCKNEY e SANDULLI, 1990; LI *et al.*, 1997; AZOVSKY *et al.*, 2004; SOMERFIELD *et al.*, 2007), ainda não havia sido feito nenhum estudo sobre o comportamento de movimentação dos nematóides marinhos com uma replicação espacial minimamente adequada. O fato de incorporarmos a variabilidade espacial da fauna no modelo de teste de hipóteses nos permitiu identificar se os processos de movimentação dos nematóides ocorrem de forma recorrente no baixio como um todo ou se estes processos se dão de forma pontual ou aleatória.

Observamos uma tendência geral de migração para camadas mais profundas do sedimento. Constatamos igualmente que este comportamento não é homogêneo entre as áreas experimentais, mas que essas diferenças horizontais se devem principalmente a diferenças nas densidades. O padrão de distribuição horizontal observado pode estar relacionado à agregação ou dispersão dos organismos ou ao resultado da reprodução (SOMERFIELD *et al.*, 2007). Estes padrões podem ser modificados pela ação de processos físicos (GALLUCCI e NETTO, 2004), químicos (ÓLAFSSON, 1992), biológicos (ÓLAFSSON, 2005 e PINTO *et al.*, 2006) e pelas capacidades de seleção preferencial de alimento (GALLLUCCI *et al.* 2005, dos SANTOS *et al.*, 2008 e FRANCO *et al.*, 2008) e de locomoção das espécies.

As diferenças entre áreas estão associadas basicamente a diferenças de densidade e não representam alterações no padrão geral de distribuição e na estrutura da associação local.

A análise do comportamento de movimentação dos nematóides marinhos, ao nível de comunidade e de agrupamentos relacionados à morfologia funcional pode mascarar os padrões intrínsecos das espécies, em função da grande diversidade morfológica, de modos de locomoção e

alimentação, de padrões de distribuição vertical e de níveis de tolerância à alterações ambientais diferenciados (STEYAERT *et. al.*, 2001).

A migração vertical dos nematóides marinhos está relacionada a alterações ambientais causadas pelas variações diurnas do ciclo de maré, mas o grau de dependência deste comportamento com o ciclo diurno de migração do microfitobentos ainda não é clara e deve ser melhor estudada.

Os processos de migração mostraram-se dependentes da capacidade diferencial de locomoção das espécies, determinada por características morfológicas e estratégias de vida muito variados.

As diferenças no comportamento de movimentação estão claramente relacionadas com a capacidade de seleção ativa de habitats favoráveis tanto vertical quanto horizontalmente, o que em última análise influencia a dinâmica populacional das espécies, gerando os padrões de distribuição em manchas. Além disso, as estratégias de movimentação das espécies de nematóides sugerem uma possível partilha dos recursos ou uma segregação de nichos. Este pode ser um fator importante para a estruturação da comunidade e para a manutenção da biodiversidade em ambientes entremarés.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adans JMP, Tyler S (1980) Hopping Locomotion in a Nematode: Functional Anatomy of the Caudal Gland Apparatus of *Theristus caudasaliens* sp. n. *J Morphol* 164:265-285

Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 26:32-46

Anderson MJ (2005) PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland

Azovsky A I, Chertoproud ES, Saburova MA, Polikarpov IG (2004) Spatio-temporal variability of micro- and meiobenthic communities in a White Sea intertidal sandflat. *Estuar Coast Shelf Sci* 60:663-671

Bigarella JJ, Becker, RD, Matos DJ, Werner AA (1978) Serra do Mar e a Porção Oriental do Estado do Paraná. Um Problema de Segurança Ambiental e Nacional. Curitiba, Secretaria do Planejamento, Governo do Estado do Paraná. p. 249, (ed.)

Boaden PJS, Platt HM (1971) Daily migration patterns in an intertidal meiobenthic community. *Thalassia Jugos* 7:1-12

Bongers T (1990) The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83:14-19

Bongers T, Alkemade R, Yeates GW (1991) Interpretation of disturbance-induced maturity decrease in marine nematode assemblages by means of the Maturity Index. *Mar Ecol Prog Ser* 76:135-142

Bongers T, de Goede RGM, Korhals GW, Yeates GW (1995) Proposed changes of c-p classification for nematodes. *Russ J Nem* 3:61-62

Camargo MG (2006) SysGran: um sistema de código aberto para análises granulométricas do sedimento. *Rev bras geocienc* 36(2):371-378

Carver RE (1971) Procedures in sedimentary petrology. Wiley-Interscience, New York

Clarke KR, Warwick RM (2001) Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation 2nd. ed. PRIMER – E, Plymouth

Commito JA, Tita G (2002) Differential dispersal rates in an intertidal meiofauna assemblage. *J Exp Mar Biol Ecol* 268:237-256

dos Santos GAP, Derycke S, Fonsêca-Genevois VG, Coelho LCBB, Correia MTS, Moens T (2008) Differential effects of food availability on population growth and fitness of three species of estuarine, bacterial-feeding nematodes. *J Exp Mar Biol Ecol* 355:27-40

Fegley SR (1987) Experimental variation of near-bottom current speeds and its effects on depth distribution of sand living meiofauna. *Mar Biol* 95:183-191

Fonseca ALO (1998) Composição, distribuição, variabilidade sazonal e produção primária do microfitobentos na Baía de Paranaguá (Paraná, Brasil). Dissertation, Universidade Federal do Paraná

- Franco MA, Soetaert K, Costa MJ, Vincx M, Vanaverbeke J (2008) Uptake of phytodetritus by meiobenthos using ^{13}C labelled diatoms and *Phaeocystis* in two contrasting sediments from North Sea. *J Exp Mar Biol Ecol* 362:1-8
- Gallucci F, Netto SA (2004) Effects of the passage of cold fronts over a coastal site: an ecosystem approach. *Mar Ecol Prog Ser* 281:79-92
- Gallucci F, Steyaert M, Moens T (2005) Can field distributions of marine nematodes predacious be explained by sediment constraints on their foraging success? *Mar Ecol Prog Ser* 304:167-178
- Gray J, Lissmann HW (1964) The locomotion of nematodes. *J Exp Biol* 41:135-154
- Hendelberg M, Jensen P (1993) Vertical distribution of the nematode fauna in a coastal sediment influenced by seasonal hypoxia in the bottom water. *Ophelia* 34:83-94
- Joint IR, Gee JM, Warwick RM (1982) Determination of Fine-Scale Vertical Distribution of Microbes and Meiofauna in an Intertidal Sediment. *Mar Biol* 72:157-164
- Kingston MB (1999) Wave effects on the vertical migration of two benthic microalgae: *Hantzschia virgata* var. *intermedia* and *Euglena proxima*. *Estuaries* 22:81-91
- Lana PC, Marone E, Lopes RM, Machado EC (2001) The Subtropical Estuarine Complex of Paranaguá Bay, Brazil. *Coastal Marine Ecosystems of Latino America* 131:145
- Lana PC (2003) As marismas da baía de Paranaguá: características gerais, modos de apropriação e implicações para a legislação ambiental. *Desenvolvimento e Meio Ambiente* 8:11-23
- Li J, Vincx M, Herman PMJ, Heip C (1997) Monitoring meiobenthos using cm-, m-, Km-scales in Southern Bight of the North sea. *Mar Environ Res* 43:265-278
- Lorenzen CJ (1967) Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrometric equations. *Limnol Oceanogr* 12:343-346
- Mitbavkar S, Anil AC (2004) Vertical migratory rhythms of benthic diatoms in a tropical intertidal sand flat: influence of irradiance and tides. *Mar Biol* 145:9-20
- Moens T, Vincx M (1997) Observations of the feeding ecology of estuarine nematodes. *J Mar Biol Assoc UK* 77:211-227
- Moens T, Verbeeck L, de Maeyerl A, Swings J, Vincx M (1999) Selective attraction of marine bacterivorous nematodes to their bacterial food. *Mar Ecol Prog Ser* 176:165-178
- Moens T, Bouillon S, Gallucci F (2005) Dual stable isotope abundances unravel trophic position of estuarine nematodes. *J Mar Biol Assoc UK* 85:1401-1407
- Morrisey DJ, Howitt L, Underwood AJ, Stark JS (1992) Spatial variation in soft-sediment benthos. *J Exp Mar Biol Ecol* 164:233-245
- Noernberg MA, Lautert LFC, Araújo AD, Marone E, Angelotti R, Netto Jr JPB, Krug LA (2004) Remote Sensing and GIS Integration for Modelling the Paranaguá Estuarine Complex – Brazil. *J Coast Res*

- Palmer MA, Gust G (1985) Dispersal of meiofauna in a turbulent tidal creek. *J Mar Res* 43:179-210
- Palmer MA, Molloy RM (1986) Water Flow and the Vertical Distribution of Meiofauna: A Flume Experiment. *Estuaries* 9(3):225-228
- Pinto TK, Austen MC, Bemvenuti CE (2006) Effects of macroinfauna sediment disturbance on nematode vertical distribution. *J Mar Biol Assoc UK* 86:227-233
- Pinckney J, Sandulli R (1990) Spatial autocorrelation analysis of meiofaunal and microalgal populations on a intertidal sandflat: scale linkage between consumers and resources. *Estuar Coast Shelf Sci* 30:341-353.
- Pinckney J, Piceno Y, Lovell CR (1994) Short-term changes in the vertical distribution of benthic microalgal biomass in intertidal muddy sediments. *Diatom Res* 9:143-153
- Platt HM, Warwick RM (1983) Free-living marine nematodes. Part I: British enoplids. *Synopses of the British fauna (new series)* 28
- Platt HM, Warwick RM (1988) Free-living marine nematodes. Part II: British chromadorids. *Synopses of the British fauna (new series)* 38
- Rieger R, Ott J (1971) Gezeitenbedingte Wanderungen von Turbellarien und Nematoden eines Nordadriatischen Sandstrandes. *Vie et Milieu* 22:425-447
- Saburova MA, Polikarpov IG (2003) Diatom activity within soft sediments: behavioural and physiological processes. *Mar Ecol Prog Ser* 251:115-126
- Sandrini-Neto L, Camargo MG (2010) GAD (General ANOVA Design): an R package for ANOVA designs from the general principles. Available on CRAN
- Schratzberger M, Rees HL, Boyd SE (2000a) Effects of simulated deposition of dredge material on structure of nematode assemblages – the role of burial. *Mar Biol* 136:519-530
- Schratzberger M, Rees HL, Boyd SE (2000b) Effects of simulated deposition of dredge material on structure of nematode assemblages – the role of contamination. *Mar Biol* 136:519-530
- Schratzberger M, Warr K, Rogers SI (2007) Functional diversity of nematode communities in the southwestern North Sea. *Mar Environ Res* 63:368-389
- Somerfield PJ, Warwick RM (1996) Meiofauna in marine pollution monitoring programmes: a laboratory manual. MAFF Directorate of Fisheries Research Technical Series
- Somerfield PJ, Dashfield SL, Warwick RM (2007) Three-dimensional spatial structure: nematodes in a sandy tidal flat. *Mar Ecol Prog Ser* 336:177-186
- Soetaert K, Muthumbi A, Heip C (2002) Size and shape of ocean margin nematodes: morphological diversity and depth-related patterns. *Mar Ecol Prog Ser* 242:179-193
- Steyaert M, Garner N, Van Gansbeke D, Vincx M (1999) Nematode communities from the North Sea: environmental controls on species diversity and vertical distribution within the sediment. *J Mar Biol Assoc UK* 79:253-264

Steyaert M, Herman PMJ, Moens T, Widdows J, Vincx M (2001) Tidal migration of nematodes on an estuarine tidal flat (the Molenplaat, Schelde Estuary, SW Netherlands). *Mar Ecol Prog Ser* 224:209-304

Steyaert M, Moodley L, Vanaverbeke J, Vandewiele S, Vincx M (2005) Laboratory experiments on the infaunal activity on intertidal nematodes. *Hydrobiologia* 540:217-223

Strickland JHD, Parsons TR (1972) A practical handbook of seawater analysis (2nd ed). Fisheries Research Board of Canada, Ottawa

Suguio K (1973) *Introdução à Sedimentologia*. USP, São Paulo

Thistle D, Sherman KM (1985) The nematode fauna of a deep-sea site exposed to strong near-bottom currents. *Deep-Sea Research* 32:1077-1088

Thistle D, Lamshead PJD, Sherman KM (1995) Nematode tail-shape groups respond to environmental differences in the deep sea. *Vie et Milieu* 45:107-115

Thomas MC, Lana PC (2007) Análise experimental dos processos de dispersão de Nematoda em um baixio na vegetado da Baía de Paranaguá, PR. Dissertation, Universidade Federal do Paraná

Ólafsson E (1992) Small-scale spatial distribution of marine meiobenthos: the effects of decaying macrofauna. *Oecologia* 92:37-42

Ólafsson E, Ullberg J, Arroyo NL (2005) The clam *Macoma balthica* prevents *in situ* growth of microalgal mats: implications for meiofaunal assemblages. *Mar Ecol Prog Ser* 298:179-188

Vanaverbeke J, Soetaert K, Vincx M (2004) Changes in morphometric characteristics of nematode communities during a spring phytoplankton bloom deposition. *Mar Ecol Prog Ser* 273:139-146

Wallace HR (1968) The dynamics of nematode movement. *Annu Rev Phytopathol* 6:91-114

Warwick RM, Platt HM, Somerfield PJ (1998) Free-living marine nematodes. Part III: monhysterids. *Synopses of the British fauna (new series)* 53

Wetzel MA, Weber A, Giere O (2002) Re-colonization of anoxic/sulfidic sediments by marine nematodes after experimental removal of macroalgal cover. *Mar Biol* 141:679-689

Wieser W (1953) Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. *Arkiv för Zoologi* 4:439-484

Wieser W (1975) The meiofauna as a tool in the study of habitat heterogeneity: ecophysiological aspects. A review. *Cahiers de Biologie Marine* 16:647-670