

# Ecologia da Meiofauna Marinha

## *Ecology of Marine Meiofauna*

Luciana Monteiro Lage\*

Ricardo Coutinho\*\*

### Resumo

A meiofauna é um grupo ecologicamente heterogêneo que ocupa uma variedade de habitats bentônicos no meio marinho. A meiofauna é definida em função do seu tamanho e habitat. As comunidades de meiofauna são caracterizadas por alta diversidade taxonômica em comparação com a macrofauna e com a microfauna. No processo de colonização e sucessão da meiofauna em substratos recém-disponibilizados, as primeiras fases avançam rapidamente e desaceleram à medida que os nichos vão sendo ocupados. Devido a sua velocidade de resposta às mudanças no ambiente, a meiofauna é indicada como uma boa ferramenta nos estudos de qualidade ambiental.

**Palavras-chave:** Meiofauna. Ecologia de comunidades. Diversidade.

### Abstract

Meiofauna is an ecologically heterogeneous group that occupies a variety of benthic habitats in marine environments. Meiofauna is defined in terms of size and habitat. Meiofauna communities are characterized by high taxonomic diversity compared to macrofauna and microfauna. In the process of colonization and succession of meiofauna on substrates recently made available, the first phases are moving fast and then slow further as niches are being filled. Due to its rapid response to changes in environment, meiofauna is indicated as a useful tool in studies of environmental quality.

**Key words:** Meiofauna. Community ecology. Diversity.

---

\* Doutora em Ecologia e Recursos Naturais pela Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (2010). Pesquisadora do Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira (IEAPM) na Divisão de Bioincrustação – Departamento de Pesquisa, Arraial do Cabo-RJ, Brasil. E-mail: lucianamlage@yahoo.com.br.

\*\* Doutor em Biologia pela University of South Carolina (1987), Pós-Doutor pela Duke University (2003) e Woods Hole Oceanographic Institute (2004). Professor credenciado nos cursos de pós-graduação em Biologia Marinha da Universidade Federal Fluminense, e em Ecologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro e Universidade Estadual do Norte Fluminense. Pesquisador titular do Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira (IEAPM) na Divisão de Bioincrustação – Departamento de Pesquisa, Arraial do Cabo-RJ, Brasil. E-mail: rcoutinhosa@yahoo.com.

A comunidade meiofaunística foi definida por Mare (1942) em função do seu hábitat e da sua dimensão (0,044 a 0,5 mm). Trata-se de um conjunto de metazoários composto de aproximadamente 30 Filos zoológicos, que ocupam os interstícios dos sedimentos no meio aquático (GIERE, 2009). Essa comunidade pode colonizar todos os tipos de sedimentos, outros substratos naturais como macrófitas (HEIP et al., 1985; GOURBAULT et al., 1998; MOENS; VINCX, 1998) e até estruturas artificiais (ATILLA et al. 2003; DE TROCH et al., 2004, FONSÊCA-GENEVOIS et al., 2006). A meiofauna desempenha um papel importante no fluxo de energia dos sistemas bentônicos, servindo de alimento para a própria meiofauna, para macrobentos e peixes (COULL, 1988). Além disso, atua na remineralização de detritos orgânicos tornando-os disponíveis para o mesmo nível trófico e para níveis tróficos superiores (TENORE et al., 1977).

### **Estrutura da comunidade**

Os principais elementos que interagem na estruturação de uma comunidade meiobentônica constituem um conjunto de fatores bióticos como a predação, a competição e as estratégias reprodutivas; e abióticos como a temperatura, a exposição a ondas e a salinidade. A riqueza de espécies e a diversidade ecológica dessas assembleias são reguladas por tais interações. Em ambientes estáveis, tais como praias abrigadas, mares sem marés, sistemas de águas subterrâneas e mar profundo, os fatores bióticos têm efeito mais forte na estruturação da comunidade da meiofauna. Nos ecossistemas estáveis, interações competitivas podem induzir instabilidades nas populações conflitantes e chegar a causar a exclusão das espécies menos competitivas. De acordo com a hipótese do tempo de estabilidade, a estabilidade do biótopo reduz a diversidade (WARWICK et al., 1986b). No entanto, em qualquer ecossistema natural, pequenas perturbações criam sutis desequilíbrios ecológicos que interferem com a estabilidade. Pequenas heterogeneidades no hábitat criam mosaicos de pequenas manchas e variações temporais. Essa abertura de novos nichos favorece algumas espécies que, sob uma maior pressão de competição, seriam removidas por seleção (GIERE, 2009).

As interações na cadeia alimentar (predação, oferta de alimentos, etc.) diversificam a rede trófica. Fortes controles tróficos favorecem a dominância de espécies com tipos de alimentação mais seletiva (WARWICK et al., 1990b). Essas oscilações e diferenciações reduzem a concorrência e criam um cenário que sustenta as espécies especializadas com populações pequenas. Geralmente agrupados como K-estrategistas, os seus representantes vivem em comunidades interativas, com distribuição heterogênea e hierarquicamente estruturada. Um rico padrão de micronichos limitados biologicamente é uma característica dessas assembleias (GRAY, 1978).

Enquanto pequenas perturbações no ambiente reduzem a intensidade da exclusão competitiva e tendem a valorizar a diversidade, distúrbios graves afetam negativamente

a diversidade (SCHRATZBERGER et al., 2002a). Isso é típico em habitats estressados fisicamente, tais como praias com rígido regime hidrodinâmico. Esses habitats abrigam uma assembleia de meiofauna controlada por grandes e irregulares flutuações abióticas. Essas assembleias são dominadas por poucas espécies com grandes populações. Essas comunidades de meiofauna de baixa diversidade contêm uma elevada percentagem de espécies oportunistas r-estrategistas, que coocorrem com reduzida estrutura hierárquica e poucas interações biológicas.

A partir de experimentos em gaiolas em planícies de maré no Mar do Norte, Reise (1985) concluiu que é principalmente a pressão de predação que estrutura as populações de meiobentos, enquanto distúrbios físicos, como baixas temperaturas e tempestades, agem mais marginalmente e irregularmente.

Naturalmente, existem todas as fases de transição nessa estrutura do aspecto geral de uma assembleia de meiofauna. Como foi assinalado para o macrobentos, também as populações de espécies oportunistas podem se tornar regulares na sequência de colonização por interações biológicas (WHITLATCH; ZAJAC, 1985).

### *Diversidade*

Considerando os aspectos mais gerais da diversidade, os efeitos de vários fatores interativos como a intensidade do distúrbio, o padrão de distribuição e o ciclo de vida da espécie, são de interesse primordial. Estudos de distúrbios naturais utilizam a diversidade ecológica como um parâmetro sensível e reativo que indica o padrão estrutural das comunidades de meiofauna.

A ecologia bentônica geral e também a meiobentologia mostraram durante os últimos anos que distúrbio e diversidade não são necessariamente correlacionados negativamente. Inversamente, a estabilidade de um biótopo não aumenta a diversidade (WARWICK et al., 1986b), como geralmente assumido.

As comunidades de meiofauna frequentemente têm características de alta diversidade taxonômica em comparação com a macrofauna e a microfauna, porém até agora não existe uma explicação conclusiva de que fator ou combinação de fatores seriam responsáveis pela alta diversidade da meiofauna (HERMAN; HEIP, 1988). Apenas uma lista de espécies não é suficiente para a avaliação da diversidade. Uma lista de espécies não mostra como e porque elas estão presentes em um determinado ambiente. Também não se pode explicar os processos e as mudanças que controlam a biodiversidade e não se pode responder a perguntas sobre distribuições irregulares, variações de densidade e relações no tempo e no espaço. Além disso, é necessário cuidado ao se extrapolar a diversidade de manchas locais para escalas regionais. Isso poderá levar a erros consideráveis de cálculos especialmente quando se comparam as áreas rasas com o mar profundo (LAMBSHEAD; BOUCHER, 2003).

Novos métodos foram desenvolvidos para comparar melhor os valores de vários estudos e regiões geográficas (ROSE et al., 2005). O índice de riqueza de espécies Margalef foi sugerido como um índice robusto de diversidade por Boucher e Lamshead (1995) para comparações de biótopos em larga escala (UNDERWOOD; CHAPMAN, 2005).

Para os aspectos evolutivos, uma medida da diversidade foi introduzida, particularmente para acessar os padrões de larga escala e suas alterações: o índice de distinção taxonômica (CLARKE; WARWICK, 2001). Clarke e Warwick (2001) sugeriram uma medida de distinção ou diversidade taxonômica, na qual se utiliza a distância no sistema taxonômico. Embora o sistema taxonômico de Lineu seja apenas uma aproximação rudimentar de um sistema filogenético, ele pode ser utilizado em qualquer levantamento e esses autores argumentam que ele impõe uma ordem ao comprimento dos ramos da árvore taxonômica, sendo uma informação básica do grau de proximidade das espécies. Esse índice é baseado na afinidade taxonômica das espécies e demonstra que uma comunidade de espécies distantemente relacionadas, cada uma com sua longa e independente linhagem evolucionária, evoluiu de uma diferente situação ecológica e tem um nível de diversidade mais elevado do que uma comunidade de espécies estreitamente relacionadas. O índice de distinção taxonômica destaca essa diferença e, desta forma, classifica a diversidade de uma amostra composta de vários gêneros como mais diversa comparando com uma amostra com o mesmo número de espécies, mas com todas as espécies pertencentes a um mesmo gênero (CLARKE; WARWICK, 2001).

#### *Abundância, biomassa e produção*

As relações interativas da meiofauna com outros elementos faunísticos e a contribuição do meiobentos para o fluxo de energia através do ecossistema bentônico podem ser avaliadas pela medição de parâmetros numéricos como a densidade populacional (abundância e biomassa), produção e, para uma melhor comparação, a taxa de renovação da meiofauna.

Com base em dados de abundância, a biomassa num determinado momento e para uma determinada área pode ser estimada. Contudo, simples parâmetros de abundância numérica permanecem como valores ecológicos limitados se os dados de ciclo de vida não forem considerados. Gerlach (1971) salientou que a meiofauna atinge apenas 3% do total da biomassa bentônica. No entanto, sua participação nutricional dentro da teia alimentar se aproxima de 15%. É apenas quando os parâmetros sobre o ciclo de vida são combinados com dados de abundância que uma previsão de fluxo de energia pode ser feita. Esse resultado é obtido calculando-se a produção, ganho de matéria orgânica por unidade de espaço e tempo (REMMERT, 1992). Uma vez que esse valor não é diretamente dependente da biomassa, é uma base mais realista para as

comparações entre meio- e macrofauna.

Parâmetros biológicos relevantes como a fecundidade, a mortalidade natural e por predação, o tempo de geração, e outros dados sobre a dinâmica populacional são pouco conhecidos e altamente variáveis. Especialmente para o meiobentos, os parâmetros do ciclo de vida foram originados principalmente a partir de estudos laboratoriais com as suas condições artificiais. Além disso, o ciclo de vida não pode ser considerado um processo estático e os parâmetros variam intraespecificamente com as condições ambientais e de disponibilidade alimentar (VRANKEN et al., 1988). Interespecificamente, essa variabilidade é ainda mais acentuada.

Especialmente para a meiofauna com os seus ciclos de vida curtos, o problema da medição da produção em intervalos de tempo adequados continua a ser uma dificuldade. O espaço de tempo anual é muitas vezes longo para o rendimento de valores confiáveis. O número anual de gerações varia consideravelmente e, em muitas populações, o crescimento das distintas gerações (= coortes) não pode ser identificável, quando a reprodução é contínua e/ou quando há sobreposição de gerações (GIERE, 2009). É importante avaliar os dados do ciclo de vida do grupo da meiofauna em questão. Só então podem ser calculadas as taxas de produção baseadas em intervalos de tempo adequados e realistas e valores confiáveis podem ser obtidos.

Desde que a meiofauna (marinha) é dominada por nematoides em quase todos os habitats, a abundância destes é frequentemente representativa de toda a comunidade e, portanto, permite algumas generalizações preliminares. O mesmo se aplica quando a biomassa é considerada: no eulitoral de pântanos salgados, os nematoides representam >90% da biomassa de todos os seres vivos e ainda atingem 80% do total no sublitoral (SIKORA et al., 1977).

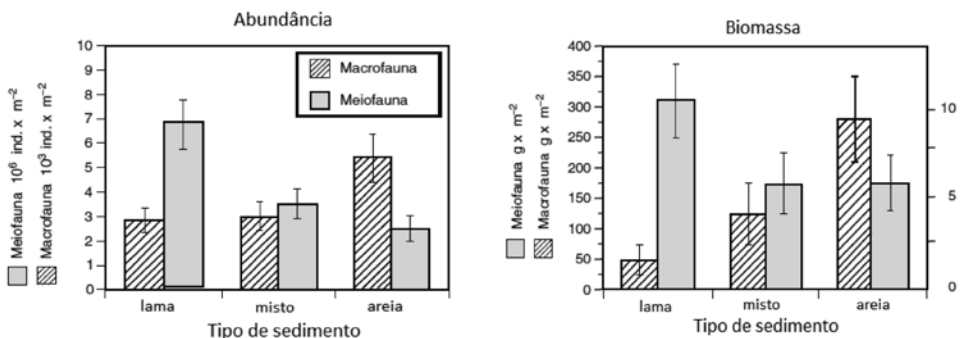
Tal como evidenciado na Tabela 1, os valores previstos para a densidade da meiofauna variam muito e autores utilizando valores médios de densidade devem estar conscientes dessa variação. A análise por McIntyre (1969) relata um intervalo entre 30 e 30.000 ind.10 cm<sup>-2</sup>. Se 1000-2000 inds.10cm<sup>-2</sup> pode ser assumido como um valor médio, a meiofauna excederia em duas a três vezes a macrofauna em abundância. Em relação às profundidades do sublitoral, essas densidades tornam-se extremamente reduzidas e em grandes profundidades não excedem 2000 ind.10cm<sup>-2</sup>.

**Tabela 1:** Abundância da meiofauna em diferentes habitats

Habitat e localidade	Abundância
<b>Praias arenosas com maré:</b>	
Costa Oeste da Escócia	Entre 1.000 e 4.000
Costa Oeste da Dinamarca	Entre 750 e 1.900
Praias do Oceano Índico	Entre 1.000 e 10.000
Costa Leste da Austrália	Em torno de 470
<b>Praias arenosas sem maré:</b>	
Costa Leste da Suécia	Entre 200 e 1.000
Kattegat, Dinamarca (baixas mares)	Em torno de 500
<b>Planícies de maré (areia fina a lama):</b>	
Estuário de Lynher, Inglaterra	Em torno de 12.500
Costa da Noruega	Em torno de 2.500
Estuário de Vellar, Índia	Entre 420 e 3.800
<b>Sedimentos de sublitoral raso:</b>	
Areia, costa leste da Dinamarca	Entre 600 e 1.300
Areia fina, Bélgica	Em torno de 2.200
Silte – areia fina, Holanda (Mar do Norte)	Em torno de 4.000
Lama Fladen Ground, Mar do Norte	Entre 900 e 3.200
Lama, Canal na Inglaterra	Entre 90 e 200
Lama, Baía de Buzzard, costa leste dos EUA	Entre 280 e 1960
Lama, costa da Finlândia – água salobra	Entre 11 e 100

Fonte: compilado de McIntyre, 1969

Com um valor generalizado de cerca de 1-2 g de peso seco.m<sup>-2</sup> e picos de cerca de 5 g peso seco.m<sup>-2</sup> (UDALOV et al., 2005), a biomassa da meiofauna de litoral raso geralmente atinge menos de 10% dos valores correspondentes à biomassa da macrofauna. Contudo, em biótopos de maior estresse ambiental, tais como praias arenosas, água salobra e regiões de mar profundo (TITJEN, 1992), a macrofauna é mais escassa, resultando em um aumento relativo da meiofauna (Figura 1). Nesses casos, algumas vezes a relação da biomassa entre os dois grupos faunísticos pode tornar-se 1:1.



**Figura 1:** Abundância e biomassa (peso úmido) da meiofauna e da macrofauna em diferentes tipos de sedimentos no leste do Mar Báltico

Para a meiofauna é esperado encontrar 1000 inds.10cm<sup>-2</sup> em praticamente todos os tipos de sedimento não contaminado considerando os de estuários de todo o mundo (GIERE, 2009). Os valores tendem a ser maiores em lama rica em matéria orgânica e menores em areia. No sedimento, os Nematoda geralmente são mais abundantes, representando 60-90% da fauna total e os Copepoda vêm geralmente em segundo lugar com 10-40% (COULL, 1999). No entanto, com o aumento da profundidade, a biomassa média dos Nematoda tende a diminuir enquanto que a dos Copepoda Harpacticoida aumenta (BAGULEY et al., 2004).

Meiobentos em sedimentos marinhos são caracterizados pelo pequeno tamanho corporal (100-1000 µm), alta abundância (500-10.000 inds.10cm<sup>-2</sup>) e alta diversidade. Uma pequena quantidade de sedimento, por exemplo, 10cm<sup>2</sup>, é suficiente para definir a estrutura da comunidade (LI et al., 1997).

Como resultado de sua distribuição ubíqua na natureza, de elevada abundância, íntima associação com os sedimentos, rápida reprodução e rápido ciclo de vida, organismos da meiofauna são considerados como ideais para estudar os potenciais efeitos ecológicos dos fenômenos naturais e impactos antrópicos (SCHRATZBERGER et al., 2002).

#### *Tamanho corporal*

Pollock (1971) comenta que os ambientes intersticiais que abrigam a meiofauna incluem sedimentos particulados que variam de grandes pedaços de conchas a finas partículas de argila e silte. As características das partículas sedimentares determinam as dimensões e a extensão do labirinto intersticial dos espaços capilares e sua penetrabilidade pela meiofauna que se move entre as partículas do sedimento.

No ambiente marinho, o meiobentos pode ser determinado a partir do macrobentos, não apenas arbitrariamente pela malha de peneiras utilizadas para o processamento, mas pelo espectro de tamanho da fauna que separa os meiobentos (entre 44 ou 63 µm e 500 µm) tanto do micro (>44 ou 63 µm) quanto do macrobentos (<500µm) (SCHWINGHAMER, 1981a; 1983). Esse grupo surgiu a partir de cálculos baseados em tamanho corporal, biomassa e efetividade de assimilação (WARWICK et al., 1986a).

Schwinghamer (1981a) assumiu a relação do tamanho corporal com a granulometria para definir o meiobentos e argumentou que os animais têm de ser pequenos o suficiente para viver intersticialmente ou grandes o suficiente para desalojar as partículas de sedimento. No entanto, o agrupamento da meiofauna foi considerado válido tanto para os fundos lamacentos quanto para os arenosos (GIERE, 2009).

A separação em relação aos Protistas (microbentos) pode basear-se no fato de estes serem majoritariamente haptossésseis, ou seja, organismos aderidos às partículas de

sedimentos, enquanto a maioria dos organismos do meio-bentos é vágil. No entanto, este agrupamento relacionado com tamanho não separa apenas macro do meio-bentos. Mesmo dentro do meio-bentos, diferentes animais vivem em diferentes tipos de sedimentos e evoluíram estilos de vida distintos (intersticiais, epibênticos, construtores de galerias, etc.) que exigem uma variação de tamanhos (TITA et al., 1999). As numerosas características distintivas do meio-bentos para o macro-bentos estão resumidas na Tabela 2.

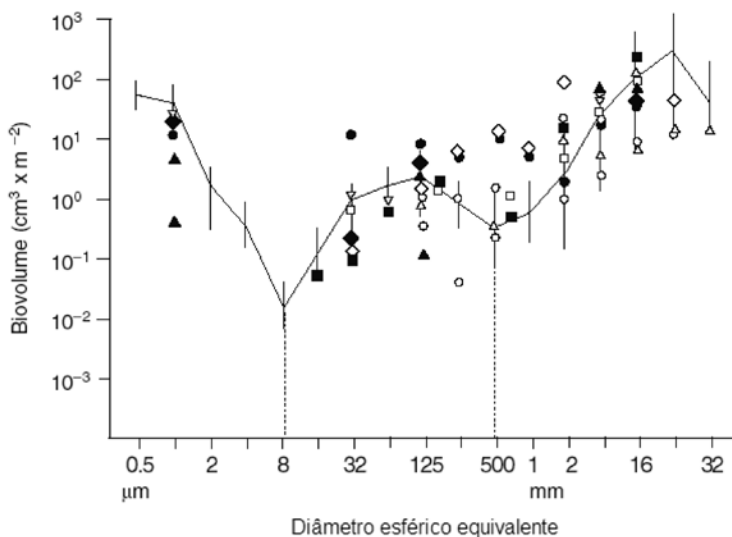
**Tabela 2:** Delimitação biológica de meio-bentos x macro-bentos

	<b>Meio-bentos</b>	<b>Macro-bentos</b>
<b>Tamanho do animal</b>	<b>Entre 44µm e 500µm</b>	<b>&lt;500µm</b>
Desenvolvimento	Direto holobêntico	Com estágio planctônico
Dispersão	Principalmente como adulto	Como larva planctônica
Tempo de geração	Menos de 1 ano	Mais de 1 ano
Crescimento	Atingem um tamanho final	Crescimento permanente
Tipo trófico	Maioria comedores de partículas seletivos	Maioria comedores de partículas não seletivos
Mobilidade	Móveis	Muitos sedentários

Fonte: Warwick (1984)

Os espectros de tamanho divergentes entre meio e macro-bentos parecem ter resultado em efeitos estruturantes que evoluíram mutuamente durante tempos geológicos de interações biológicas entre os organismos bentônicos. Seguindo o princípio da exclusão competitiva, Warwick et al. (2006) defenderam que a concorrência com os outros grupos bentônicos provoca uma delimitação, não só em tamanho e biomassa, mas provavelmente também em toda uma série de características biológicas, tais como a eficiência metabólica. Como consequência, atualmente, os diferentes grupos bentônicos ocupam diferentes nichos ecológicos, evitando assim a competição (Figura 2). Esse princípio torna-se evidente em larvas: as larvas de espécies macrobênticas que estão no gradiente de tamanho da meiofauna são planctônicas, o que impede uma concorrência direta. Elas não assentam antes de alcançar uma dimensão maior do que o tamanho das principais presas do meio-bentos. Segundo Warwick et al. (2006), esse princípio é o primordial responsável pela separação do tamanho da fauna bentônica. Por conseguinte, em um diagrama da estrutura de tamanho, o gradiente de tamanho de larvas meroplantônicas do macro-bentos vai caber exatamente na lacuna entre os picos de tamanho do meio- e do macro-bentos.





**Figura 2:** Espectro de tamanho da fauna bentônica. Os valores apresentados foram convertidos em biovolume. Fonte: Shwinghamer (1981a)

Pode-se inferir que, através da separação de tamanho que é baseada em diferenças ecológicas e evolutivas, há atualmente pouca interação e competição entre meio- e macrobentos. No entanto, alguns trabalhos podem contradizer essa argumentação (BELL; COULL, 1980; REISE, 1985; WATZIN, 1986). Entre os organismos da meiofauna temporários e permanentes da mesma classe de tamanho há um grau elevado de interações, como a competição por alimento, que provavelmente têm continuamente um impacto na estrutura das relações entre macro e meiobentos.

Woodward et al. (2005) interpretaram as disparidades de tamanho no bentos sob os aspectos tróficos. Eles sugeriram que os grupos de diferentes tamanhos representam subcadeias tróficas relativamente independentes, com um grau de conexão relativamente baixo. Dentro desses diferentes compartimentos, os de espectros de maior dimensão são mais severamente afetados por perturbações ambientais; um conceito confirmado pelas reações diferentes de macro- e meio bentos (ALONGI, 1985).

Embora os fatores que regem o padrão de espectros de tamanho em assembleias bentônicas sejam contraditórios ou obscuros e aparentemente diversos em ecossistemas diferentes, o parâmetro direto de tamanho parece ter um significado ecológico além da simples definição biológica do delineamento de tamanho do meiobentos. As análises do espectro de tamanho, portanto, encontraram um uso crescente em estudos bentônicos sobre o fluxo de energia através do sistema.

### Tempo de Geração

O número anual de gerações da meiofauna é difícil de obter a partir de dados de campo. Gerlach (1971) estimou cerca de três gerações para os Nematoda por ano, enquanto Heip et al. (1985a) consideraram entre 5-15 gerações anuais (Tabela 3). Para nematoides associados à *Sargassum*, Kito (1982) observou 60 gerações anuais e para populações de areias finas do Mar do Norte o número foi de 20. O estudo de Vranken e Heip (1986) mostrou que o tempo de geração em campo de *Monhystera disjuncta* (Nematoda) variou entre 9 e 52 dias, dependendo da temperatura. Em cultura de laboratório a espécie alcançou até 23 gerações por ano. Essa alta variabilidade no tempo de geração dentro de uma mesma espécie sinaliza as limitações de uso de um valor representativo para Nematoda e, possivelmente, para a maioria dos organismos da meiofauna. Isso questionaria a relação log-linear entre o peso e o índice de P/B (produção dividida pela biomassa por unidade de tempo (BENKE; HURYN, 2007) dada por Heip (1982a). O copépode harpacticoide *Parastenhelia megarostrum* teve sete gerações anuais (HICKS, 1985) e Fleeger (1979) reportou 12 gerações por ano para *Microarthridion littorale*, nove para *Enhydosoma propinquum* e cinco para *Stenhelia bifida*.

**Tabela 3:** Número anual de gerações para algumas espécies comuns de Nematoda

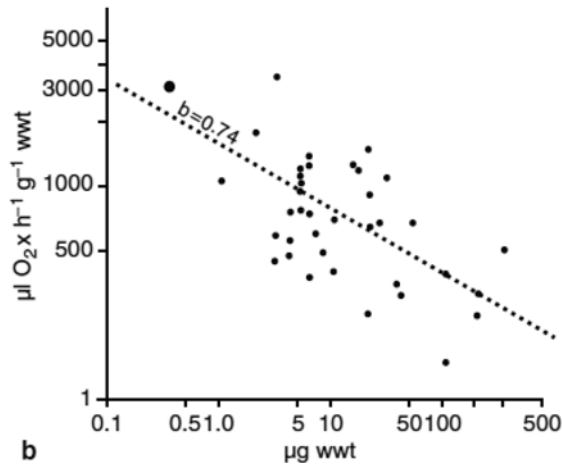
Taxon	Gerações
<i>Oncholaimus oxyuris</i>	1,6
<i>Monhystrella parelegontula</i>	5
<i>Rhabditis marina</i>	10
<i>Chromadorina germânica</i>	13
<i>Monhystera denticulata</i>	15
<i>Diplolaimelloides brucei</i>	17

Fonte: Heip et al. (1985a)

### Respiração

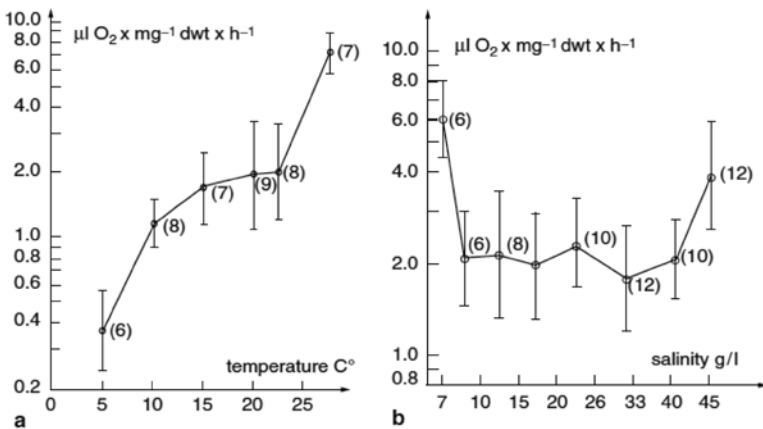
Taxas de respiração são frequentemente a base para o cálculo da produção. Tanto quanto a biomassa e o tempo de geração estão inter-relacionados, também existe uma proporcionalidade entre o peso e a taxa de respiração (PETERS, 1983).

Calculada por unidade de massa, a respiração é geralmente inversamente relacionada com a massa corporal total do animal (Figura 3). Por causa das divergentes massas corporais em animais meiobentônicos, as taxas de respiração de diversos meiobentônicos variam em diferentes ordens de magnitude (VERNBERG; COULL, 1974). Enquanto o ciliado intersticial *Tracheloraphis* consome em média 4.500  $\mu\text{l O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ ww}$ , valores correspondentes para a meiofauna foram estimados em torno de 1.500  $\mu\text{l}$  (GERLACH, 1971).



**Figura 3:** Relação de respiração (a 20 °C) para peso corporal, enfatizando dados de meiofauna. Círculo maior à esquerda: o ciliado *Tracheloraphis*

Devido a divergentes massas corporais em animais meiobentônicos, as taxas de respiração de vários grupos meiobentônicos variam em várias ordens de magnitude (Figura 4a e b) (VERNBERG; COULL, 1974). Enquanto o consumo de oxigênio por típicos meiobentos varia entre 1 e 10  $\mu\text{l O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ wwt}$ , o ciliado intersticial *Tracheloraphis* consome claramente mais oxigênio confirmando, assim, a relação inversa de tamanho/respiração (Tabela 4).



**Figura 4 a e b:** Respiração de *Delocheirocalis remanei* (Mystacocarida, Crustácea) sob várias temperaturas (a) e salinidades (b)

Fonte: Lassère e Renaud-Mornant ( 1971)

**Tabela 4:** Taxa de respiração ( $\mu\text{l O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ dwt h}^{-1}$ ) calculada para vários grupos meiobentônicos

<b>Táxon ou grupo ecológico</b>	<b>Taxa de respiração</b>
<b>Nematoda</b>	
Comedores de depósitos não seletivos	1,77
Comedores de epistrato	2,56
Onívoros e predadores	3,78
<b>Ostracoda</b>	
<i>Cyprideis torosa</i>	1,78
<b>Harpacticoida</b>	
<i>Camuella perplexa</i>	3,72
<i>Mesochra lilljeborgi</i>	10,47
<i>Tachidius discipes</i>	12,59

Fonte: Herman et al. (1985)

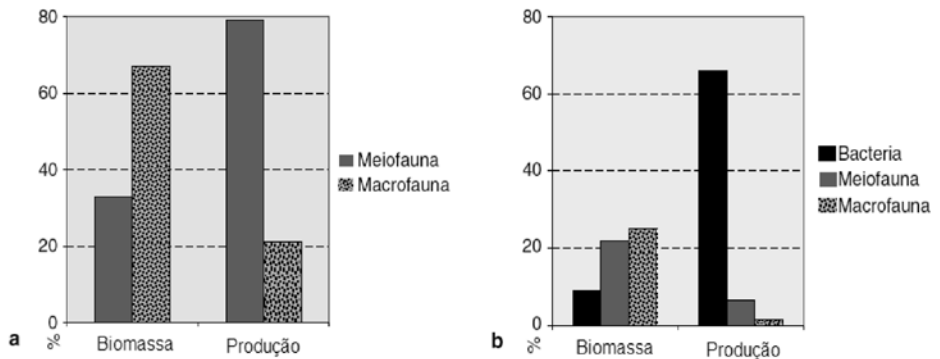
Para o grupo Nematoda, Wieser et al. (1974) encontraram uma relação entre o consumo de oxigênio e os hábitos tróficos e discutiram uma proporcionalidade entre a taxa de respiração e tamanho da cavidade bucal: os comedores de epistrato (cavidade bucal estreita) consumiram menos oxigênio do que os predadores (cavidade bucal larga). A relação proporcional entre o tamanho do corpo e a taxa de respiração foi atribuída a diferentes zonas de hábitat por Tita et al. (1999). Os nematoides mais pesados de praias com sedimentos lamosos (biomassa média individual de 0,8 mg de peso seco) consumiram mais oxigênio do que os nematoides menores da zona entremarés de praias arenosas (biomassa média individual de 0,4 mg de peso seco).

A mais avançada técnica de microrrespiração permite medições exatas e não invasivas em escala de minutos e é baseada em equipamentos com pontas fluorogênicas (MOODLEY et al., 2008). Todas as técnicas de medição de respiração são metodologicamente dificultadas por problemas de baixa reprodutibilidade e requerem cuidadosa calibração e confirmação através de replicagem.

#### *Comparação energética – meiofauna x macrofauna*

Em comparação com a macrofauna, a meiofauna geralmente tem um baixo estoque de biomassa. No entanto, mesmo em planícies de maré e no sublitoral raso, onde a macrofauna é relativamente abundante, o tempo de renovação mais curto da meiofauna gera uma alta produção que muitas vezes supera a da macrofauna (Figura 5). Em praias arenosas, a meiofauna é ainda mais claramente favorecida. Na parte superior do mesolitoral de uma praia e em estuários, a contribuição da meiofauna mais microorganismos para o metabolismo total pode chegar a 97% (GIERE, 2009). Em contraste, em córregos de água doce, a contribuição dos organismos metazoários meiobentônicos à biomassa e produção é bastante reduzida (HAKENKAMP; MORIN, 2000) e a pressão

de predação exercida pelos organismos macrobentônicos sobre os meiobentônicos é baixa (SCHMID-ARAYA; SCHMID, 2000).



**Figura 5:** Comparação entre bactéria, meiofauna e macrofauna em termos de biomassa e produção. a – Região de mesolitoral de praia de areia de silte, Canadá. b – Cálculos generalizados de vários conjuntos de dados

Fontes: a – Schwinghamer et al. (1986); b – Warwick et al. (1979)

Cálculos da meiofauna (com dominância de Nematoda e Copepoda Harpacticoida) indicaram que esses organismos consomem o dobro da quantidade de carbono e produzem quatro vezes mais do que a macrofauna no mesmo ambiente, mesmo a meiofauna sendo constituída com apenas metade da biomassa da macrofauna (WARWICK et al., 1979). Nematoides têm uma taxa de renovação que é 21 vezes maior que a do macrobentos no mesmo biótopo (WARWICK et al., 1979). Para uma média de biótopos marinhos bentônicos, tem sido generalizado que o meiobentos produz entre 10 e 25% da provisão total da energia e o microbentos (protozoários e microalgas) acrescenta pelo menos a mesma proporção, enquanto o macrobentos desempenha um papel energético secundário (SCHWINGHAMER et al., 1986). A produção e o fluxo de energia são dominados por meiobentos e microbentos, enquanto o armazenamento de energia é uma característica do crescimento mais lento do macrobentos.

As comunidades de meiofauna são adequadas para avaliações de eficiência trófica devido a algumas características: (1) os ciclos de vida se passam inteiramente no sedimento (ou seja, falta de dispersão pelágica de espécies); (2) sua produção não é mascarada por entradas alóctones; (3) eles respondem prontamente a todas as diferentes fontes de matéria orgânica e estão estreitamente associados aos insumos de produção primária; (4) exibem densidades elevadas, altas taxas de renovação e altos valores de produção secundária (muitas vezes maiores do que a produção da macrofauna), assim

desempenhando um papel importante nos fluxos de energia bentônicos (DANOVARO et al., 2002).

### *Distúrbio e recolonização*

De acordo com a hipótese ecológica do distúrbio intermediário (HUSTON, 1979), as perturbações podem enriquecer, empobrecer ou devastar as assembleias da meiofauna e sua diversidade. Dependendo de sua intensidade e frequência, os distúrbios podem criar um mosaico composto de diferentes manchas de fauna dependendo do estado da fauna anterior e sua capacidade de recuperar e recolonizar.

Em um processo sucessional, após uma grave devastação da meiofauna, as primeiras fases de recolonização avançam rapidamente como evidenciado em experimentos de colonização (DE TROCH et al., 2005b; FONSECA-GENEVOIS et al., 2006). À medida que o conjunto de nichos ecológicos tem maior ocupação, esse processo gradual desacelera. Uma vez que a disponibilidade de nichos se torna continuamente mais restrita, uma maior especialização é necessária para colonizar com sucesso em uma fase posterior. Assim, a estrutura da assembleia de meiobentos se alterará de uma r-selecionada para uma mais K-selecionada (GIERE, 2009). Como resultado, a recolonização da assembleia de meiofauna será, em um primeiro momento, relativamente pobre e com baixa diversidade.

Dentro de uma variedade de maneiras diferentes de reagir dos grupos da meiofauna, os Copepoda Harpacticoida, apesar de sua sensibilidade geral, são os de recuperação mais rápida devido a sua emergência ativa (ATILLA, 2003; DE TROCH et al., 2005b). Estes são capazes de emergir ativamente do sedimento em direção à coluna de água e, desta forma, aumentam suas chances de serem carregados para novas áreas. Mas essas características gerais, que corroboram a teoria de biogeografia de ilhas, também dependem do grau de maturidade e complexidade das associações dos vizinhos doadores de espécies; se são dominados por oportunistas generalistas ou especialistas (AZOVSKY, 1988). Neste contexto, isolamento em pequenas lagoas ou massas de águas costeiras pode ser de relevância estrutural para as comunidades de meiofauna (PETERS et al., 2007). Em longo prazo, isso pode conduzir à deriva genética das populações (PETERS et al., 2007).

A recolonização da meiofauna após defaunação de uma área é, em um grau considerável, também questão de oportunidade, influenciada por acontecimentos imprevisíveis tais como tempestades, padrões reprodutivos específicos predominantes na área e condições tróficas e sazonais. Esses fatores, muitas vezes acidentais, tornam a escala temporal de recuperação após um evento perturbador difícil de determinar. A composição da meiofauna estabelecida nunca será exatamente idêntica ao *status quo* anterior, embora os traços estruturais possam se tornar previsíveis (RHOADS; YOUNG,

1970).

Em larga escala, perturbações de origem antropogênica, como por exemplo, as forças erosivas devido a alterações climáticas extremas, a intensa pesca de arrasto e crescentes construções em áreas litorâneas, possuem um efeito cada vez mais drástico sobre os habitats da meiofauna. Porém, estudos de campo e de mesocosmos têm mostrado que a meiofauna parece se recuperar mais rapidamente de distúrbios intensivos do que a macrofauna (SCHRATZBERGER et al., 2006; BOLAM et al., 2006). Em substratos recentemente disponibilizados, a recolonização depende, não somente, da estrutura dos sedimentos, mas também da capacidade de dispersão e potencial reprodutivo de cada táxon (SCHRATZBERGER et al., 2006).

#### *A posição da meiofauna no ecossistema bentônico*

As ligações entre os compartimentos da fauna nos ecossistemas são geralmente ilustradas pelos diagramas de fluxo de energia. As avaliações do papel da meiofauna nesses diagramas, no entanto, são dificultadas pela falta de informações ecológicas sobre muitos grupos meiobentônicos. Os dados sobre o ciclo de vida e as exigências tróficas não podem ser generalizados, uma vez que são obtidos a partir de apenas algumas espécies. Generalizações para todos os grupos da meiofauna implicam um elevado grau de imprecisão. A base nutricional de uma comunidade faunal ou o valor trófico de um sedimento, obtido a partir de medições de nutrientes (por exemplo, carbono orgânico total e nitrogênio) não pode dar uma estimativa suficientemente diferenciada devido à especificidade trófica e flexibilidade trófica de muitos grupos da meiofauna.

Uma ferramenta moderna utilizada para avaliar a transferência de energia através da meiofauna é a aplicação de marcadores fluorescentes para itens alimentares potenciais e posteriores análises do conteúdo gástrico (FELLER, 2006). A composição específica dos ácidos graxos na meiofauna, a assinatura de ácidos graxos, é outro componente que está sendo cada vez mais usado para revelar e quantificar o fluxo e o consumo de alimentos em organismos meiobentônicos. Diferentes itens alimentares (diatomáceas, bactérias, protistas) têm diferentes estruturas de ácidos graxos. Essas estruturas de ácidos graxos podem servir, não apenas como indicadores qualitativos, mas também como determinantes quantitativos da composição da dieta (LEDUC, 2009).

Medições do quociente isotrópico permitem o rastreamento e até mesmo a quantificação do caminho da energia trófica. Em invertebrados, a cada transferência de um nível trófico para o próximo a assinatura isotópica será enriquecida (DENIRO; EPSTEIN, 1981). Como exemplo, o estudo de Franco et al. (2008) mostrou que copépodes do Mar do Norte se alimentam de uma quantidade considerável de bactérias quimioautotróficas. Além disso, as técnicas que utilizam alimentos marcados (por exemplo, com  $^{13}\text{C}$ ) podem indicar as cascatas tróficas no ambiente natural (VAN

OEVELEN et al., 2006a, b), e podem até mesmo distinguir entre o meiobentos em camadas diferentes de sedimentos. Os nematoides no sedimento superficial preferiram detritos recém-depositados, enquanto que os das camadas mais profundas do sedimento preferiram se alimentar com material mais antigo (VAN OEVELEN et al., 2006a, b). Os nematoides de uma planície lamosa de maré estudada por Riera et al. (1996) preferiram microfítobentos a partículas sedimentadas, mas em outra planície lamosa, isótopos de C e N indicaram que nematoides e copépodes harpacticoides ingeriram mais detritos do que microfítobentos (COUCH, 1989).

A seletividade nutricional, uma característica de muitos organismos da meiofauna, é uma das que mais diferem mesmo entre espécies intimamente relacionadas. Essa seletividade pode modificar os valores médios de consumo da meiofauna tanto em escala local quanto temporal. O estudo de De Mesel et al. (2004) realizado em microcosmos testando as preferências alimentares de várias espécies de Nematoda da ordem Monhysterida, resultou em uma captação de alimentos diferentes do que quando foram testadas cada espécie isoladamente. A seletividade e a flexibilidade tróficas são vantajosas a partir de uma perspectiva evolucionária, uma vez que podem impedir a concorrência interespecífica por presas.

## **Conclusões**

A meiofauna desempenha um importante papel no sistema bentônico, sendo um grupo-chave nas interações tróficas em tal sistema.

A abundância, diversidade e distribuição da meiofauna dependem de fatores abióticos como temperatura, salinidade e hidrodinamismo e de fatores bióticos como predação e competição, estes serão determinantes para a estrutura da comunidade meiobentônica.

As habilidades da meiofauna em responder rapidamente a estresses ambientais a tornam uma importante ferramenta para a avaliação de qualidade ambiental.

Estudos mais aprofundados, principalmente, sobre a história de vida dos organismos da meiofauna são importantes para uma melhor compreensão de sua função ecológica no ambiente marinho.

## **Referências**

ALONGI, D.M. Effects of physical disturbance on population dynamics and trophic interactions among microbes and meiofauna. *J. Mar. Res.*, v. 43, p. 351–364, 1985.

ANKAR, S.; ELMGREN, R. The benthic macro- and meiofauna of the Askö – Landsort area (Northern Baltic proper). A stratified random sampling survey. *Contrib Askö Lab Univ Stockolm*, v.11, p. 115, 1976.



ATILLA, N. et al. Abundance and colonization potential of artificial hard substrate-associated meiofauna. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., v. 287, p. 273–287, 2003.

AZOVSKY, A.I. Colonization of sand "islands" by psammophilous ciliates: the effect of microhabitat size and stage of succession. Oikos, v. 51, p. 48-56, 1988.

BAGULEY, J.G. et al. A semi-automated digital microphotographic approach to measure meiofaunal biomass. Limnol. Oceanogr. Methods., v. 2, p. 181–190, 2004.

BELL, S.S.; COULL, B.C. Experimental evidence for a model of juvenile macrofauna-meiofauna interactions. In: TENORE, K.R., COULL, B.C. (eds) Marine benthic dynamics. Columbia, SC: University of South Carolina Press, 1980. p. 179-192 (Belle W. Baruch Libr. Mar. Sci. vol 11).

BENKE, A. C.; HURYRN, A. D. Secondary production of Macroinvertebrates. In: Hauer, F. R., Lamberti, G. A. (Eds.). Methods in stream ecology. 2nd Edition. Indiana, USA: University of Notre Dame, 2007. p. 896..

BOLAM, S.G. et al. Macro- and meiofaunal recolonisation of dredged material used for habitat enhancement: temporal patterns in community development. Mar. Pollut. Bull., v. 52, p. 1746–1755, 2006.

BOUCHER, G.; LAMBSHEAD, P.J.D. Ecological biodiversity of marine nematodes in samples from temperate, tropical and deep-sea regions. Conserv. Biol., v. 9, p. 1594–1604. 1995.

CLARKE, K.R.; WARWICK, R.M. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. Mar. Ecol. Prog. Ser., v. 216, p. 265–278, 2001b.

COUCH, C.A. Carbon and nitrogen stable isotopes of meiobenthos and their food resources. Estuar. Coast. Shelf. Sci., v. 28, p. 433–442, 1989.

COULL, B.C. Role of meiofauna in estuarine soft-bottom habitats. Austral. J. Ecol., v. 24, p. 327–343, 1999.

COULL, B.C. Ecology of the marine meiofauna. In: HIGGINS, R.P., THIEL, H. (eds). Introduction to the study of meiofauna. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press, 1988. p. 18-38.

DANOVARO, R. et al. Meiofaunal production and energy transfer efficiency in a seagrass bed (*Posidonia oceanica*) of the Western Mediterranean. Mar. Ecol. Prog. Ser., v. 234, p. 95–104, 2002.

DE MESEL, I. et al. Topdown impact of bacterivorous nematodes on the bacterial community: a microcosm study. Environ. Microbiol., v. 6, p. 733–744, 2004.

DE TROCH, M. et al. A field colonization experiment with meiofauna and seagrass mimics: effect of time, distance and leaf surface area. Mar. Biol., v. 148, p. 73–86, 2005.

DE TROCH, M. et al. Effect of habitat fragmentation on meiofauna: colonization experiments in a mexican seagrass bed. In: INTERNATIONAL MEIOFAUNA CONFERENCE, 12., 2004, Ravenna, Itália. Resumos... .88p.

DENIRO, M.J.; EPSTEIN, S.S. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. Geochim. Cosmochim. Acta., v. 45, p. 341–351, 1981.

FLEEGER, J. W. Population dynamics of three estuarine meiobenthic harpacticoids (Copepoda) from South Carolina. Mar. Biol., v. 52, p. 147–156, 1979.

FELLER, R.J. Weak meiofaunal trophic linkages in *Crangon crangon* and *Carcinus maenas*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., v. 330, p. 274–283, 2006.

FONSECA-GENEVOIS, V. et al. Colonization and early succession on artificial hard substrata by meiofauna. Mar. Biol., v. 148, p.1039 –1050, 2006.

FRANCO, M.A. et al. Density, vertical distribution and trophic responses of metazoan meiobenthos to phytoplankton deposition in contrasting sediment types. Mar. Ecol. Prog. Ser., v. 358, p. 51–62, 2008.

GERLACH, S.A. On the importance of marine meiofauna for benthos communities. Oecologia (Berl.), v. 6, p. 176–190, 1971.

GIERE, O. Meiobenthology: the Microscopic Fauna in Aquatic Sediments. 2nd Ed. Berlin: Springer-Verlag, 2009. 527p.

GOURBALT, N. et al. A survey of intertidal meiobenthos (especially Nematoda) in coral sandy beaches of Moorea (French Polynesia). Bulletin of Marine Science, v. 52, n.2, p.

476-488, 1998.

GRAY, J.S. The structure of meiofauna communities. Sarsia, v. 64, p. 265-272, 1978.

HAKENKAMP, C.C.; MORIN, A. The importance of meiofauna to lotic ecosystem functioning. Freshw. Biol., v. 44, p. 165-175, 2000.

HEIP, C. et al. The productivity of marine meiobenthos. Acad. Analecta., Kl. Wetensch., v. 44, p. 1-20, 1982.

HEIP, C. et al. The ecology of marine nematodes. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., v. 23, p. 399-489, 1985.

HERMAN, P.M.J.; HEIP, C. On the use of meiofauna in ecological monitoring: Who needs taxonomy? Mar. Poll. Bull., v. 19, p. 665-668, 1988.

HERMAN, R. et al. Meiofauna of the Belgian coastal waters: spatial and temporal variability and productivity. In: HEIP, C.; POLK, P. (eds). Biological process and translocations. Concerted actions in oceanography. Belgium Ministry of Scientific Policy, Brussels, 1985. p. 41- 63.

HICKS, G.R.F. Meiofauna associated with rocky shore algae. In: MOORE, P.G., SEED, R. (eds). The ecology of rocky coasts. London: Hodder and Stoughton. p. 36-64.

HUSTON, M. A general hypothesis of species diversity. Am. Nat., v. 113, p. 81-101, 1979.

KITO, K. Phytal marine nematode assemble on *Sargassum confusum* Agardh with reference to the structure and seasonal fluctuations. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool., v. 23, n.1, p. 143-161, 1982.

LAMBSHEAD, P.J.D.; BOUCHER, G. Marine nematode deep-sea biodiversity—hyperdiversity or hype? J. Biogeogr., v. 30, p. 475-485, 2003.

LEDUC, D. Description of *Oncholaimus moanae* sp. nov. (Nematoda: Oncholaimidae), with notes on feeding ecology based on isotopic and fatty acid composition. J. Mar. Biol. Ass. UK., v. 89, n.2, p. 337-344, 2009.

LI, J. et al. Monitoring meiobenthos using cm-, m- and km- scales in the Southern Bight of the North Sea. Mar. Env. Res., v. 43, n.4, p. 265-278, 1997.

MARE, M.F. A study of marine benthic community with special reference to the microorganisms. J. Mar. Biol. Ass. U.K., v. 25, p. 517-554, 1942.

MCINTYRE, A.D. Ecology of marine meiobenthos. Biol. Rev., v. 44, p. 245-290, 1969.

MOENS, T., VINCX, M. On the cultivation of free-living marine and estuarine nematodes. J. Mar. Biol. Ass. U.K., v. 77, p. 211-227, 1998.

MOODLEY, L. et al. Biomass-specific respiration rates of benthic meiofauna: demonstrating a novel oxygen micro-respiration system. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., v. 357, p. 41-47, 2008.

PETERS, L. et al. Epilithic communities in a lake littoral zone: the role of water-column transport and habitat development for dispersal and colonization of meiofauna. J. N. Am. Benthol. Soc., v. 26, p. 232-243, 2007.

PETERS, R.H. Ecological implications of body size. Cambridge: Cambridge University Press, 1983. 329 p.

POLLOCK, L.W. Ecology of intertidal meiobenthos. Smith. Contr. Zool., v. 76, p. 141-148, 1971.

REISE, K. Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. Ecol. Stud. 54. New York: Springer; Berlin: Heidelberg, 1985. 191 p.

REMMERT, H. Ökologie. Ein Lehrbuch. 5th edn. New York: Springer; Berlin: Heidelberg, 1992. 363 p.

RHOADS, D.C.; YOUNG, D.K. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. J. Mar. Res., v. 28, p. 150-178, 1970.

RIERA, P. et al. Food source of intertidal nematodes in the Bay of Marennes-Oléron (France), as determined by dual stable isotope analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser., v. 142, p. 303-309, 1996.

ROSE, A. et al. A method for comparing within-core alpha diversity values from repeated multicorer samplings, shown for abyssal Harpacticoida (Crustacea: Copepoda) from the Angola Basin. Organ. Divers. Evolut., v. 5, p. 3–17, 2005.

SCHMID-ARAYA, J.M.; SCHMID, P.E. Trophic relationships: integrating meiofauna into a realistic benthic food web. Freshw. Biol., v. 44, p. 149–163, 2000.

SCHRATZBERGER, M. et al. Differential response of nematode colonist communities to the intertidal placements of dredged material. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., v. 334, p. 244–255, 2006.

SCHRATZBERGER, M. et al. Impacts of trawling on the diversity, biomass and structure of meiofauna assemblages. Mar. Biol., v. 140, p. 83–93, 2002a.

SCHWINGHAMER, P. Characteristic size distributions of integral benthic communities. Can. J. Fish. Aquat. Sci., v. 38, p. 1255–1263, 1981a.

SCHWINGHAMER, P. Generating ecological hypotheses from biomass spectra using causal analysis: a benthic example. Mar. Ecol. Prog. Ser., v. 13, p. 151–166, 1983.

SCHWINGHAMER, P. et al. Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. Mar. Ecol. Prog. Ser., v. 31, p. 131–142, 1986.

SIKORA, J.P. et al. Significance of ATP, carbon and caloric content of meiobenthic nematodes in partitioning benthic biomass. Mar. Biol., v. 44, p. 7–14, 1977.

TENORE, K.R. et al. Effect of meiofauna in incorporation of aged eelgrass, *Zostera marinha*, detritus by the polychaete *Nephtys incisa*. J. Fish Res. Bd. Can., v. 34, p. 563–567, 1977.

TIETJEN, J.H. Abundance and biomass of metazoan meiobenthos in the deep-sea. In: ROWE, G.T., PARIENTE, V. (eds) Deep-sea food chains and the global cycle. Leiden: Kluwer, 1992. p. 45–62.

TITA, G. et al. Size spectra, body width and morphotypes of intertidal nematodes: an ecological interpretation. J. Mar. Biol. Ass. UK., v. 79, p. 1007–1015, 1999.

UDALOV, A.A. et al. Depth-related pattern in nematode size: What does depth itself

really mean? Prog. Oceanogr., v. 67, p. 1–23, 2005.

UNDERWOOD, A.J.; CHAPMAN, M.G. Design and analysis in benthic surveys. In: ELEFThERIOU, A., MCINTYRE, A. (eds). Methods for the study of marine benthos. Oxford: Blackwell, 2005. p. 1–42.

VAN OEVELEN, D. et al. The fate of bacterial carbon in an intertidal sediment: modeling an in situ isotope tracer experiment. Limnol. Oceanogr., v. 51, p. 1302–1314, 2006a.

VAN OEVELEN, D. et al. The trophic significance of bacterial carbon in a marine intertidal sediment: results of an in situ stable isotope labeling study. Limnol. Oceanogr., v. 51, p. 2349–2359, 2006b.

VERNBERG, W.B.; COULL, B.C. Respiration of an interstitial ciliate and benthic energy relationships. Oecologia (Berl.), v. 16, p. 259–264, 1974.

VRANKEN, G., HEIP, C. The productivity of marine nematodes. Ophelia, v. 26, p. 429–442, 1986.

VRANKEN, G. et al. Studies of the life-history and energetics of marine and brackish-water nematodes. I. Demography of *Monhystera disjuncta* at different temperature and feeding conditions. Oecologia, v. 77, p. 296–301, 1988.

WARWICK, R.M. Species size distribution in marine benthic communities. Oecologia (Berl.), v. 61, p. 32–41, 1984.

WARWICK, R.M. et al. The effect of disturbance by soldier crabs *Mictyris platycheles* (H. Milne Edwards) on meiobenthic community structure. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., v. 135, p. 19–33, 1990b.

WARWICK, R.M. et al. Species size distributions of benthic and pelagic Metazoa: evidence for Interaction? Mar. Ecol. Prog. Ser., v. 34, p. 63–68, 1986a.

WARWICK, R.M. et al. The integral structure of a benthic infaunal assemblage. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., v. 330, p. 12–18, 2006.

WARWICK, R.M. et al. Effects of the feeding activity of the polychaete *Streblosoma bairdi* (Malmgren) on meiofaunal abundance and community structure. Sarsia, v. 71, p.

11-16, 1986b.

WARWICK, R.M. et al. Secondary production of the benthos in an estuarine environment. In: JEFFRIES, R.L.D.; DAVY, A.J. (eds). Ecological processes in coastal environments. Blackwell, Oxford, p. 429–450, 1979.

WATZIN, M.C. Larval settlement into marine soft-sediment systems: interactions with the meiofauna. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., v. 98, p. 65-113, 1986.

WHITLATCH, R.B.; ZAJAC, R.N. Biotic interactions among estuarine infaunal opportunistic species. Mar. Ecol. Prog. Ser., v. 21, p. 299-311, 1985.

WIESER, W. et al. An ecophysiological study of some meiofauna species inhabiting a sandy beach at Bermuda. Mar. Biol., v. 26, p. 235–248, 1974.

WOODWARD, G. et al. Body size in ecological networks. Trends. Ecol. Evolut., v. 20, p. 402–409, 2005.