

**materia**

Bioloxía dos Fondos Mariños

unidade didáctica 1

## **A fauna intersticial: xeneralidades**

**M<sup>a</sup> Celia Besteiro Rodríguez**

Departamento de Zooloxía e Antropoloxía Física  
Facultade de Veterinaria



VICERREITORÍA DE ESTUDANTES,  
CULTURA E FORMACIÓN CONTINUA





unidade didáctica 1

# **A fauna intersticial: xeneralidades**

M<sup>a</sup> Celia Besteiro Rodríguez  
Departamento de Zooloxía e Antropoloxía Física  
Facultade de Veterinaria



Copyright © Universidade de Santiago de Compostela, 2012

**Deseño**

Unidixital

**Edita**

Vicerreitoría de Estudantes,  
Cultura e Formación Continua  
da Universidade de Santiago de Compostela  
Servizo de Publicacións  
da Universidade de Santiago de Compostela

**Imprime**

Unidixital  
Servizo de Edición Dixital da  
Universidade de Santiago de Compostela  
**Dep. Legal:** C 1141-2012  
**ISBN** 978-84-9887-893-6

ADVERTENCIA LEGAL: reservados todos os dereitos.  
Queda prohibida a duplicación, total ou parcial desta  
obra, en calquera forma ou por calquera medio (elec-  
trónico, mecánico, gravación, fotocopia ou outros) sen  
consentimento expreso por escrito dos editores.

**MATERIA: Bioloxía dos fondos mariños**

**TITULACIÓN: Máster en Biodiversidade e conservación do medio natural**

PROGRAMA XERAL DO CURSO

Localización da presente unidade didáctica

**Módulo I. Os fondos neríticos**

**Módulo II. Os fondos batiais e abisais**

**Módulo III. A fauna intersticial**

**Unidade didáctica 1. Xeneralidades**

Introdución

O medio intersticial e as condicións que ofrece para a fauna

Características biolóxicas

**Unidade didáctica 2. Taxonomía**

**Unidade didáctica 3. Ecoloxía, distribución e evolución**

**Módulo IV. A flora bentónica**



## ÍNDICE

---

<b>Presentación</b> .....	7
<b>Obxectivos</b> .....	8
<b>Metodoloxía docente</b> .....	9
<b>Contidos básicos</b> .....	10
1. Introducción .....	10
2. Os factores físicos do medio .....	11
3. Adaptacións da fauna intersticial ao medio .....	14
3.1. Adaptacións estruturais .....	14
3.2. Adaptacións funcionais .....	24
3.3. Adaptacións etolóxicas .....	30
3.4. Converxencias adaptativas .....	39
<b>Actividades propostas</b> .....	41
<b>Avaliación</b> .....	42
<b>Bibliografía</b> .....	43



## PRESENTACIÓN

---

A presente unidade didáctica enmárcase dentro dos contidos relativos á materia obrigatoria *Biología dos fondos mariños*, de 6 créditos ECTS, que se imparte no segundo semestre do máster en Biodiversidade e conservación do medio natural, do que é responsable o Departamento de Zooloxía e Antropoloxía Física. Dita materia forma parte do módulo de Biología Mariña. Esta unidade didáctica forma parte do ámbito da Zooloxía e pretende facer chegar aos estudantes os principios básicos da configuración do medio intersticial mariño, das condicións que impón para ser habitado e dos animais capaces de instalarse nel desenvolvendo todo ou parte do seu ciclo vital.

Para o estudo da materia non se esixe ningunha formación específica previa, aínda que é recomendable revisar os coñecementos de Zooloxía da Licenciatura ou o Grado.

A materia *Biología dos animais mariños*, no contexto do plano de estudos actual, ten unha duración total de 150 horas: 30 expositivas (teoría), 45 interactivas (saídas ao mar e prácticas de laboratorio) e 5 de titorías personalizadas. Ao módulo dedicado ao estudo da fauna intersticial correspóndenlle 6 horas de teoría, 1 saída ao mar e 1 sesión de laboratorio (aproximadamente 6'5 horas interactivas), sendo imposible deslindar o tempo das titorías personalizadas. O tempo de traballo autónomo do alumnado estímase en 70 horas, para a elaboración dunha memoria que expoña o traballo desenvolvido no mar e no laboratorio.

## **OBXECTIVOS**

---

Ao rematar o desenvolvemento do módulo dedicado ao estudo da fauna intersticial, o alumnado deberá ser capaz de:

- Coñecer a composición faunística, ao nivel de grandes taxons, da fauna intersticial (meiofauna e nanofauna) dun sedimento mariño.
- Entender o papel ecolóxico que desempeña a fauna intersticial (meiofauna e nanofauna) nos ecosistemas mariños.
- Comprender as adaptacións desenvolvidas pola fauna intersticial (meiofauna e nanofauna) para levar a cabo o seu ciclo vital entre os grans de area ou lama que constitúen os sedimentos.
- Manipular adecuadamente mostras de sedimento para o estudo da fauna intersticial (meiofauna e nanofauna) que os habita e escoller os animais dos grans de area ou lodo.
- Identificar de forma superficial (grandes taxons) a fauna obtida das mostras de sedimento.
- Elaborar e tratar os datos conseguidos a partir de mostras de sedimento e discutilos.
- Elaborar un resumo crítico das particulares características que conflúen na fauna intersticial (meiofauna e nanofauna).

## **METODOLOXÍA DOCENTE**

---

O desenvolvemento do módulo e das unidades didácticas estrutúrase en sesións expositivas, sesións interactivas e titorías personalizadas. As sesións expositivas configúranse como clases teóricas, as sesións interactivas como saída ao mar e práctica de laboratorio e as titorías personalizadas dedicaranse a proporcionar a orientación precisa para a elaboración dun traballo, por parte dos estudantes, que profunde nos contidos do módulo.

As clases maxistras consistirán na explicación dos contidos mínimos imprescindibles para comprender a composición faunística da fauna intersticial (meiofauna e nanofauna), as principais adaptacións desenvolvidas para sobrevivir nun medio tan esixente como este, o papel ecolóxico que desenvolve nos ecosistemas e os procesos de manipulación imprescindibles para o seu estudo. A exposición de contidos terá lugar co emprego do encerado e de medios audiovisuais dixitais e irá acompañada de exemplos que faciliten a asimilación dos conceptos.

A saída ao mar e a sesión práctica de laboratorio servirán para a ilustración dos contidos anteriores, recollendo mostras en distintos substratos e traballando con elas, na simulación do desenvolvemento dun traballo de investigación sobre fauna intersticial, no que o alumno recolle mostras de sedimento, fai o seu tratamento (anestesia, separación da fauna) e estuda os exemplares, identificándoos a nivel de grandes taxons. Servirán para que o alumnado adquira habilidades e experiencia práctica, así como os datos necesarios para a elaboración da memoria final.

As titorías permitirán realizar un mellor seguimento do proceso de ensino-aprendizaxe e discutir sobre os aspectos fundamentais da materia, orientando e fomentando o traballo persoal do alumno. Os alumnos contarán con material complementario de traballo e deberán consultar a bibliografía proposta para profundar no estudo da materia.

As horas de traballo presencial na aula deberán ser complementadas ineludiblemente polo traballo autónomo do estudante, nas horas de lectura e estudo individual, así como na elaboración e presentación dun traballo persoal proposto relacionado cos contidos das unidades didácticas. Xa que non se prevé a realización de exames, a elaboración do traballo será individual.

Finalmente, as titorías personalizadas servirán para resolver as dúbidas que ao alumno se lle formulen durante o seu traballo autónomo, sendo tamén unha axuda no seguimento do proceso ensino-aprendizaxe.

## CONTIDOS BÁSICOS

---

### 1. Introducción

Os sedimentos que constitúen as praias, as enseadas lodosas, o fondo dos mares e o leito dos ríos e os lagos están constituídos, na meirande parte, por un conxunto de materiais inorgánicos, en forma de grans de diferentes tamaños, entre os que se encontran partículas orgánicas de distinta orixe e en variadas proporcións. Estes grans están en contacto uns cos outros e, entre as súas superficies, prodúcense uns pequenos ocos ou espazos, coñecidos como «intersticios» que están ocupados por auga ou por aire, en distintas proporcións, segundo os sedimentos estean somerxidos ou emerxidos. Estes espazos, así mesmo, poden ser habitados por distintos seres vivos, que desenvolven neles as súas funcións vitais. Este conxunto de espazos esixe dos animais unha serie de adaptacións morfolóxicas, funcionais e etolóxicas importantes para sobrevivir neste ambiente.

O tamaño dos grans e as proporcións en que estes se atopan nun sedimento (granulometría) constitúen un dos factores físicos máis importantes neste hábitat; os grans máis pequenos poden encher en distinta medida os espazos e chegar incluso a colmatalos competindo, así, cos animais, que se ven desprazados fora do sedimento. Así mesmo, a cantidade de auga que flúe entre os grans e a velocidade á que o fai (porosidade e permeabilidade) resultan de vital importancia, pois provocan a renovación da auga nos espazos e proporcionanlles aos animais osíxeno e alimento, ao tempo que retiran o anhídrido carbónico e os refugallos do metabolismo e da dixestión, liberados na auga polos animais. Esta circulación de auga pódese ver dificultada pola presenza de grans de sedimento moi pequenos, mesturados con outros de maior tamaño. A axitación mecánica da area desempeña un papel limitante na poboación do mesopsammon, sobre todo cando é violenta e continuada, aínda que o espazo e máis o osíxeno son os dous factores limitantes máis importantes.

O conxunto de animais que habitan neste medio natural (medio intersticial) coñécese como «fauna intersticial» e o seu descubrimento non se produciu ata principios de século XX. Algúns autores cualifican estes animais de «liliputienses»; unha boa definición para referirse a esta fauna é a seguinte: un animal leva un modo de vida intersticial cando o seu tamaño lle permite aloxarse nun intersticio, cando se alimenta de partículas en suspensión na auga ou fixas aos grans, cando se reproduce na area...; os seus movementos entre os grans non deben ocasionar modificacións na disposición do sedimento. En definitiva, estes animais levan a cabo todas as funcións vitais (nacen, medran, reproducense e morren) nos espazos formados entre os grans da area (Figura 1). Esta definición, de moita precisión e beleza biolóxica, resulta moi difícil de aplicar no traballo práctico, de xeito que se fala máis ben de «meiofauna» para referirse á maior parte desta fauna. Considéranse como tal os animais de dimensións comprendidas entre 0'1 e 2'0 mm, ou ben aqueles que non son capaces de atravesar un filtro cunha luz de malla de 63  $\mu$ , aínda que pasan a través de luces de malla de 0'5 mm. Así mesmo, establecendo certa contraposición

coa definición anterior (meiofauna e fauna intersticial non son exactamente o mesmo), algúns autores distinguen entre meiofauna permanente e meiofauna temporal. A primeira refírese aos animais que cumpren as condicións precisadas anteriormente; a segunda, a todos aqueles que pasan nos intersticios as primeiras fases dos seus ciclos vitais, en particular larvas e xuvenís, mentres ca fase adulta transcorre noutros medios (nas rochas, entre algas, etc.) en lugares non afastados dos sedimentos.



*Figura 1.- Caecum glabrum, un molusco prosobranquio de pequeno tamaño, ben adaptado á vida intersticial, móvese sobre os grans de area do sedimento desprazándose sobre o pé (Besteiro e R.Babío, 2002)*

É comprensible que, para sobrevivir nun labirinto tridimensional como o que forman os espazos entre os grans de area, os animais deben presentar un conxunto de adaptacións especiais, que explicaremos polo miúdo a seguir. Estas adaptacións afectan de diferente xeito aos animais e dan lugar neles a distintas maneiras de afrontar os seus problemas vitais; isto repercute sobre a súa forma extena, funcionamento dalgúns órganos, alimentación, modo de locomoción, reprodución e moitos outros aspectos. A organización interna do corpo, o seu funcionamento e o modo de vida de moitos destes animais coñécense xa co suficiente detalle como para poñer de manifesto importantes novidades zoolóxicas.

## **2. Os factores físicos do medio**

Os dous constituíntes do medio intersticial son: o sedimento, que non é un auténtico substrato, pero delimita o biótomo e a auga, que é o soporte da biocenose.

A constitución mineralóxica dos sedimentos mariños é extremadamente variable e depende da estrutura xeolóxica do terreo circundante. Os grans de area teñen unha influencia directa sobre a poboación do medio, polos intersticios que determinan. As dimensións destes intersticios son proporcionais ao tamaño dos grans, pero dependen tamén do estado de aglomeración destes. A maior dureza do sedimento

conduce a unha redución das dimensións dos intersticios, por unha aglomeración máxima dos grans, uns a carón dos outros.

O tamaño dos grans de area define o espazo e delimita o límite máximo de tamaño que poden alcanzar os organismos. Así mesmo, pode determinar outros factores ecolóxicos, como a porosidade, a retención de elementos finos, o contido en osíxeno disolvido, etc. Así por exemplo, na zona intermareal, o tamaño de gran afecta á capacidade do sedimento para reter auga durante o período de marea baixa: a auga capilar nunha praia pode variar considerablemente durante a emersión e deste xeito reducir o espazo habitable polos organismos intersticiais a unha fina película de auga arredor dos grans de area. Para os animais intersticiais non escavadores, os grans que constitúen o sedimento son de dous tipos: uns determinan intersticios o suficientemente grandes para permitir os desprazamentos do animal e os outros obturan ditos intersticios.

A forma dos grans depende fundamentalmente de dous factores: a súa composición mineral e o seu grao de desgaste que, a súa vez, varía co tamaño e a idade dos mesmos.

A composición granulométrica do sedimento é responsable dun compoñente xeométrico que está en relación co movemento dos organismos entre os grans; así, encontrouse que as formas de maior tamaño, polo xeral menos móbiles, habitan con preferencia as areas máis grosas, en tanto que as formas máis pequenas e áxiles se encontran con preferencia nas areas máis finas.

O enlodamento defínese como a porcentaxe en peso da fracción fina inferior a  $50\ \mu$  con relación á mostra total. Esta fracción fina pode invadir os intersticios e, no límite, colmatalos, o que sucede nas zonas de baixo hidrodinamismo: pola contra, é débil ou ausente nas zonas con fortes lavados hidrodinámicos. O contido en lodo dun sedimento, polo tanto, pode utilizarse como un parámetro para valorar o hidrodinamismo do medio.

A materia orgánica nos sedimentos pode estar constituída por organismos vivos ou por detritos. A deposición destes é maior nas áreas sometidas a movementos de auga lixeiros e, polo tanto, onde se atopa unha maior porcentaxe de elementos finos. Tanto os elementos finos como os detritos orgánicos poden supor, cando se encontran en grande cantidade, un factor limitante para a fauna, pois poden colmatar os espazos, non deixando libres os ocios onde se instalarían os animais.

A auga é o verdadeiro soporte da biocenose. Varios son os factores cuxas variacións teñen unha grande influencia sobre a fauna, entre os que se encontran: a temperatura, a salinidade, a circulación da auga e o contido do sedimento en lodo, en materia orgánica, en osíxeno e en sales disolvidas.

A temperatura sofre variacións estacionais, especialmente acusadas nas areas mariñas sometidas ao balance intermareal, onde a súa variación nos primeiros centímetros da area pode ter, sobre todo en verán, unha grande amplitude; esta variación, non obstante, depende tamén da cantidade de nubosidade e do vento. As variacións de temperatura na zona sublitoral son menos marcadas. En xeral as variacións, tanto diúrnas como anuais, son máis extremas nas capas superiores do sedimento e diminúen rapidamente cara ás capas máis profundas.

Prodúcense tamén, ao longo do ano, variacións da salinidade, máis acusadas na zona intermareal. O efecto da emersión, da choiva e das achegas continentais producen nela un descenso, tendo lugar lixeiros aumentos só como consecuencia da evaporación en períodos de temperatura alta, nomeadamente no verán. Como xa citamos para a temperatura, as súas variacións son moito máis suaves nas zonas sublitorais, é dicir, a medida que aumenta a profundidade; debido a esta circunstancia, boa parte dos animais son eurihalinos.

Os fenómenos de interface son considerables nas áreas, onde xogan un importante papel. Os constituíntes iónicos das sales disolvidas na auga de mar son retidos polas superficies dos grans nunha proporción bastante alta (o contido salino dos espazos lacunares é aproximadamente un 25% máis elevado que na auga circundante).

Tense atopado un forte descenso do osíxeno disolvido na auga a medida que nos adentramos en profundidade no sedimento. A partir de investigacións nas augas subterráneas litorais, suponse que o osíxeno disolvido rara vez debe ser un factor limitante para a fauna intersticial; pola contra, outros autores pensan que no caso dunha limitación dos procesos de osixenación que teñen lugar no sedimento, serían poucas as formas que poderían sobrevivir.

Parece moi probable que a proporción dos grans máis pequenos do sedimento regule directamente a concentración de osíxeno na auga intersticial, como unha consecuencia do seu efecto sobre a drenaxe. A dispoñibilidade de osíxeno a favor do medio intersticial depende de dous mecanismos: a difusión a partir do aire ou da auga que está por encima do sedimento e o transporte polas correntes; a difusión será tanto maior canto máis fino é o sedimento, debido ao seu grande contido en auga.

Os movementos da auga no sedimento son debidos a gradientes hidráulicos que poden ser causados polas olas, as mareas e as correntes. A súa magnitude e velocidade están rexidos polo tamaño, disposición, clasificación e forma dos grans do sedimento.

O estudo das características fisicoquímicas dos sedimentos mariños formula o problema do espazo intersticial e do líquido que o ocupa. Este líquido «de imbibición» pode ser considerado como a «fase activa», o «medio de cambio» do sedimento, en termos edafolóxicos. Enche o espazo poroso que deixan entre si as partículas sólidas e posúe propiedades particulares (composición química, propiedades físicas, propiedades dinámicas cando está en movemento) que, xunto coa fase sólida (orgánica e mineral) do sedimento, condicionan as súas propiedades de conxunto, a súa evolución no tempo e o seu significado xeolóxico e ecolóxico.

Os movementos da auga maniféstanse fundamentalmente en forma de dous parámetros: a porosidade e a permeabilidade. A porosidade é a relación entre o volume dos espazos (intersticios) e o volume total do sedimento; representa o volume ocupado pola auga intersticial. A permeabilidade defínese como a taxa de fluxo de auga a través do sedimento por unidade de tempo; non depende da porosidade, senón do tamaño dos grans e do contido en fracción fina do sedimento (limo e arxila).

### **3. Adaptacións da fauna intersticial ao medio**

Ao longo da presente unidade didáctica, o termo «adaptación» debe entenderse non só como un conxunto de mecanismos que, escollidos pola selección natural e transmitidos aos seus descendentes, lle permiten a unha especie (ou grupo de especies) sobrevivir nun determinado ambiente, senón que se lle deu tamén un enfoque comparativo; así, para calquera grupo animal que se mencione, o termo adaptación establece unha comparación entre as formas intersticiais dese grupo e as que viven noutros ambientes, na súa maioría menos esixentes dende o punto de vista ecolóxico.

#### **3.1. Adaptacións estruturais**

Entendemos por tales aquelas que afectan á organización do animal, fundamentalmente ao seu aspecto exterior (forma, tamaño, coloración do corpo, etc.) e a unha serie de estruturas situadas nas súas capas máis superficiais (epitelio, receptores de estímulos, etc.).

Estas adaptacións aparecen como resposta a certas características do medio, entre elas: un sistema de espazos de reducido tamaño, unha alta inestabilidade (pois está formado por elementos soltos, móbiles) e carencia de luz (ou cunha penetración desta moi escasa).

As adaptacións máis importantes relacionadas cun sistema de espazos reducidos son as seguintes: talle reducido (miniaturización), modificación da forma do corpo (alongamento, formas gordechas e aplanadas) e alta flexibilidade. As adaptacións máis importantes relacionadas cun sistema inestable, formado por elementos móbiles, son: protección mecánica (estruturas de reforzo da parede corporal), sistemas de ancoraxe ou adhesión ao substrato e tigmotactismo. Finalmente, en relación co medio tridimensional escuro, podemos mencionar como adaptacións fundamentais: a presenza de órganos do equilibrio; a redución da pigmentación, ata chegar á súa desaparición; e a redución dos ollos, tamén ata a súa ausencia.

##### **3.1.1. Miniaturización**

Para vivir nun medio formado basicamente por espazos de reducido tamaño, a primeira necesidade é ser pequeno, polo menos nunha dimensión, como pode ser a anchura do corpo. Isto faise particularmente evidente naqueles grupos, ben diversificados, formados maioritariamente por especies macrobentónicas, que dominan noutros hábitats; en cambio, resulta menos sorprendente naqueles grupos nos que a maioría, se non todos os seus representantes, pertencen ao meiobentos, como é o caso de cilióforos, tardígrados, nematodos, turbelarios, ácaros e copépodos harpacticóideos. Como consecuencia, a fauna intersticial agrupa aos animais máis pequenos que se coñecen para os distintos grupos zoolóxicos.

A diminución do tamaño do corpo alcanza o seu límite inferior na dimensión máis reducida que é capaz de manter as funcións vitais; varía

para os distintos grupos: de 0'5 a 1 mm para moitos taxons e 0'3 mm en copépodos harpacticoideos e nun anélido poliqueto, *Diurodrilus minimus*. Esta diminución do tamaño do corpo supón unha redución do número de células, xa que o tamaño medio destas permanece constante; hai algunhas excepcións e, así, nos loricíferos existe un elevado número de células, de talla moi reducida.

O ananismo, con frecuencia, conduce á simplificación da organización corporal ou á ausencia de certos órganos; isto pode traducirse en sorprendentes diferenzas anatómicas. O efecto da evolución regresiva do tamaño do corpo foi estudado en dous poliquetos do xénero *Psammodrillus*: *P. fauveli* e *P. balanoglossoides*, este 25 veces maior en tamaño ca aquel. As células dos diferentes órganos en ambas as dúas especies son aproximadamente do mesmo tamaño e, por iso, estímase que *P. balanoglossoides* posúe, para a organización e diferenciación do corpo, un número 25 veces maior de células que *P. fauveli*. O estudo comparado da anatomía destas dúas especies amosou sorprendentes diferenzas de tipo cuantitativo, aínda que se mantén un plan estrutural común. Ademais, varios órganos importantes en *P. balanoglossoides*, como o aparato farínxeo e os nefridios, están ausentes en *P. fauveli*; tamén se atopan diferenzas importantes no grao de organización de estruturas presentes nas dúas especies. En realidade, a organización do adulto de *P. fauveli* equivale ao estado xuvenil de *P. balanoglossoides* no momento en que coinciden as dimensións de ambos.

Existe unha excepción a esta redución do tamaño: é o caso dos cilióforos, formas unicelulares que, na medida en que están adaptados ao medio intersticial, son xigantes. Estes protoctistas, por ser unicelulares son sempre diminutos e, para eles, a adaptación ás dimensións das lagoas intersticiais permitiu un aumento de tamaño; con frecuencia son, incluso, máis grandes que moitos animais que conviven con eles. En asociación con este aumento de tamaño da célula, púxose de relevo unha fragmentación do macronúcleo nunha serie de masas de forma ovoide de tamaño moi reducido (de 3 a 7  $\mu$  en *Remanella*, un dos xéneros mellor coñecidos).

### 3.1.2. Modificación da forma do corpo

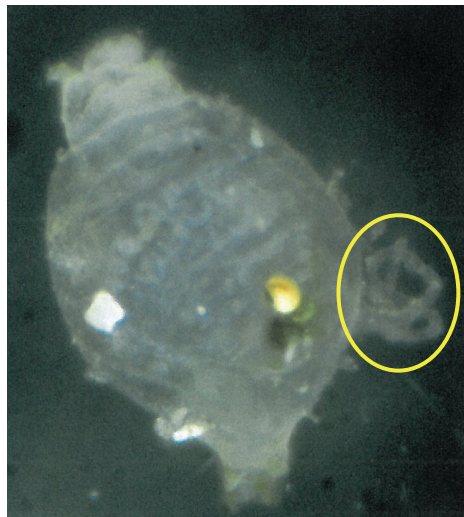
No medio intersticial os animais vense obrigados a moverse entre os grans de area, de maneira que as formas alongadas e estreitas resultan as mellor adaptadas; prodúcese, xa que logo, unha redución na anchura do corpo. Dita tendencia á vermiformía, maior que na fauna doutros hábitats, ocorre incluso en grupos nos que esta forma do corpo non é frecuente, como é o caso da ameoba con cuncha *Marenda nematoides*, facilmente confundible, polo seu *habitus* lonxilíneo, cun nematodo se non se observan os pseudópodos; o cnidario *Halammohydra vermiformis* e algúns moluscos opistobranquios, como as especies de *Pseudovermis*. Esta vermiformía, ás veces, está facilitada pola presenza de prolongacións caudais, como sucede con frecuencia en cilióforos e gastrótricos. Existen, así, animais sorprendentemente longos, por exemplo: entre os cilióforos, os Trachelocercidae; entre os turbelarios, os Coelogynoporidae; entre os

nematodos, os Stilbonematidae; entre os poliquetos, o xénero *Polygordius*; entre os oligoquetos, *Phalodrilus* spp., desprovisto de tubo dixestivo; e entre os ácaros, os oribátidos Nematalycidae.

Mentres a relación lonxitude/anchura oscila, na meirande parte dos animais, entre 3:1 e 10:1, nos animais intersticiais máis característicos pode alcanzar valores de 100:1 («índice de anchura»). Un corpo filiforme, coa correspondente reorganización dos órganos internos, ofrece máis vantaxes que aquelas que están relacionadas coas pequenas dimensións do hábitat; así aumenta a superficie activa para a locomoción, as posibilidades de suxeición ao substrato vense melloradas e unha relación superficie/diámetro máis favorable fai o intercambio a través da epiderme máis efectivo e permite un modelo máis complexo de recepción de estímulos táctiles.

Nos crustáceos, estas modificacións morfolóxicas conducen a un corpo cilíndrico (copépodos harpacticóideos), con frecuencia provisto de sedas modificadas de xeito particular. Estas formas alongadas das especies de area asócianse coa presenza dunha cutícula lisa e de sedas furcais aberrantes.

Quizais unido á tendencia ao alongamento do corpo e para adherirse ao substrato, é frecuente o desenvolvemento dun corpo fusiforme rematado nunha cola (Figura 2), presente de forma converxente en numerosos grupos intersticiais animais; para algúns autores, é dubidoso que exista unha función común nesta estrutura; mentres a cola no gastrótrico *Urodasys* parece funcionar como un mecanismo de ancoraxe fronte ao desprazamento, noutros animais intersticiais foi interpretada máis ben como un órgano táctil.



*Figura 2.- As poucas ascidias que se adaptaron ao medio intersticial, como este exemplar, posúen un estolón que lles permite pequenos desprazamentos, así como a suxeición aos grans de area (Besteiro e R. Babío, 2002)*

No medio intersticial existen, ademais, formas animais anchas e planas, como segunda modificación máis importante da morfoloxía destes animais. Son formas moi frecuentes entre cilióforos (*Remanella*, *Loxophyllum*), turbelarios, nematodos cromadóridos, oligoquetos (*Olavius planus*) e crustáceos ostrácodos e mistacocáridos; nestes últimos, para aumentar a anchura, algúns apéndices insírense lateralmente. Polo tanto, esta segunda adaptación consiste nun aplastamento do corpo. Isto permítelles aos animais apertarse entre as físgoas estreitas e aumentar a flexibilidade do corpo. Tamén aumentan as forzas de fricción contra o substrato, importante para certos tipos de movemento. Dito esmagamento corporal, de xeito similar ao alongamento, supón vantaxes fisiolóxicas e de comportamento nunha maior superficie para a difusión do osíxeno e intercambio de materiais a través da epiderme, incremento da zona de contacto cos grans de area e de desenvolvemento de «solas de arrastre».

### 3.1.3. Flexibilidade

Unha flexibilidade extrema é unha adaptación importante para a vida no labirinto formado polos grans de area; vai sempre acompañada de importantes modificacións na organización da parede do corpo, tanto no que se refire á epiderme coma á musculatura e, no caso dos artrópodos, na organización dos segmentos.

Os animais de corpos brandos, en especial os vermiformes, conseguen esta flexibilidade facilmente; en grupos animais con cutícula quitinosa resulta máis difícil e, con frecuencia, fórmanse tagmas compactos por medio de segmentos pequenos, uniformes (como ocorre, por exemplo, en harpacticóideos, isópodos e anfípodos), así o animal consegue un aspecto global vermiforme o suficientemente flexible para permitirle facilmente dobrarse en «U».

### 3.1.4. Estruturas de reforzo da parede corporal

Os animais intersticiais de area están, con frecuencia, provistos de estruturas que se interpretan como de reforzo da parede corporal ou de protección fronte a mecanismos de estrés do medio (axitación do sedimento); non obstante, estas estruturas non son exclusivas de animais que viven en fondos de area e, cando se trata de lodos pouco expostos, o carácter protector destas estruturas, como veremos, resulta dubidoso.

Existen mecanismos moi variados que teñen unha actuación de reforzo da parede corporal. É o caso dunha alta capacidade de contracción, conseguida mediante unha especialización da epiderme e da musculatura, especialmente ben desenvolvida naqueles animais que non conseguiron unha boa adaptación na súa forma. Outro sistema de reforzo importante obtense a partir da cobertura corporal máis externa, presente de forma habitual nalgúns grupos, como é o caso da presenza de cutícula (nematodos, quinorrincos, loricíferos) ou dun exoesqueleto de quitina

(crustáceos); de forma excepcional, a cutícula está presente tamén nalgúns poliquetos intersticiais.

Outro medio de fortalecer o corpo é a vascularización e turxescencia das células nos tecidos ou espazos intercelulares. Estruturas amortecedoras atópanse en poliquetos, en moitos gastrótricos, en turbelarios e nalgúns nematodos monistériados. Nos turbelarios *Nematoplana* e *Coelogynopora*, as células intersticiais forman un tecido consistente «cordoide», que se estende a través do eixo lonxitudinal do corpo. Tamén a acumulación característica de células turxescentes no prostomio do oligoqueto *Akteredilus* (Tubificidae) probablemente ten unha función fortalecedora que adapta ao verme para escavar a través da area. Neste contexto, tamén se debe mencionar a capa de cámaras vacuolarizadas nas cápsulas dos ovos dalgúns turbelarios de areas expostas.

O sistema de reforzo da parede do corpo mellor coñecido é a existencia de esqueletos. Polo xeral, trátase de inclusións epidérmicas, que proporcionan un soporte mecánico e existen en todos os grupos intersticiais, dende os cilióforos aos equinodermos (Figura 3). A forma máis xeral é a dunha varíña, que pode ser lisa ou verrugosa, máis ou menos recta ou curvada; ás veces dúas ou máis varíñas combínanse con formas máis complicadas; o seu tamaño oscila entre unhas poucas e 40  $\mu$ .

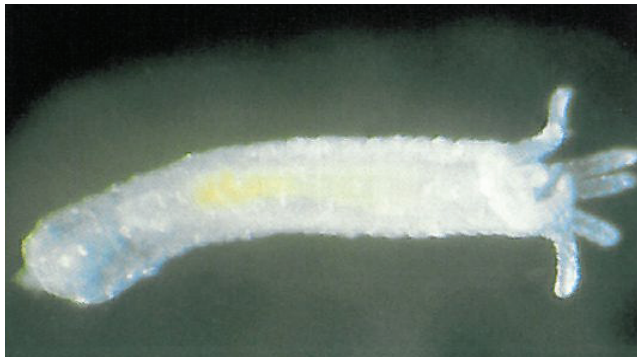


Figura 3.- *Leptosynapta minuta* é unha holoturia ápoda, vermiforme e de pequeno tamaño, con pequenas espículas en forma de áncora (Besteiro e R. Babío, 2002)

Definiuse un «tipo espicular» como unha estrutura espicular suficientemente distinta doutras na súa forma e regularmente presente na maioría dos exemplares (Figura 4); o máximo de tipos espiculares está presente nun turbelario, *Acanthiella*, con seis. O material máis frecuente nestas estruturas é carbonato de calcio, cristalizado en forma de aragonita ou de calcita, aínda que se supón que nalgúns especies se trata de sílice.

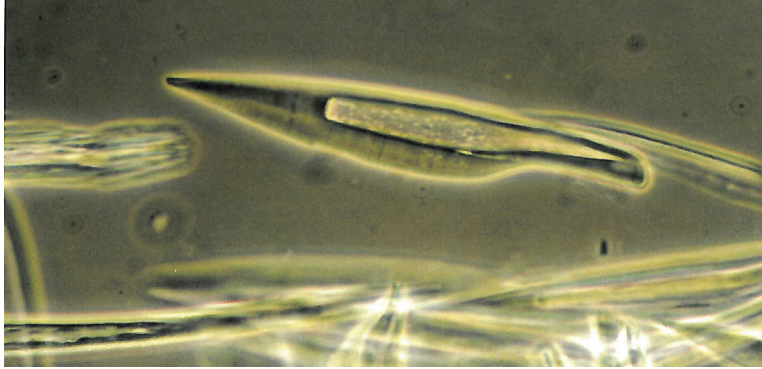


Figura 4.- Detalle da espícula de *Biserramenia psammobionta*, molusco solenogastro (Besteiro e R. Babío, 2002).

A orixe e a formación das espículas non son ben coñecidas, aínda que se sabe que se forman no interior dunha célula como biocristais (teñen as propiedades ópticas dun cristal mineral, pero a súa orixe é intracelular). Nalgúns casos permanecen completamente rodeadas pola súa célula (moluscos opistobranquios Acoclidiáceos), cubertas soamente por restos celulares (*Acanthiella*), ou ben perforan a membrana celular co seu crecemento e, finalmente, a célula redúcese a un apéndice basal da espícula (moluscos solenogastos). As espículas poden ocupar catro posicións diferentes con relación aos tecidos do corpo: a cutícula, a epiderme, a membrana basal e o parénquima.

Aos esqueletos espiculares téñenselles atribuído as seguintes funcións: efecto de ancoraxe durante a locomoción; aumento de peso específico, para evitar que os animais sexan lavados fóra do sedimento polas correntes; protección fronte aos depredadores; e soporte do corpo, en sentido de fortalecemento, coa conseguinte economía simultánea dos tecidos. Ademais, ténselles atribuído unha función de protección mecánica fronte á abrasión, argumento empregado para explicar as formacións espiculares como unha adaptación especial ao medio intersticial e que non parece agora de todo clara, pois atopáronse especies espiculíferas que non viven no sedimento e especies que viven en sedimentos submareais e que mostran un claro aumento da superficie espicular coa profundidade do sedimento en capas onde o efecto de arrastre polas correntes é menor. Así mesmo, habería que esperar que en medios sometidos a forte estrés, como a zona de *Otoplana* (turbelario), onde os animais se moven moi rapidamente, deberían presentarse esqueletos espiculares en gran cantidade e, en cambio, os habitantes desta zona, polo xeral, non os presentan.

Nalgúns grupos, as espículas poden presentar outras funcións especiais; así, nalgúns moluscos interpretáronse como un mecanismo de protección contra os nematocistes dos cnidarios dos que se alimentan, e incluso cunha certa función sensorial, de transmisión de estímulos táctiles.

### 3.1.5. Sistema de ancoraxe ou adhesión ao substrato

Os animais intersticiais adultos han de vivir co risco constante de seren expulsados dos ocos existentes entre os grans de area e, polo tanto, de caer na auga, especialmente nas zonas intermareais turbulentas ou nos substratos sometidos a correntes. Para evitalo, posúen órganos adhesivos, mediante os cales se poden suxeitar temporalmente aos grans de area, postos en suspensión polas ondas ou as correntes, pero que, de acordo coa densidade, sedimentan rapidamente, e levan aos seus habitantes con eles. Polo xeral, estes órganos baséanse nun «sistema glandular dual», no que unha glándula contén o moco adhesivo e outra adxacente produce a substancia de liberación. Están constituídos por dous tipos diferentes de glándulas: unha, coñecida como glándula viscosa, segrega substancias adhesivas e cementantes, que fixan ao animal ao substrato; a outra, chamada glándula de liberación, produce as substancias que desfan a fixación. Así, os animais poden fixarse e desprenderse rapidamente dos grans de area.

As estruturas adhesivas poden presentar diferentes aspectos, como: papilas adhesivas, xeralmente tubos, amplamente distribuídos por toda a superficie do corpo, ou concentrados en determinadas zonas (Figura 5), con frecuencia asociados á musculatura; burletes adhesivos, asociación de papilas que forman aneis completos arredor do corpo; ou solas adhesivas, de moita importancia nos tardígrados: cada apéndice locomotor remata nunha estrutura plana, con aspecto de culler, que lle permite ao animal adherirse aos grans de area. Así mesmo, os modelos de funcionamento son variados: segregación de moco pegañento en toda a superficie do corpo (nematodos, turbelarios, gasterópodos, anélidos), segregación de líquido celómico viscoso a través de orificios celómicos caudais (oligoquetos: *Marionina*), glándulas adhesivas reunidas en rexións particulares formando estruturas especiais (un «anel» adhesivo no turbelario *Rhinepera* e o poliqueto *Dinophilus*; extremidades posteriores pegañentas en moitos rotíferos e nos poliquetos *Diurodrilus*, *Saccocirrus*, *Hesionides* e *Protodrilus*), sedas hápticas (gastrótricos, moitos nematodos Draconematidae e Epsilonematidae, quinorrincos, moitos ostrácodos, etc.), e cilios pegados (cirros) en cilióforos.



Figura 5.- Un mecanismo moi utilizado pola meiofauna para evitar ser arrastrada fóra dos grans do sedimento é a presenza de órganos adhesivos; é o caso deste turbelario, no que toda a superficie do corpo é háptica: o animal pode adherirse inmediatamente aos grans de area, cando é necesario, e desprenderse deseguido sen sufrir danos (Besteiro e R. Babío, 2002)

Ademais da adhesión glandular, hai exemplos de adhesión mecánica (os discos nos dedos do tardígrado *Batillipes*, as partes bucais mamiliformes do harpacticoideo *Porcellidium*, etc.).

Noutros grupos a adherencia ao substrato prodúcese mediante un órgano de neoformación (*Halammohydra*): durante as primeiras diferenciacións do embrión fórmase un orificio ectodérmico, que comunica cunha ampola que vai segregar unha substancia viscosa que lle permite ao animal fixarse temporalmente nun gran de area.

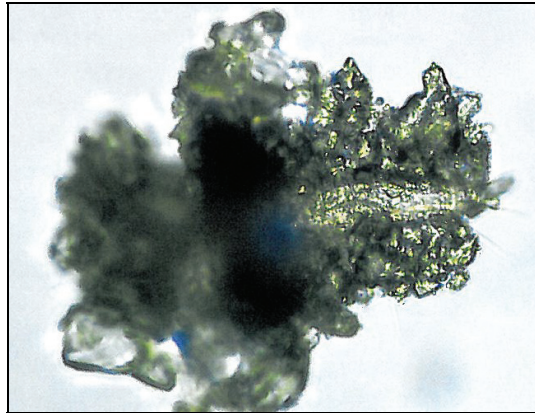
Outros dispositivos son os pseudópodos na ameoba *Marenda nematoides*, membranelas que se desenvolven a partir da franxa adoral nalgúns cilióforos e fíos de moco segregados polo bordo do pé nalgúns opistobranquios.

Paralelamente aos aspectos estruturais e morfolóxicos antes mencionados, un proceso de adhesión efectiva require adaptacións etolóxicas. Os animais deben reaccionar inmediatamente con adhesión ao aumento das correntes de auga, ao desprazamento do sedimento e outras perturbacións repentinas. Logo dun tempo, o contacto por segregacións glandulares será liberado quimicamente só naqueles animais cun sistema glandular dual (por exemplo, en moitos nematodos, rotíferos, etc.) ou rómpese fisicamente por movementos do animal (*Marionina*).

Cómpre mencionar tamén, como sistemas de ancoraxe diferentes aos anteriores, adhesivos, a existencia, nalgunhas formas intersticiais, de estolóns, como sucede no cnidario *Boreohydra*, o briozoo *Monobryozoon* ou nas poucas ascidias que ocupan este hábitat (Figura 2).

### 3.1.6. Tigmotactismo

No medio intersticial toda a vida está feita de contactos co sedimento; por iso, non é de estrañar que a fisioloxía dos animais intersticiais estea completamente influída polos fenómenos de tigmotactismo. Esta é precisamente a reacción que empuxa aos animais a tomar contacto co soporte segundo a superficie máxima do corpo. Entre a meiofauna, o tigmotactismo pretende coordinar os movementos do animal e facilitar os desprazamentos (Figura 6).



*Figura 6.- O contacto cos grans de area é básico para os animais intersticiais. Este nematodo está totalmente camuflado polos grans de area que el mesmo adheriu sobre a superficie do corpo, aglutinándoos con moco (Besteiro e R. Babío, 2002).*

### 3.1.7. Orientación

Os estatocistos están presentes en moitos grupos. Son estruturas coñecidas en moitas formas da macrofauna de area e sábese que están en relación directa coa orientación do animal no espazo; por iso, non é estraña a súa presenza en animais do medio psámmico, onde a importancia dos contactos e da orientación nos intersticios é extrema.

A presenza repetida de órganos estáticos no meiobentos considérase unha resposta ás necesidades de orientación nun sistema sedimentario tridimensional amplo (Figura 7), comparable ao fenómeno correspondente nos membros do pélagos. Órganos estáticos (orgánulos) son comúns en cilióforos (*Remanella*), hidrozoo (*Halammohydra*, *Pinushydra*), turbelarios (Acoela e proseriata Otoplanidae), nalgúns nemertinos enóplidos, os isópodos Anthuridea e as holoturias sináptidas meiobentónicas. Con frecuencia son idioadaptacións desenvolvidas non só nas formas intersticiais, senón tamén entre os seus conxéneres máis grandes (por exemplo, o caso das holoturias).

Estudouse o proceso da súa formación en *Halammohydra*. Están adheridos ao contorno da base do extremo aboral por un pedúnculo moi fino (Figura 7); son esféricos e conteñen no seu interior unha concreción refrinxente dun diámetro de aproximadamente 10  $\mu$ . A parede está constituída por un pequeno número de células aplanadas, que teñen os corpos celulares unidos na metade proximal; na metade distal redúcese a unha fina membrana anhistá. Durante a formación do estatocisto recoñécese un eixo de células endodérmicas, que desaparece case completamente cando o órgano está formado.



*Figura 7.- A presenza de órganos estáticos é unha constante na meiofauna, de forma excepcional nalgúns grupos. Neste hidrozoo (Halammohydra) pódese observar un círculo de estatocistos, na base dos tentáculos (Besteiro e R. Babío, 2002)*

### 3.1.8. Pigmentación

A luz non penetra na area, a escuridade é total a 1 cm de profundidade, de xeito que a luz non desempeña máis que un papel indirecto a maior parte do tempo e os organismos intersticiais desenvólvense nun medio lacunario de escuridade perpetua.

Ao vivir nun medio sen acceso á luz, en moitos animais meiobentónicos a pigmentación do corpo está reducida; comunmente a súa aparencia é abrancazada, opaca ou transparente. Favorecida polas pequenas dimensión do corpo do meiobentos, esta coloración fai posible o estudo dos órganos internos, a identificación sen disección. A ausencia de pigmentos corporais e o predominio de tecidos transparentes é particularmente sorprendente en comparación coas especies parentes máis grandes, epibentónicas; pero hai tamén excepcións á redución xeral de pigmento no meiobentos. A cor branca é proporcionada, en ocasións, por simbiose con bacterias brancas do sulfuro (tubificidos sen tubo dixestivo, nematodos estilbonemátidos,...). Nalgunhas areas de coral os animais

teñen unha cor laranxa rosada ou amarelada (o priapúlido *Meiopriapulus fijiensis*, poliquetos, ostrácodos, ...), máis acorde coa cor das areas.

Se esta coloración realmente representa unha adaptación de camuflaxe ao medio é unha cuestión que permanece dubidosa, cando menos para predadores orientados ou macrobentónicos non selectivos.

### 3.1.9. Fotorreceptores

Clásica nos animais cavernícolas, a redución dos ollos é particularmente sorprendente en grupos animais onde os ollos xeralmente están presentes; por exemplo, en poliquetos. A meiofauna endobentónica é, con moita frecuencia, cega; soamente unhas poucas formas epibentónicas, como oligoquetos naídos, ostrácodos e harpacticoideos manteñen os ollos.

## 3.2. Adaptacións funcionais

### 3.2.1. Adaptacións metabólicas

A adopción dunha estratexia conservadora ou oportunista pode ir acompañada por adaptacións bioquímicas, fisiolóxicas e de comportamento que permiten o seu desenvolvemento. Co fin de manter a eficiencia da explotación dos recursos nun medio estacional, tanto os organismos conservadores coma os oportunistas poden adaptar as súas funcións metabólicas de xeito diferente diante da temperatura.

Os oportunistas son capaces de explotar un alimento excesivo a curto prazo e, reciprocamente, reducir as necesidades en épocas de escaseza alimenticia. Altos niveis de alimento con frecuencia están asociados a temperaturas altas. Para as especies oportunistas pódense supoñer, neste caso, altos valores de  $Q_{10}$  nas súas funcións metabólicas; inversamente, para as especies conservadoras, pode representar unha desvantaxe cando se atopan diante de contidos de alimento relativamente estables, pois a demanda de enerxía pode superar o subministro.

As taxas de respiración en relación coa temperatura suxiren que hai unha dicotomía dos valores de  $Q_{10}$ : as especies que explotan estacionalmente un recurso alimenticio inestable teñen un  $Q_{10}$  próximo a 2, mentres que as especies que explotan estacionalmente un recurso estable teñen un  $Q_{10}$  aproximadamente igual a 1, de xeito que a súa taxa de respiración non depende da temperatura.

Algunhas especies meiofáunicas poden vivir anaerobicamente durante períodos de tempo relativamente longos, pero a maioría requiren osíxeno molecular nalgún momento do seu ciclo vital para xeraren a enerxía necesaria para a supervivencia. A taxa respiratoria pódese ver influída por factores tanto extrínsecos coma intrínsecos. Un dos factores intrínsecos máis importantes é o tamaño do corpo; outros factores son: a temperatura, a estación do ano, a actividade e o modo de recollida e extracción.

### 3.2.2. Adaptacións reprodutoras

O número de gónadas é sensiblemente inferior nos animais intersticiais que nos seus parentes de vida libre; o caso extremo constitúe o das femias que posúen un ovario único. Poderíase pensar que esta redución vai ligada a un menor tamaño do corpo, pero nalgúns grupos (turbelarios, gastrótricos, etc.) observouse que especies intersticiais que desenvolven un só ovario teñen un tamaño maior ca outras cun aparato reprodutor completo.

Como consecuencia do reducido número de células nuns organismos de tan pequeno tamaño, aparece unha tendencia á redución dos gametos. Moitas destas formas producen un só ovo e un número reducido de espermatozoides. O número de ovos normal estimouse entre 1 e 10; a produción de máis de 100 ovos é extraordinariamente rara para este medio, e xeralmente corresponde a especies que presentan unha fase larvaria peláxica. Esta tendencia á redución aumenta a medida que avanzamos dende as áreas sublitorais cara á costa. En relación co descenso do número de ovos, prodúcese un aumento considerable no seu tamaño e no seu contido en reservas alimenticias (vitelo).

Ambos os dous mecanismos (redución das gónadas e redución do número de gametos) conducen, polo tanto, a taxas de reprodución baixas. Como compensación, as épocas de reprodución, na meiofauna, cobren a maior parte do ano; este é outro aspecto no que a meiofauna está en contraposición coa macrofauna.

Varios son os mecanismos empregados pola meiofauna para asegurar a fecundación. Entre eles podemos destacar a cópula, o hermafroditismo e a produción de espermatóforos (Figura 8). A cópula representa unha boa garantía en animais pequenos cunha produción de gametos baixa; o proceso de fecundación externa, por liberación dos gametos na auga, resultaría incerto. A cópula non só supón a diferenciación de órganos que participen directamente na transferencia do esperma (cirros, penes) e, con frecuencia, o almacenamento dos espermatozoides (vesículas seminais, espermatecas), senón tamén de órganos sensoriais para encontrar á parella desde certa distancia e de comportamentos de cooperación que permitan a posición correcta necesaria para completar a cópula con éxito.

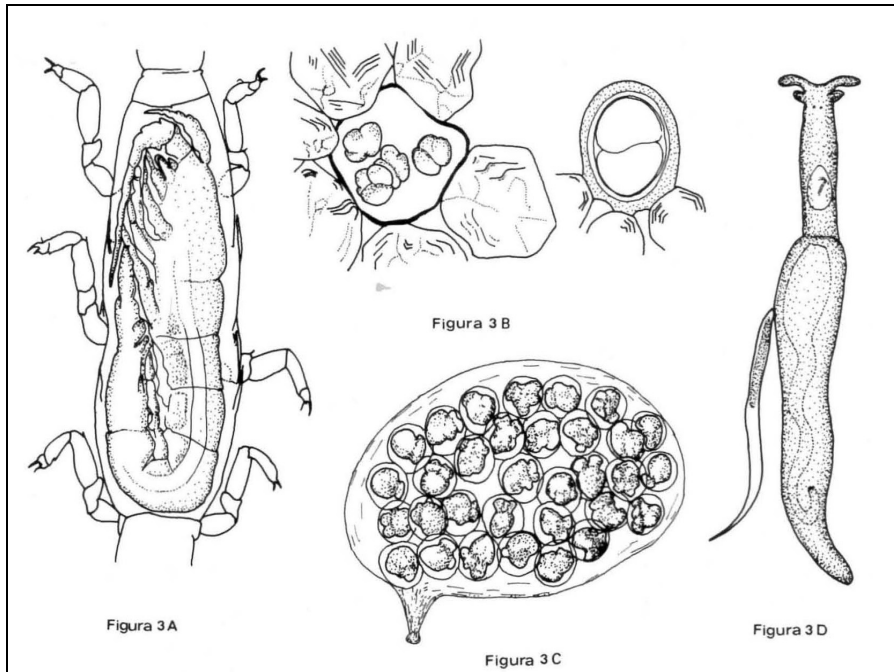
En grupos como turbelarios ou oligoquetos, o taxon completo caracterízase por un modo evolucionado de reprodución, pero tamén en taxons que de forma habitual simplemente verten os espermatozoides na auga do medio, como os poliquetos, hai representantes meióbentónicos que posúen órganos como penes, complicados modos de cópula e un comportamento sexual elaborado. A excitación sexual desenvolvida nalgúns turbelarios, gastrótricos e poliquetos é sorprendentemente complexa para estes «invertebrados inferiores».

Unha alternativa importante para propiciar o éxito reprodutivo nun mundo cun rango de distribución limitado para o individuo é o hermafroditismo, aínda que non adoite ir acompañado de autofecundación. Moitos gastrótricos macrodasioideos (*Turbanella*) e algúns poliquetos (*Ophryotrocha*, *Microphthalmus*, *Nerillidiopsis*, *Nerillidium*, *Mesonerilla*) son

hermafroditas, pero tamén algúns tardígrados (algúns Echiniscidae e moitos Eutardigrada), hidrozooos (*Halammohydra*, *Otohydra*) e incluso algúns crustáceos (tanaidáceos) e holoturias (*Leptosynapta*). Grupos como gnatostomúlidos, turbelarios e oligoquetos, con hermafroditismo como un carácter xeral do taxon, están, neste sentido, preadaptados para a vida meiobentónica.

A formación de espermátóforos (Figura 8) pódese considerar como un mecanismo en pro do aumento da taxa de fecundación. Nalgúns grupos animais os paquetes de esperma depositáanse sobre o substrato (por exemplo, nos ácaros Halacaroida e no poliqueto *Nerilla*), onde despois son recollidos pola femia; con máis frecuencia son transferidos directamente sobre o tegumento da femia, pero o que sucede a seguir é pouco coñecido (probablemente unha histólise): é o caso dalgúns tardígrados, poliquetos (hesiónidos, *Protodrilus*), oligoquetos tubificidos (*Aktedrilus monospermathecus*) e quinorrincos. A transferencia prodúcese por impregnación hipodérmica no poliqueto *Trilobodrilus*, nos moluscos gasterópodos *Hedylopsis* e *Microhedyle*, nalgúns gastrótricos e, particularmente ben estudado, nalgúns rotíferos onde inicialmente se produce esperma estéril que «despexa» histoliticamente unha rota cara aos óvulos para o esperma que se produce a seguir, fértil.

Xeralmente a posta é liberada na auga; os ovos poden ser depositados de varios xeitos (Figura 8): libres e individualmente ou en grupos. No primeiro caso, con frecuencia, inmediatamente despois de ser liberados, vólvense pegañentos e adhírense fortemente ao substrato. Cando son postos en grupos, adoitan estar contidos no interior de ootecas ou envoltas pegañentas que se adhíren inmediatamente aos grans de area. Este feito prodúcese por dúas razóns: primeira, que teñan éxito todos os ovos da posta e, segunda, a conservación das poboacións en áreas cunha extensión frecuentemente limitada, evitando o seu arrastre ao dominio peláxico. O desenvolvemento realízase no interior das cubertas, en moitas ocasións ata fases avanzadas ou ata que finaliza completamente. Aínda que non é exclusivo da meiofauna, constitúe un mecanismo moi eficaz para asegurar a viabilidade dos ovos.



**Figura 8.- Distintos aspectos da bioloxía reprodutora da fauna intersticial: A, cavidade incubatriz, crustáceo isópodo; B, ovos adhesivos, anélido poliqueto; C: ooteca pedunculada, molusco gasterópodo opistobranquio; D, espermátforo, molusco gasterópodo opistobranquio. Modificado de Delamare (1960)**

### 3.2.3 Adaptacións ontoxenéticas

Déuselle moita importancia aos mecanismos de protección das crías e a tendencia á viviparidade para o mantemento das poboacións en formas animais con taxas de reprodución baixas; tales adaptacións atopáronse, entre a meiofauna, incluso en grupos de invertebrados nos que eran descoñecidas. Estes mecanismos de protección adoptan diferentes modalidades.

A perda de descendentes redúcese facilmente por incubación de xuvenís ben desenvolvidos e autosuficientes. A viviparidade é frecuente (o gastrótrico *Urodasys viviparus*, o rotífero *Rotaria*, os hidrozoo *Armorhydra* e *Otohydra vagans*). Nesta última especie incúbanse un ou dous embrións nunha bolsa ectodérmica formada no animal nai, onde alcanzan un avanzado estado de desenvolvemento. Algo similar ocorre no gastrótrico *Urodasys viviparus*. No braquiópodo *Gwynia capsula* incúbanse dous ou catro embrións no celoma da nai e non son expulsados ata que alcanzan certo grado de desenvolvemento.

Outro tipo de protección é o que aparece nos poliquetos nerílidos: os embrións permanecen adheridos ao extremo posterior do corpo da nai e

ela remolca a prole, que non se debe separar ata alcanzar un estado de desenvolvemento no que están formados cinco ou seis segmentos do corpo (Figura 9) e as crías son capaces de alimentarse por si mesmas. As especies de maior tamaño remolcan dous ou catro embrións, mentres que as máis pequenas soamente un.



*Figura 9.- Nesta imaxe podemos ver unha das primeiras fases da vida dun anélido poliqueto, con só tres segmentos provistos de sedas (setíxeros) (Besteiro e R. Babío, 2002)*

Formas similares de protección das crías atópanse en copépodos harpacticoideos, anfípodos e isópodos, nos que o desenvolvemento se produce no interior de distintas estruturas (Figura 8): ovisacos –copépodos harpacticoideos- ou «marsupios» -crustáceos peracáridos-.

En relación co desenvolvemento larvario, os animais intersticiais manifestan unha forte tendencia á redución dos estados peláxicos, ata a súa supresión. As larvas desaparecen completamente nas formas das augas subterráneas litorais; noutros hábitats sedimentarios están cada vez máis ligadas ao substrato ou desaparecen por completo, o que conduce a un desenvolvemento directo, prevalecendo o desenvolvemento embrionario sobre o postembrionario.

Así, o desenvolvemento é directo e o estado formado por incubación é moi similar ao adulto, ou efectúase a través dun estado larvario bentónico; o ovo que orixina esta larva bentónica é máis rico en vitelo e as larvas son máis pesadas e menos activas cás equivalentes peláxicas.

Nos opistobranquios intersticiais, as primeiras fases do desenvolvemento realízanse no interior da ooteca. As larvas que incuban son velíxeres que difiren moi pouco, morfoloxicamente, da velíxer peláxica. Posto que non reaccionan á luz, crese que permanecen na área na que está restrinxida a poboación, o cal impide a súa expansión horizontal.

Soamente se coñecen dous xéneros nos que o desenvolvemento se realiza a través dunha larva nadadora. Trátase dos poliquetos *Protodrilus* e *Polygordius*; como compensación, producen máis de 200 ovos e a larva posúe un modo de vida peláxico altamente especializado.

A multiplicación rápida por reprodución asexual (xemación ou fisión) prodúcese nalgúns turbelarios (Macrostomida), nalgúns poliquetos (Syllidae) (Figura 10), na maioría dos Naididae e Aeolosomatidae (Oligoquetos), no único coral coñecido deste biótopo, *Sphenotrochus andrewianus* (Figura 10) e no briozoo *Monobryozoon*. A reprodución partenoxenética é regular en rotíferos e gastrótricos.



*Figura 10.- A reprodución asexual é utilizada por algunhas formas intersticiais como un xeito de incrementar o número de individuos en períodos curtos. É o caso deste poliqueto sílido: os individuos fillos non se separan ata que teñen alcanzado un certo número de segmentos setíferos, asegurándose así a supervivencia. Sphenotrochus andrewianus, o único coral intersticial que se coñece, constitúe un bo exemplo de reprodución asexual por xemación: a partir dunha xema que xorde no extremo basal do corpo fórmase un novo individuo que, cando alcanza un certo tamaño, despréndese; tamén pode permanecer unido ao individuo materno, aínda que levando vida independente (Besteiro e R. Babío, 2002)*

En grupos animais de tamaño meiobentónico, a tendencia a abreviar a ontoxenia con frecuencia conduce ao desenvolvemento neoténico ou proxenético. A neoxenia é unha propiedade dalgúns animais de reproducirse en fases xuvenís e parece un fenómeno bastante xeral na meiofauna. Esta neoxenia parece, por outra parte, actuar a niveis moi variados do desenvolvemento ontoxenético e repercutir dun xeito desigual na morfoloxía do adulto. Carácteres neoténicos son os undulipodios presentes na superficie corporal, que se poderían interpretar como reminiscencias dos estados larvarios e incluso a posición epitelial do

sistema nervioso nalgúns poliquetos. A proxénese caracteriza a moitos poliquetos (*Ophryotrocha*, *Dinophilus*, *Apodotrocha*, *Trilobodrilus*) que tiveron trazos como penachos e bandas ciliares e ausencia de compartimentación celómica; pero ocorre tamén en moluscos opistobranquios, gastrótricos e cnidarios, e foi recentemente atopada tamén nalgúns loricíferos.

Estas adaptacións reprodutivas na meiofauna adóptanse, en combinación con certas estratexias alimenticias e metabólicas que logo veremos, para conseguir o número óptimo de crías que poden utilizar eficientemente os recursos dispoñibles.

Algúns caracteres conservadores da bioloxía reprodutora oríentanse á estabilidade da comunidade. Este é o caso da fecundación con cópula, do desenvolvemento bentónico directo, da protección das crías, do viviparismo, da partenoxénese, do hermafroditismo, da reprodución continua, etc., que aparecen con graos variables de xeneralización a través dos taxons psámmicos. Sacrifícase a capacidade dispersiva das fases larvárias, pero os animais son suficientemente pequenos para espallarse en estado adulto por medio das correntes de auga.

### **3.3. Adaptacións etolóxicas**

#### **3.3.1. Adaptacións alimenticias**

A bioloxía alimentaria da meiofauna é moi variada e, xa que logo, podemos atopar nela diferentes categorías nutricionais: hai animais depredadores, herbívoros, epibiontívoros, detritívoros e suspensívoros. Un bo número de nematodos, así como de hidrozooos, turbelarios e opistobranquios son predadores.

A microflora intersticial mariña está composta fundamentalmente por diatomeas e peridíneas, que constitúen a fonte de alimento para un bo número de animais. A luz penetra de 5 a 15 mm nos sedimentos, rara vez máis abaixo; isto fai que tales protistas fotosintetizadores deban estar xeralmente restrinxidos ás capas superficiais. Con todo, as diatomeas atopáronse a maior profundidade, o que suscita especulacións sobre como se amañan para sobreviviren.

Dividíronse as formas predadoras en varios grupos, segundo o modo de inxerir o alimento: ramoneadores (ostrácodos, copépodos harpacticóideos, moluscos, poliquetos), chupadores (turbelarios, gastrótricos, nematodos, o poliqueto *Psammodrillus*), picadores (tardígrados) e lambedores de area (anfípodos, cumáceos). Entre estes últimos, observouse que os cumáceos están ligados a certos tipos de areas como consecuencia do seu réxime alimenticio: as pezas bucais destes animais están adaptadas especificamente para asir os grans de area e succionar a película de alimento retida na superficie; por iso aparecen ligados a determinados tamaños de gran, que varían coas especies.

Os suspensívoros *sensu stricto*, como sería de esperar, son raros e aparecen soamente entre as formas semisésiles e sedentarias: o briozoo *Monobryozoon*, o braquiópodo *Gwynia* e as ascidias.

As formas detritívoras atópanse en varios grupos, entre eles gástricos, nematodos e poliquetos. Para eles é moi importante a produción dunha corrente alimenticia que lles facilite a captura do alimento. Os gástricos imprímenlles ás partículas alimenticias un movemento de xiro, de xeito que se constitúe un verdadeiro remuíño de partículas, onde a densidade máxima se sitúa nas proximidades do eixe de xiro.

Nos crustáceos mistacocáridos, a organización da corrente alimenticia polas sedas das antenas, das mandíbulas e das restantes pezas bucais, é extremadamente estrita e está ligada aos movementos que lle permiten ao animal avanzar.

Os animais da fauna intersticial son, ante todo, micrófagos, aínda que existen numerosas formas intermedias desde os predadores aos micrófagos propiamente ditos. Estes, en moitos casos, aliméntanse máis de materia orgánica floculada que de presas mortas ou vivas; poden, pois, ser considerados como predadores de presas pequenas: *Remanella* de diatomeas, *Halammohydra* de diatomeas e ostrácodos, *Protohydra leuckarti* de pequenos nematodos, ostrácodos, copépodos, gástricos, larvas de dípteros e *Psammodrillus*.

Os primeiros investigadores especularon con que a meiofauna estaba formada por detritívoros primarios ou comedores indiscriminados de diatomeas bentónicas ou bacterias, pero estudos posteriores indicaron que existe gran diversidade nos modelos de alimentación e preferencias alimenticias entre estes organismos. Estudos dun bo número de especies de turbelarios e rotíferos mostraron un alto grao de especialización alimenticia: en diatomeas, bacterias verdeazuladas, flaxelados euglenoides, etc., ou noutros membros da meiofauna, como nematodos ou rotíferos. Reunida información sobre a alimentación de 260 especies de ciliados, estes clasificáronse segundo varios tipos de mecanismos alimenticios: filtradores (raros entre as formas intersticiais), ramoneadores, cazadores, preeiros, ou os que atacan a animais feridos.

Pero, ¿como selecciona a meiofauna un tipo particular de alimento? Fixéronse moi poucos estudos para demostraren experimentalmente qué estímulos inician a actividade alimenticia; nalgúns anfípodos intermareais (*Bathyporeia*) parece ser mecánica.

As especies da meiofauna viven no mesmo sedimento cá macrofauna e potencialmente en competencia con esta polos mesmos recursos alimenticios primarios, particularmente os autótrofos e as bacterias. Non obstante, o aparato de recollida do alimento na meiofauna é relativamente pequeno en relación co tamaño das partículas alimenticias, de maneira que cada unha delas ha de ser procesada individualmente, con certo grao de selectividade ante o tamaño, a forma e a calidade, mentres que a macrofauna é capaz de alimentarse dun rango de tamaños de partículas de maneira non especializada.

De particular importancia son as adaptacións que lle facilitan á meiofauna o mantemento de niveis de poboación apropiados ás cantidades de alimento nos medios estacionais. En contraste coa macrofauna, as

especies psámicas teñen ciclos vitais máis curtos có ciclo estacional; isto non é tan necesario para aqueles individuos que dependen de recursos que flutúan estacionalmente como para adultos que se alimentan activamente durante os períodos de abundancia e durante os de escaseza poden permanecer fisioloxicamente quiescentes. Estes períodos poden transcourir como ovos resistentes (algunhas veces como unha verdadeira diapausia) ou adultos quiescentes (ás veces hibernando), ou en quistes protectores.

Isto pódese interpretar como unha relación entre o medio e os organismos que viven nel e conduce a importantes implicacións para a estrutura da comunidade, porque o pequeno tamaño, ao permitirlles aos animais especializarse de acordo coas condicións ofrecidas polo medio, fai posible un grao de diversidade completamente descoñecido entre grupos de organismos máis grandes.

### 3.3.2. Adaptacións locomotoras

A maioría dos animais meiobentónicos que se coñecen teñen vida libre; aínda que tamén existen formas semisésiles, que poderían ser máis numerosas do que se supón, pois co seu reducido tamaño e ausencia de coloración puidéronlles pasar desapercibidas aos investigadores, ao quedaren adheridas aos grans de area. Entre a meiofauna, practicamente non existen animais sésiles, aínda que sí semisésiles; obsérvanse, sobre todo, especies váxiles.

Tendo en conta o movemento continuo das partículas que forman o sedimento, a capacidade de moverse é unha necesidade para os animais intersticiais, polo que non é de estrañar que estean adaptados para desprazamentos rápidos. Moitos animais meiobentónicos desenvolveron órganos locomotores especializados e modos característicos de locomoción, con frecuencia en asociación coa adhesión ou a elongación do corpo.

Entre os modelos de locomoción empregados pola meiofauna atópanse os seguintes:

- Desprazamento ciliar. O mesopsammon inclúe un número inusualmente grande de formas provistas de cilios. Isto ocorre incluso en grupos onde a súa presenza non se produce nos representantes da macrofauna. Os undulipodios existen en todos os estados de desenvolvemento e desempeñan un papel importante na locomoción; producen o desprazamento dun xeito máis ou menos rápido. O desprazamento por medio de cilios é típico non só de cilióforos, turbelarios e gastrótricos, senón tamén en moitos poliquetos, moluscos, hidrozoo (*Halammohydra*) e, dunha forma modificada, tamén nos rotíferos que se moven co seu órgano rotatorio (coroa). Moitos animais ciliados móvense moi rapidamente, en particular os membros da familia de turbelarios proseriados Otoplanidae. Algúns gastrótricos parecen vagar nadando entre os grans de area, aínda que de feito, como animais con tigmotactismo positivo que son, permanecen en contacto co substrato. Algúns

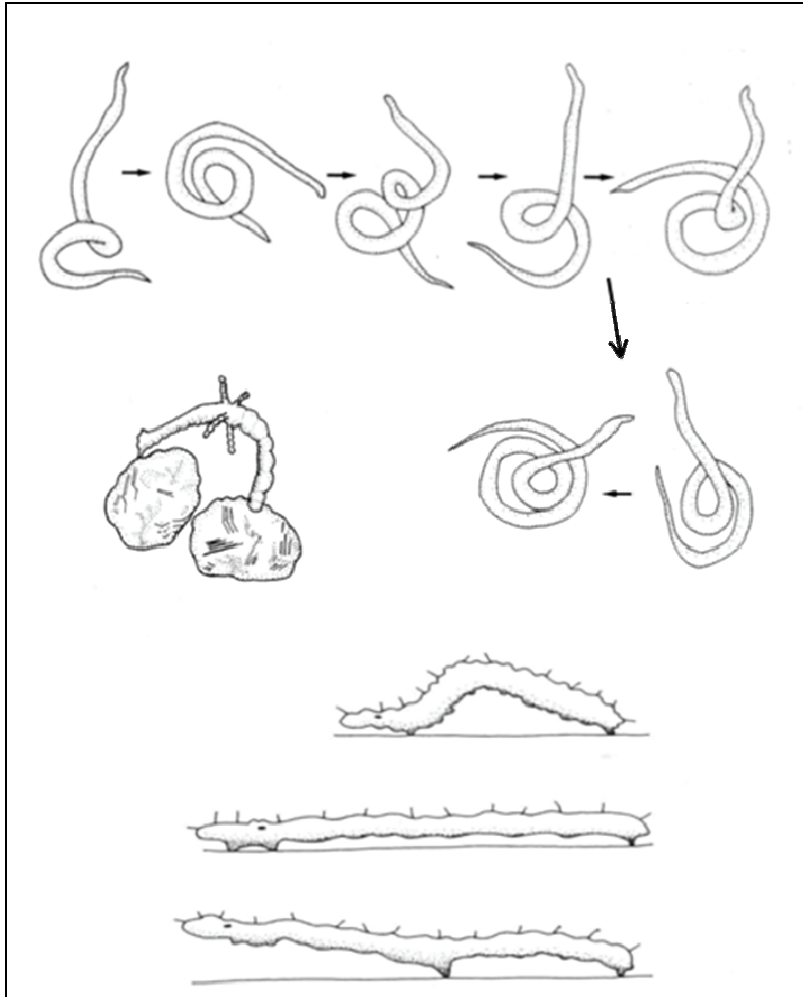
cnidarios actinúlidos nadan incesantemente, co polo aboral cara a diante, só por acción dos movementos ciliares, aínda que outros se axudan co órgano aboral, adhesivo .

- Serpeo, producido por unha propulsión ondulatoria con alternancia de extensión e flexión; é típico dos nematodos, que posúen soamente musculatura lonxitudinal, aínda que se atopa tamén en oligoquetos especializados, como o enquitreido *Grania*, que ten unha cutícula e unha musculatura lonxitudinal ben desenvolvidas, pero a capa muscular circular é débil. Está presente tamén nalgúns cilióforos (Figura 11) e non supón modificacións especiais na organización do animal.  
Tamén algúns gastrótricos con cutícula ríxida e certos turbelarios teñen movementos serpeantes e a empuxóns. Incluso algúns harpacticoides psammobiontes se moven de xeito similar. O corpo vermiforme non se move polo impulso das patas, senón por un serpeo do corpo que empuxa o animal a través da area.
- Reptación sobre os grans de area, camiñando sobre eles nos espazos lacunares; é escasa naqueles grupos que se moven lentamente, mentres que é típica de ácaros halacáridos, ostrácodos e tardígrados. Obsérvase tamén nos copépodos, que corren activamente sobre a superficie dos grans, aínda que non poden nadar nas lagoas.  
A reptación pode estar facilitada por movementos peristálticos, asociados cunha gran capacidade de contracción do corpo. Un caso ilustrativo é o do opistobranquio *Unela odhneri*: o corpo é sumamente contráctil e pódese alongar desmesuradamente, tomando un aspecto vermiforme e contraerse, formando unha masa case globosa. O saco visceral pode efectuar movementos de contracción peristáltica que favorecen o desprazamento entre os grans. Nun principio, o desprazamento prodúcese sobre o pé; a seguir entra en acción o saco visceral que con este peristaltismo contribúe a empuxar o animal entre os grans.
- A escavación é común soamente no meiobentos de fondos brandos; prodúcese por contraccións peristálticas da musculatura do corpo, como nalgúns anélidos, ou pola típica protrusión-eversión dun introverto (priapúlidos) ou a eversión do introverto dos quinorrincos, nome que deriva deste tipo de locomoción. En crustáceos que viven en fondos brandos, a escavación exerceuse por potentes movementos das patas (algúns harpacticoides, ostrácodos e cladóceros).
- Tregar sobre a superficie dos grans de area ou das plantas mediante a extensión de apéndices longos, elásticos e con frecuencia adhesivos, e arrastrando o corpo cara atrás é un movemento típico dalgúns animais intersticiais, dos que os conxéneres «normais» son formas nadadoras peláxicas ou

bentónicas sésiles: os cnidarios hidrozoos *Psammohydra* (Figura 11) e *Otohydra*, o antozoo *Sphenotrochus*, o braquiópodo de movemento lentos *Gwynia*, o briozoo móvil *Monobryozoon*, a pequena holoturia *Leptosynapta* e a ascidia *Psammostyela*.

- Relacionada coa trepación está a locomoción «a palmos», producida por unha contracción-elongación reiteradas de todo o corpo, con fixación alterna dos seus extremos (serpeando). Coñecido previamente das eirugas agrimensoras (larvas de lepidópteros xeómetras) e hirudíneos, este tipo de movemento dáse tamén en animais meiobentónicos (Figura 11), con moita frecuencia en unión de elongación e posterior adhesión ao substrato de forma rítmica. Isto caracteriza o movemento de organismos do meiobentos moi diferentes, como os hidrozoos *Psammohydra nanna* e *Protohydra leuckarti*, os nematodos epsilonemátidos e draconemátidos, o gástrico *Macrodasys*, o gasterópodo diminuto *Unela*, os rotíferos que se adhíren co «pé» e co órgano rotatorio (como *Philodina*), o anélido *Rheomorpha* ou o gástrico *Macrodasys*. Este tipo de desprazamento está desenvolvido ao máximo nos nematodos da familia Epsilonematidae; polo xeral, permítenlle ao animal estar sempre en contacto co substrato por dous puntos do corpo.
- Movementsos telescópicos. Nos crustáceos mistacocáridos obsérvanse movementos moi especializados. O desprazamento entre os grans de area está asegurado pola acción dos apéndices bucais. A propulsión cara adiante está ademais amplamente facilitada polo choque (e incrustación) e a detención brusca dos segmentos torácicos e abdominais que utilizan como punto de apoio as ramas furcais situadas no extremo posterior do abdome; cada un deles leva tres sedas de gran tamaño.

Aínda que de todo o mencionado ata aquí se podería desprender que os animais intersticiais se desprazan sempre a gran velocidade, non sempre é así; existen moitas formas de movementos lentos e incluso semisedentarios, como o briozoo *Monobryozoon* ou as ascidias, aínda que non son sedentarios absolutos como o restantes membros da macrofauna. O estolón de *Monobryozoon* sérvelle como ancoraxe, como órgano adhesivo (células terminais adhesivas) e para a locomoción (por contracción da musculatura interior), mentres que *Psammostyela* posúe certa capacidade de locomoción por contracción da parede corporal.



*Figura 11.- Diversas modalidades de locomoción na meiofauna: por retorcemento, cilióforos; con axuda de órganos adhesivos, Psammohydrona (cnidario); por contracción, gastrótrico; contracción-extensión-adhesión, oligoqueto. Modificado de Delamare (1960)*

A bioloxía nutricional e a locomoción están estreitamente relacionadas; deste xeito, a dispoñibilidade de nutrientes no medio é un factor condicionante do reparto das formas semisésiles nunha área xeográfica determinada.

### 3.3.3. Adaptacións dos ciclos vitais

Como xa vimos ao comentarmos as estratexias de reprodución, un certo número de animais intersticiais caracterízanse por ter períodos de vida latente. Así, os moluscos microhedílidos poden, cando as condicións son desfavorables, permanecer varias semanas retraídos, inmóbiles, adheridos a un gran de area.

O enquistamento con frecuencia axuda a sobrevivir a períodos de condicións vitais hostís en tardígrados e en moitos turbelarios de auga salobre, pero encóntrase tamén no poliqueto *Dinophilus* e no harpacticoideo *Heteropsyllus nunni*. Turbelarios e rotíferos teñen estados de «inactividade». Algúns harpacticoideos antárticos parecen ter unha fase libre de diapausa durante a súa etapa copepodito. Estados larvarios dalgúns especies de augas profundas de *Rigiloricus* (loricífero) poden retardar a incubación por enquistamento.

No poliqueto *Dinophilus* observouse que os individuos poden enquistarse ao pouco tempo de naceren, e pasar a meirande parte da súa vida no interior do quiste. O ciclo vital presenta as seguintes fases (Figura 12): de finais de abril a principios de xuño, nacemento e primeiro período de crecemento; de xuño a xaneiro do ano seguinte prodúcese o enquistamento, formado por un curto período de destrución tisular (xuño), un período de tres meses de repouso (xullo, agosto e setembro) e un período de reconstitución (de outubro a principios de xaneiro); de xaneiro a abril, un segundo período de crecemento, logo do enquistamento; e, finalmente, en abril e maio desenvólvese o período de reprodución, que remata coa morte do individuo.

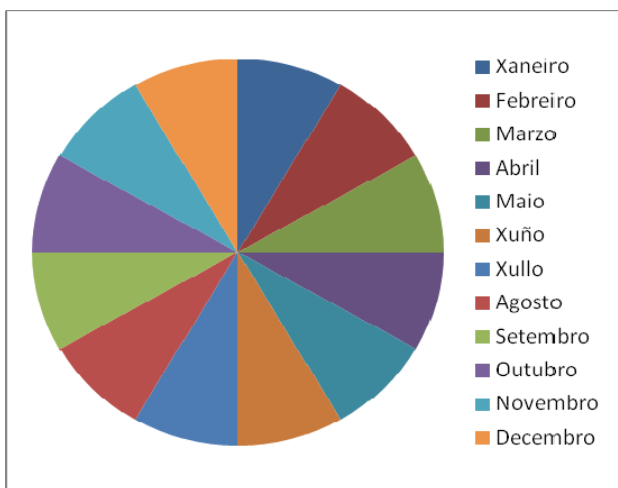


Figura 12.- Ciclo vital do anélido poliqueto *Dinophilus taeniatus*. O ciclo é anual e o animal permanece enquistado durante a meirande parte do tempo. A actividade vital dáse, fundamentalmente, na primavera (meses de abril e maio). Elaboración propia (Besteiro e R. Babío, 2002) a partir da descrición de Nordheim (1989)

Algúns traballos suxiren que o tempo de xeración dos organismos intersticiais vai de poucos días ata un ano, aínda que a maioría dos organismos completan ciclos vitais de poucas semanas ou meses; o número medio de xeracións/ano é de tres.

*Táboa 1.- Principais adaptacións ao medio intersticial manifestadas pola meiofauna (Besteiro e R. Babío, 2002)*

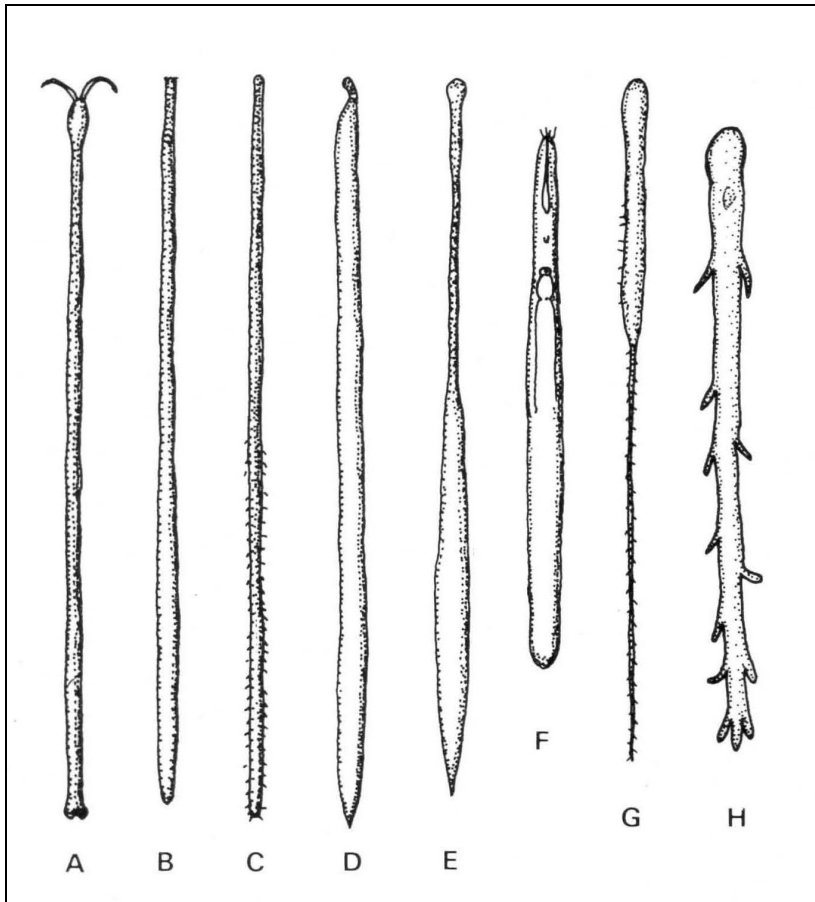
ADAPTACIÓNS ESTRUTURAIS	Adaptacións a un sistema de espazos reducidos	Talle reducido (miniaturización, redución en tamaño) Modificación da forma do corpo (alongamento/formas gordechas e aplanadas) Flexibilidade
	Adaptacións a un medio inestable, formado por elementos móbiles	Protección mecánica (estruturas de reforzo da parede corporal) Sistema de ancoraxe (adhesión ao substrato) Tigmotactismo
	Adaptacións a un medio tridimensional escuro	Órganos estáticos Redución/ausencia de pigmentación Redución/ausencia de ollos
ADAPTACIÓNS FUNCIONAIS	Adaptacións relacionadas coa reprodución	Redución dos órganos reprodutores Redución do número de gametos Fecundación interna Hermafroditismo reducido Eliminación dos períodos reprodutores Reprodución asexual
	Adaptacións relacionadas co desenvolvemento	Redución do número de embrións Desenvolvemento directo Protección dos embrións e das crías Períodos de enquistamento prolongados Proxénese
	Adaptacións metabólicas	
ADAPTACIÓNS ETOLÓXICAS	Adaptacións relacionadas coa alimentación	Depredadores Herbívoros (ramoneadores, chupadores, picadores, lambedores da area) Suspensívoros Detritívoros
	Adaptacións relacionadas coa locomoción	Desprazamento ciliar Serpeo Reptación Escavación Trepación Serpeo xeómetra Movementos telescópicos
	Adaptacións relacionadas cos ciclos vitais	Letarxia Enquistamento

### 3.4. Convergencias adaptativas

A adaptación á vida nos intersticios da area resultou na evolución independente dun número de aspectos morfolóxicos entre moitos taxons. Certas formas intersticiais presentan un tipo de organización cunha marcada adaptación ás demandas biolóxicas do medio, morfoloxía desviada da normal dese taxon. En xeral, as formas intersticiais de auga doce mostran un grao de adaptación á vida intersticial considerablemente máis pequeno có das formas mariñas.

Malia a heteroxeneidade dos numerosos grupos animais representados no meiobentos, malia a súa diferente organización, complexidade en estrutura, rango taxonómico e, probablemente, tamén de idade filoxénica, todos foron obxecto de «adaptacións de conxunto» polas reservas e dinámica que caracterizan ao hábitat intersticial. Estas adaptacións con frecuencia formaron «especializacións análogas»; por iso, non é de estrañar que os animais intersticiais presenten, en conxunto, extraordinarias convergencias, as cales están moi xeneralizadas e tenden a dar, a primeira vista, un aspecto (Figura 13) moi homoxéneo á meiofauna. Así, todos os animais son estreitos, alongados, nematoideos ou vermiformes; teñen o mesmo aspecto xa se trate de cilióforos, turbelarios, gastrótricos, nematodos, poliquetos, moluscos, etc. A presenza destes parecidos indica os vínculos ecolóxicos que conectan a toda a meiofauna.

O éxito dos nematodos, dominantes numericamente na maior parte dos sedimentos, débese á súa forma (particularmente adaptada ao labirinto intersticial), á súa capacidade para explotar todos os tipos de microorganismos como alimento e á súa resistencia a todo tipo de presión fisicoquímica.



*Figura 13.- Convergência adaptativa na forma do corpo: A, anélido poliqueto; B e F, turbelários; C, oligoqueto; D e E, protozoos cilióforos; G, gastrótrico; H, molusco gasterópodo opistobranquio. Modificado de Delamare (1960)*

## ACTIVIDADES PROPOSTAS

---

As sesións expositivas, 6 horas, terán lugar na aula asignada e consistirán na exposición dos contidos das unidades didácticas.

As sesións interactivas consistirán nunha saída ao mar e unha sesión de laboratorio; a saída ao mar valorase en 2'5 horas de traballo e a sesión de laboratorio terá unha duración de 4 horas. Estas sesións terán lugar nas instalacións da Estación de Bioloxía Mariña da Graña (EBMG), que a Universidade de Santiago de Compostela posúe a carón do mar, en A Graña (Ferrol). A Estación dispón da infraestrutura necesaria para o aloxamento dos alumnos. A estadía prolongarase máis aló do día necesario para estas sesións prácticas, pois combinarase coas sesións prácticas da materia *Bioloxía dos animais mariños*.

- Saída ao mar. Recollida de mostras de varios tipos de sedimento (area de *Amphioxus*, area fina, area lodosa e lodo) para o seu estudo no laboratorio.
- Sesión de laboratorio. Manipulación das mostras de sedimento obtidas: separación e identificación superficial da fauna intersticial e recollida de datos para a elaboración da memoria.

A saída ao mar terá lugar a bordo da embarcación *Polybius*, da EBMG. Recolleranse varias mostras en distintos puntos da ría previamente elixidos, con fondos de diferentes substratos, nomeadamente area de *Amphioxus*, area fina, area lodosa e lodo que serán trasladadas ao laboratorio para o seu estudo posterior.

A sesión de laboratorio consistirá no estudo das mostras recollidas, coa explicación e realización dos distintos pasos necesarios: anestesia con cloruro magnésico, choque osmótico con auga doce, peneirado, observación baixo a lupa binocular, separación dos animais, observación dos mesmos baixo a lupa binocular e o microscopio óptico, identificación a nivel de grandes taxons e contaxe dos individuos.

A información obtida no laboratorio debe servir para que cada estudante elabore unha memoria final. Por iso, a sesión dividirase en dúas partes: unha primeira na que cada estudante observará unha mostra de cada tipo de sedimento e unha segunda na que, a partir da manipulación completa dunha mostra, obterá os datos necesarios para elaborar a devandita memoria.

## **AVALIACIÓN**

---

Para a avaliación das unidades didácticas deste módulo consideraranse as distintas actividades que se propoñen.

As sesións teóricas serán avaliadas unicamente mediante a asistencia e participación nas mesmas, que suporá un 10% da nota final. Aínda que non se fará exame teórico, o estudante disporá na web virtual das presentacións explicadas na clase.

As sesións de mar e laboratorio considéranse a parte fundamental do traballo nesta materia, polo que serán de asistencia obrigatoria. Terán un valor dun 75% sobre a cualificación final.

Finalmente, como resultado das sesións de mar e laboratorio e do traballo autónomo, o alumnado deberá presentar un traballo que profunde nos contidos das unidades didácticas. Este traballo configurarase coa estrutura dunha memoria ou publicación científica e terá un valor dun 15% sobre a cualificación final.

## BIBLIOGRAFÍA

---

- ARROYO, N.L. 2002. *Meiofauna asociada al alga Laminaria ochroleuca de la Pylaie en la isla de Mouro (Santander, Cantabria)*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- AUSTEN, M.C., WARWICK, R.M. & ROSADO, M.C. 1989. Meiobenthic and macrobenthic community structure along a putative pollution gradient in Southern Portugal. *Marine Pollution Bulletin*, 20 (8): 398-405.
- Ax, P. 1956. Les Turbellariés des étangs côtiers du littoral méditerranéen de la France méridionale. *Vie Milieu*, suppl. 5: 1-215.
- BESTEIRO, C. & C. RODRÍGUEZ-BABÍO, C. 2002. Capítulo.5: A fauna intersticial. En: *Galicia. Natureza*. Tomo XXXIX. *Zooloxía III*. Hércules Ed. A Coruña: 282-303.
- BESTEIRO, C. & URGORRI, V. 1987. Contribución al conocimiento de la fauna mesopsámmica de las "arenas de Amphioxus" en Galicia. *Thalassas*, 5, 1: 91-95.
- BOADEN, P.J.S. 1968. Water movement – a dominant factor in interstitial ecology. *Sarsia*, 34: 125-136.
- BOTOSANEANU, L. 1986. *Stygofauna Mundi. A faunistic, distributional and ecological syntesis of the world fauna inhabiting subterranean waters (including the marine interstitial)*. Brill & Backhuys, Leiden, 810 pp.
- BOUWMAN, L.A. 1985. Meiofauna. En BAKER, J.M. & WOLF, W.J. *Biological surveys of estuaries and coasts*. Cambridge University Press, Cambridge: 140-156.
- CALLAME, B. 1963. Le milieu interstitiel dans les sédiments sableux intercotidaux. *Bulletin de l'Institut Océanographique, Monaco*, 60: 1-32.
- CHANDLER, G.T. 1989. Foraminifera may structure meiobenthic communities. *Oecologia*, 81: 354-360.
- COULL, B.C. 1999. Role of meiofauna in estuarine soft-bottom habitats. *Australian Journal of Ecology*, 24: 327-343.
- DELAMARE DEBOUDEVILLE, C. 1960. *Biologie des eaux souterraines littorales et continentales*. Hermann, Paris, 740 pp.
- DRAGESCO, J. 1960. Ciliés mésopsammiques littoraux. *Travaux de la Station Biologique de Roscoff*, 12: 1-356.
- FAURÉ-FREMIET, E. 1950. Ecologie des Ciliés psammophiles littoraux. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*, 84: 35-75.
- FENCHEL, T. & RIEDL, R.J. 1970. The sulfide system: A new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. *Marine Biology*, 7: 225-268.
- FENCHEL, T. 1978. The ecology of micro- and meiobenthos. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9: 99-121.
- GIERE, O. 1979. The impact of oil pollution on intertidal meiofauna. Field studies after the La Coruña-spill, May 1976. *Cahiers de Biologie Marine*, 20: 231-251.
- GIERE, O. 1993. *Meiobenthology: The microscopic fauna in aquatic sediments*. Springer-Verlang, Berlin, 328 pp.

- HEIP, C. 1980. Meiobenthos as a tool in the assessment of marine environmental quality. *Rapports Pre-Vues Réunions du Conseil International d'Exploration de la Mer*, 179: 182-187.
- HERMAN, P.M.J. & HEIP, C. 1988. On the use of meiofauna in ecological monitoring: Who needs taxonomy?. *Marine Pollution Bulletin*, 19: 665-668.
- HICKS, G.R.F. & COULL, B.C. 1983. The ecology of marine meiobenthic Harpacticoid Copepods. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review*, 21: 67-175.
- HIGGINS, R.P. & THIEL, H. 1988. *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press, Washington, 488 pp.
- HONDT, J.L. D'. 1971. Gastrotricha. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review*, 9. 141-192.
- HONDT, J.L.D'. 1999. *Les invertébrés marins méconnus*. Institut Océanographique, Paris, 444 pp.
- MARE, M.F. 1942. A study of marine benthic community with special reference to the micro-organisms. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 25: 517-554.
- MARTENS, P.M. & SCHOCKAERT, E.R. 1986. The importance of turbellarians in the marine meiobenthos: a review. *Hydrobiologia*, 132: 295-303.
- MCINTYRE, A.D. 1969. Ecology of marine meiobenthos. *Biological Revue*, 44: 245-290.
- MCLACHLAN, A. 1983. Sandy beach ecology – a review. En: MCLACHLAN, A. & ERASMUS, T. (Eds.). *Sandy beaches as ecosystems*. W. Junk, The Hague: 321-380.
- NYBAKKEN, J.W. 1980. Meiofauna. *Marine Biology: an ecological approach*. Harper Collins, New York, 514 pp.: 312-334.
- RENAUD-MORNANT, J. 1963. Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables du Bassin d'Arcachon. *Actes de la Société Linneenne de Bordeaux*, 99: 1-8.
- RIEGER, R.M. & STERRER, W. 1975. New spicular skeletons in Turbellaria, and the occurrence of spicules in marine meiofauna. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 13: 207-248.
- RODRÍGUEZ, J.G., LASTRA, M. & LOPEZ, J. 2003. Meiofauna distribution along a gradient of sandy beaches in northern Spain. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58S: 63-69.
- RODRÍGUEZ-PATIÑO, G. 1999. *Variación estacional da meiofauna nunha praia exposta*. Memoria de Licenciatura, Universidad de Vigo, 101 pp.
- RODRÍGUEZ-PATIÑO, G. 2004. *Ecología de la meiofauna en intermareales arenosos*. Tesis Doctoral, Universidade de Vigo.
- SHERMAN, K.M. & COULL, B.C. 1980. The response of meiofauna to sediment disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 46: 59-71.
- SOETAERT, K., MUTHUMBI, A. & HEIP, C. 2002. Size and shape of ocean margin nematodes: morphological diversity and depth-related patterns. *Marine Ecology, Progress Series*, 242: 179-193.
- SWEDMARK, B. 1955. Recherches sur la morphologie, le développement et la biologie de *Psammodrillus balanoglossoides*. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 92: 141-220.

- SWEDMARK, B. 1964. The interstitial fauna of marine sand. *Biological Revue*, 39: 1-42.
- SWEDMARK, B. 1971. A Review of Gastropoda, Brachiopoda and Echinodermata in marine meiobenthos. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 76: 41-45.
- VILLORA-MORENO, S. 1989. *El meiobentos de las playas de arena del sector central del Golfo de Valencia: Estudio ecológico*. Memoria de Licenciatura. Universidad de Valencia, 108 pp.
- VILLORA-MORENO, S. 1993. *Heterogeneidad del ambiente intersticial y biodiversidad de la meiofauna: El meiobentos de las Islas Chafarinas*. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia, 325 pp.
- VINCX, M. & HEIP, C. 1991. The use of meiobenthos in pollution monitoring studies: a review. *ICES*, 16: 50-67.
- WARWICK, R.M. 1989. The role of meiofauna in the marine ecosystem: evolutionary considerations. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 96: 229-241.
- WATZIN, M.C. 1983. The effects of meiofauna on settling macrofauna: meiofauna may structure macrofaunal communities. *Oecologia*, 59: 163-166.
- WEBB, J.E. 1969. Biologically significant properties of submerged marine sands. *Proceedings of the Royal Society of London*, 174B: 355-402.
- WESTHEIDE, W. 1984. The concept of reproduction in polychaetes with small body size: adaptations in interstitial species. *Fortschritte der Zoologie*, 29: 265-287.

## Citas de recursos en internet

International Association of Meiobenthologists: <http://www.meiofauna.org>  
International Society of Environmental Micropaleontology, Microbiology,  
Meiobenthology: <http://www.isemmm.org>  
Between the grains: <http://whyfiles.org/022critters/meiofauna.html>  
Gastrotricha web portal: <http://www.gastrotricha.unimore.it>  
Tardigrades: <http://www.pathfinderscience.nte/tardigrades>  
Meiofauna: <http://www.nat.ku.dk/as/meiofauna.htm>  
Meiofauna:  
<http://www.esf.edu/efb/schulz/marineecology/Meiofauna2006.html>  
Laboratorio Dr. Coull: <http://www.biol.sc.edu/%7Ecoull.lab>





Unha colección orientada a editar materiais docentes de calidade e pensada para apoiar o traballo do profesorado e do alumnado de todas as materias e titulacións da universidade



Impreso en papel 100% reciclado e libre de cloro



SERVIZO DE NORMALIZACIÓN LINGÜÍSTICA

