

**UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO EN ECOLOGIA**

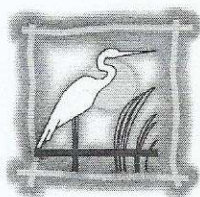


***CARACTERIZACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN ESPACIO-
TEMPORAL Y COLONIZACIÓN DE LA MEIOFAUNA DE
LAS PLAYAS ARENOSAS DEL SECTOR ISLA APURITO
(RÍO APURE, VENEZUELA).***

Trabajo de Grado de Maestría presentado ante la ilustre
Universidad Central de Venezuela por la Licenciada
Massiel Yseira Pinto Guerra, para optar al título de
Magister Scientiarum, mención Ecología.

Tutor: Ph. D. José Vicente Montoya Ceballos.

Caracas – Venezuela
30 Junio 2017.



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO EN ECOLOGIA



VEREDICTO

Quienes suscriben, miembros del Jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias y por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad Central de Venezuela para examinar el Trabajo de Grado presentado por la Licenciada **MASSIEL YSEIRA PINTO GUERRA**, Cédula de Identidad No. **16.454.250** bajo el título **"CARACTERIZACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL Y COLONIZACIÓN DE LA MEIOFAUNA DE LAS PLAYAS ARENOSAS DEL SECTOR ISLA APURITO (RÍO APURE, VENEZUELA)"** a fin de cumplir con el requisito legal para optar al grado **Magister Scientiarum**, mención **Ecología** dejan constancia de lo siguiente:

1º Leído como fue dicho trabajo por cada uno de los miembros del Jurado, éste fijó el día 30/06/2017, a las 9:00 a.m., para que la autora lo defendiera en forma pública, lo que ésta hizo en el Salón de Conferencias "Augusto Bonazzi" del Instituto de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias de la U.C.V., mediante un resumen oral de su contenido, luego de lo cual respondió satisfactoriamente a las preguntas que le fueron formuladas por el jurado; todo ello conforme a lo dispuesto en el Reglamento de Estudios de Postgrado vigente.

2º Finalizada la defensa pública del trabajo, el jurado decidió **APROBARLO** por considerar, sin hacerse solidario de las ideas expuestas por la autora, que se ajusta a lo dispuesto y exigido en el Reglamento de Estudios de Postgrado.



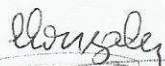
Para dar este veredicto el jurado estimó que este trabajo representa un estudio descriptivo pionero en Venezuela sobre las comunidades de meiofauna de ríos grandes. Adicionalmente, se contribuye con una posible aplicabilidad de la meiofauna como bioindicadores de los ecosistemas lóticos venezolanos, particularmente de un área modelo de desarrollo socioeconómico del país, como lo es el eje Orinoco-Apure.

En fe de lo cual se levanta la presente acta a los treinta días del mes junio del año dos mil diecisiete, dejándose también constancia de que, conforme a lo dispuesto en la normativa jurídica vigente, actuó como coordinador del jurado el tutor Dr. José Vicente Montoya.

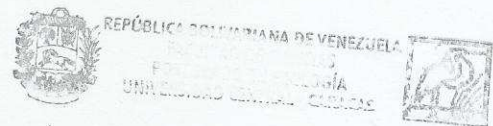
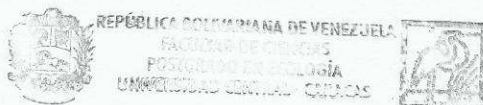
Firma del jurado examinador

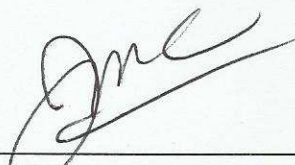


Dra. Carmen Rodríguez
C.I 6.349.490 (UC)



Dr. Ernesto González
C.I 5.964.571 (UCV)





Dr. José Vicente Montoya
C.I 11.984.061 (IVIC)

RESUMEN

La meiofauna es un grupo muy abundante y diverso taxonómicamente, tanto en sistemas marinos como de agua dulce. Son muy importantes, ya que además de su abundancia y diversidad constituyen conexiones entre los recursos basales y los niveles tróficos superiores, ejercen efectos directos e indirectos en el reciclaje de nutrientes y aumentan la estabilidad de las tramas tróficas en los ecosistemas lóticos. Por otra parte, la colonización rápida de estos organismos en respuesta a perturbaciones es otro factor importante tanto en la estructuración de las comunidades meiobentónicas, como indicador de calidad ambiental. En este trabajo se caracterizó la distribución espacio-temporal en relación a cuatro periodos hidrológicos (aguas bajas, aguas en ascenso, aguas altas y aguas en descenso), y los patrones de colonización de la comunidad de meiofauna en las playas arenosas del sector Isla Apurito (río Apure, Venezuela) relacionado con el detrito vegetal presente en el río. Se observaron rizópodos, nemátodos, rotíferos, ácaros, anélidos (oligoquetos) copépodos, ostrácodos, quironómidos, cladóceros, y gastrótricos con mayor predominancia de los tres primeros grupos. Las mayores abundancias de los organismos se observaron en la etapa de aguas bajas y disminuyeron drásticamente con el aumento progresivo del nivel del agua durante las etapas del ciclo hidrológico, siendo el perfil superficial del sedimento entre 0 – 5 cm donde se localizaron las mayores abundancias. Por otra parte los oligoquetos, rotíferos y copépodos fueron los mejores colonizadores de las cámaras de incubación, evidenciándose el rápido retorno a valores de estructura y composición de comunidades similares a la comunidad adyacente no manipulada. Los aportes de este trabajo contribuyen al uso potencial de la meiofauna para monitorizar los cambios ambientales que se esperan en los ecosistemas fluviales del área de influencia del eje Orinoco-

Apure (planteado como uno de los ejes de desarrollo socioeconómico del país).

Palabras claves: meiofauna, ciclo hidrológico, colonización, distribución vertical.

**A mi Madre,
y su eterno ejemplo de perseverancia...**

Agradecimientos.

Quiero agradecer especialmente a mi tutor, José Vicente Montoya por su paciencia y constancia en la guiatura de éste trabajo, tramitación de recursos necesarios para la elaboración del trabajo en campo y en el laboratorio, por sus invaluable aportes a mi formación científica y humanística. También quiero agradecerle por la confianza depositada en mi persona en cuanto a la ejecución y finalización de este trabajo, permitiéndome trabajar con independencia y flexibilidad en cuanto al tiempo de ejecución. Todos estos elementos fueron fundamentales para el logro de esta meta profesional.

A la coordinación del postgrado en Ecología del IZET-UCV, Profas Yadira Rangel y Estrella Villamizar, especialmente quiero agradecer a la secretaria Herminia por su atención amable e información constante y oportuna relacionadas a los trámites administrativos correspondientes tanto a inscripciones, solvencias etc. en cada periodo lectivo como lo correspondiente al requisito final de la presentación del trabajo de grado.

A los jurados evaluadores que participaron tanto en el proyecto como en el trabajo final, Prof Ernesto Gonzáles, Profa Evelyn Zoppi, Profa Belkys Pérez y Profa Carmen Rodríguez por sus observaciones de acuerdo a cada área de su especialidad y sugerencias que contribuyeron en mejoras del manuscrito final.

Al Departamento de Biología, mi alma mater, especialmente Prof Doménico Pavone y Profa Pimali Felibert por facilitarme la capacidad instalada de los laboratorios de docencia de Biología Vegetal y el

laboratorio de investigación en Biología Celular y Molecular para la realización de la granulometría y la identificación de los organismos de la meiofauna respectivamente. También al Prof Mario Palacios por sus atenciones a mis inquietudes con la estadística.

Al Centro de Química del IVIC, por su colaboración en las determinaciones de Carbono y Nitrógeno del detrito vegetal empleado en el ensayo de colonización de la meiofauna.

A el apoyo logístico brindado por el IVIC, especialmente a los conductores de las misiones que me trasladaron al área de muestreo en todas las ocasiones de muestreo y, estuvieron siempre atentos a la integridad de los participantes y la mía propia.

A Nayibe por su amistad y cooperación tanto personal como institucional desde su laboratorio en la Unellez, para la ejecución conjunta de nuestras salidas de campo. Junto a ella también quiero agradecer a sus dos hijas Oriana y Lorennys, por recibirme en su casa en San Fernando de Apure, apoyo logístico sustancial para la realización de los trabajos en campo.

A la familia Pulido Sr Rafaelito y Sra Elia, sus hijos, nueras y nietos: Fredy Anita y Anny, Moises, Rosita y Josue por adoptarme como parte de su familia y ofrecerme estancia y tanto calor humano durante el tiempo de pernocta en la Isla Apurito. Especialmente al sr Rafaelito Pulido quien hizo posible la navegación del río durante el tiempo de estudio.

A mis amigas del laboratorio, Nayibe, Tere, Leidy, Daniela por todos los momentos compartidos durante mi estancia en el IVIC, que sin duda formaron parte importante en el desarrollo de éste trabajo.

A mis estudiantes de la Universidad de Carabobo, Naimelys, Wendy, Gabriela, Maires y, Julieta por su apoyo en la identificación de los organismos de la meiofauna.

A mi compañero de Vida, Douglas Mora por su invaluable y oportuno soporte emocional, cooperación y comprensión en esta etapa y meta cumplida. Y no menos importante a mi nueva compañerita de Vida, mi Roraima Bella!! por su inconsciente pero muy valorable cooperación en la etapa final de éste trayecto.

CONTENIDO.

Índice de figuras.....	12
Índice de cuadros.....	15
INTRODUCCIÓN.....	16
JUSTIFICACIÓN.....	18
ÁREA DE ESTUDIO.	19
CAPITULO I.	26
Caracterización de las comunidades de meiofauna del río Apure, estado Apure Venezuela.	26
I.1. Introducción.	26
I.2. Objetivos.....	29
I.3. Hipótesis.....	30
I.4. Materiales y métodos.....	31
I.4.1. Colección y preservación de muestras bentónicas de meiofauna. ...	31
I.4.2. Extracción de meiofauna.	32
I.4.3. Identificación de taxa.	32
I.4.4. Caracterización del hábitat.	33
I.4.5. Distribución vertical de la meiofauna.	34
I.4.6. Análisis estadísticos.	35
I.5. Resultados.....	36

I.6. Discusión.	52
I.7. Conclusiones.	60
CAPITULO II.	62
Efecto de la adición de detrito vegetal sobre la dinámica de colonización de meiofauna en sedimentos axénicos en playas de arena del río Apure, Edo. Apure, Venezuela.	62
II.1. Introducción.	62
II.2. Objetivos.....	65
II.3. Hipótesis.....	66
II.4. Materiales y métodos.....	67
II.4.1. Ensayo de colonización.	67
II.4.2. Procesamiento de las muestras de meiofauna.	70
II.4.3. Parámetros hidrológicos.	70
II.4.4. Cambio de peso seco del detrito vegetal	70
II.4.5. Análisis de los datos.	71
II.5. Resultados.....	72
I.6. Discusión.	81
II.7. Conclusiones.	87
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	88

Índice de figuras.

Figura I.1. Dispositivo muestreador y forma de colectar la muestra de meiofauna (Tomado de Higgins y Thiel, 1988).	31
Figura I.2. Variación de la abundancia total de la meiofauna por metro cuadrado en las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure, en relación al ciclo hidrológico.	37
Figura I.3. Promedio de las abundancias de los grupos que componen la meiofauna por metro cuadrado en todas las playas muestreadas del sector Isla Apurito, río Apure durante el estudio. Otros están representados por ostrácodos, quironómidos, cladóceros, y gastrótricos	36
Figura I.4. Promedio de la variación de las abundancias de los principales grupos de la meiofauna por metro cuadrado en las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure, en relación al ciclo hidrológico.	38
Figura I.5. Análisis de escalamiento multidimensional de los ensamblajes de la meiofauna en las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure, en relación al ciclo hidrológico.	39
Figura I.6. Abundancia total de la meiofauna por cm ³ en las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure, en relación a su distribución vertical y el ciclo hidrológico.	41
Figura I.7. Promedio de las abundancias de los grupos de la meiofauna por cm ³ en las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure, en relación a su distribución vertical y el ciclo hidrológico.	43

Figura I.8. Análisis de escalamiento multidimensional de los ensamblajes de la meiofauna en las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure, en relación a la distribución vertical.	44
Figura I.9. Variación de Chl- <i>a</i> y Feofitina en la superficie del sedimento (0–2cm) de las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure en relación al ciclo hidrológico.	45
Figura I.10. Composición química de los sedimentos de las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure en relación al perfil vertical y al ciclo hidrológico. (A) Porcentaje de carbono (B) µg de Fósforo por gramo de suelo.	46
Figura I.11. Diagrama de arena, limo y arcilla de los sedimentos de las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure en relación al ciclo hidrológico y el perfil vertical.....	47
Figura I.11. Continuación. Diagrama de arena, limo y arcilla de los sedimentos de las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure en relación al ciclo hidrológico y el perfil vertical.	48
Figura II.1 Cámara de pvc con ventanillas de malla de 500 µm de apertura con sedimentos axénicos y detrito vegetal (A). Esquema de la distribución de las cámaras de incubación en una playa arenosa del río Apure en el ensayo de colonización (B).	68
Figura II.2. Porcentaje de Carbono, Nitrógeno (A) y relación Carbono:Nitrógeno (B) en hojas de <i>Eichhornia crassipes</i> (Bora) y <i>Paspalum repens</i> (Paja de agua).	72
Figura II.3. Proporción de la masa remanente del detrito vegetal dispuesto en las cámaras de incubación.	73

Figura II.4 Parámetros hidrológicos medidos durante el período de incubación.....	73
Figura II.5. Abundancia total de los organismos de la meiofauna en sedimento axénico de acuerdo a los diferentes tipos de tratamientos en el experimento de incubación	75
Figura II.6. Colonización de la meiofauna en las cámaras de incubación correspondientes a los tratamiento con hojas de Paja, Bora, Bora y Paja combinadas y, los controles 1 (malla 500 μ m sin detrito vegetal) y control 2 (malla 40 μ m Bora + Paja).	78
Figura II.7. Abundancia de los organismos de la meiofauna correspondiente a la comunidad adyacente a las cámaras de incubación.....	80
Figura II.8. Análisis de escalamiento multidimensional y disimilaridad de los ensamblajes de la meiofauna en las cámaras de incubación y la comunidad adyacente.	81

Índice de tablas.

Tabla I.1. Análisis de similaridad ANOSIM de los ensamblajes de la meiofauna de acuerdo a las etapas del ciclo hidrológico. $R = 0,4563$ y $p < 0,0001$	39
Tabla I.2. Análisis de similaridad “ANOSIM” de la meiofauna en las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure, en relación a la distribución vertical.	41
Tabla I.3. Comparación <i>a posteriori</i> por pares de Mann-Whitney.....	42
Tabla I.4. Cantidad de materia orgánica y Porcentajes de arenas y fango de los sedimentos de las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure en relación al ciclo hidrológico y el perfil vertical.	49
Tabla I.5. Coeficientes de correlación de Spearman entre variables de nutrientes y textura del sedimento con respecto a variables diversidad.	51
Tabla II.1. Condiciones de los tratamientos de las cámaras de pvc para el ensayo de colonización.....	69

INTRODUCCIÓN

Las comunidades en los ríos son clasificadas de acuerdo a varios criterios, uno de los más utilizados es en función del lugar donde habiten, ya sea en la columna de agua, en el fondo u otros hábitats asociados. En este sentido, las comunidades bentónicas están referidas a aquellos organismos que habitan en el fondo de los ecosistemas acuáticos, ya sea en el intersticio entre el agua y la arena o epibentónicos sobre objetos sumergidos. En cuanto a su tamaño, las comunidades bentónicas se clasifican en macrofauna (invertebrados con tamaño corporal mayor a 500 μm), meiofauna (invertebrados y protozoos con tamaño corporal comprendido entre 42 μm - 500 μm) y, microfauna formada por protozoos pequeños, hongos y bacterias (Fenchel, 1978; Higgins y Thiel, 1988). En particular para la meiofauna marina, Giere (1993) considera 1000 μm el límite superior para el tamaño corporal y 63 μm para el límite inferior. En este trabajo se considera 500 μm para establecer el límite superior de los organismos de la meiofauna lótica y 63 μm para el límite inferior.

Taxonómicamente la meiofauna se encuentra representada por un gran número de filos, a saber, rizópodos, cilióforos, cnidarios, platelmintos (Turbellaria), gnatostomúlidos, nemertinos, nemátodos, gastrótricos, quinorrincos, priapúlidos, loricíferos, rotíferos, sipuncúlidos, moluscos, anélidos, tardígrados, artrópodos y, equinodermos. La meiofauna marina presenta mayor diversidad, con respecto a la meiofauna lótica, dado que todos los filos antes mencionados se encuentran representados en la meiofauna marina. Por su parte, la meiofauna lótica frecuentemente incluyen a rizópodos, cilióforos, así como invertebrados pequeños de los grupos de microturbelarios, nemertinos, nemátodos, gastrótricos, rotíferos, anélidos,

tardígrados, microcrustáceos, ácaros, cnidarios y algunos insectos (quironómidos, plecópteros y tricópteros) (Robertson y col., 2000a).

El grupo de la meiofauna está dividido a su vez en dos grupos; meiofauna permanente y meiofauna temporal. Las comunidades de meiofauna permanente son aquellos grupos cuyo tamaño corporal permanece entre los límites establecidos durante todo su ciclo de vida, mientras que los grupos de la meiofauna temporal, solo presentan etapas iniciales en su ciclo de vida lo suficientemente pequeños como para incluirse en tamaños establecidos para la meiofauna (Giere, 1993). La meiofauna lótica temporal está caracterizada por cnidarios y algunos artrópodos y, la meiofauna marina temporal por algunos priapúlidos, moluscos y equinodermos (Robertson y col., 2000a). Westheide (1986) y Warwick (1989) sugieren que la meiofauna constituye el grupo de invertebrados más primitivo y que debido a la intensidad de las interacciones de depredación y competencia de estos organismos se originaron los macroinvertebrados, a través del desarrollo de diferentes características del ciclo de vida como por ejemplo las larvas planctónicas, el desarrollo de huevos de mayor tamaño, entre otras.

Por otra parte, los organismos de la meiofauna son muy importantes en el flujo de energía en los ríos; debido a su elevada abundancia y riqueza, pudiendo representar hasta un 95% de los animales bentónicos (Schmid-Araya y Schmid, 2000). En cuanto a los estudios de tramas tróficas de los ríos, los organismos de la meiofauna son elementales, ya que están incluidos en todos los compartimientos funcionales y representan conexiones importantes entre los recursos basales y los niveles tróficos superiores a través del reciclaje de nutrientes, la biopertubación, la depredación y la excreción de desechos metabólicos (Perlmutter y Meyer, 1991; Giere, 1993; Traunspurger y col., 1997). En el río Cinaruco, Winemiller y col., (2014) a través de experimentos de exclusión en hábitats del litoral, demostraron que

la exclusión de meiofauna tuvo mayor efecto sobre la acumulación de materia orgánica particulada en comparación con la exclusión de peces. Además describen que la meiofauna compite con los peces por la materia orgánica en el litoral, la cual es un recurso basal clave para la trama trófica de los ecosistemas lóticos.

Debido a la función preponderante que los organismos de la meiofauna cumplen en los ríos y los escasos estudios realizados en los ríos tropicales, este trabajo pretende describir la composición, dinámica temporal y distribución vertical, así como evaluar el efecto de la adición de detrito vegetal sobre la dinámica de colonización de la meiofauna en las playas arenosas del río Apure, sector Isla Apurito (estado Apure, Venezuela).

JUSTIFICACIÓN

La importancia de los invertebrados bentónicos que componen la meiofauna está referida a varios aspectos. En primer lugar, estos organismos presentan una abundancia y diversidad taxonómica muy elevada, tanto en sistemas marinos como en agua dulce. Constituyen una herramienta rápida y viable para el biomonitoreo de los ecosistemas acuáticos a través de índices tales como el índice de nemátodos/copépodos harpacticoideos basado en la influencia que tienen los cambios químicos y físicos en la abundancia meiofaunal y en su diversidad (Rafaelli y Mason, 1981). También han sido útiles para evaluar la ecotoxicidad de derrames petroleros en ecosistemas marinos, en particular la de derivados del petróleo como la orimulsión (Suderman y Thistle, 2003). Por otra parte, existe evidencia que establece que las conexiones de los organismos de la meiofauna entre los recursos basales y los niveles tróficos superiores, así como los efectos indirectos en el reciclaje de nutrientes, aumentan la complejidad en los estudios de tramas

tróficas y por ende influyen en las propiedades de los ecosistemas lóticos (Schmid-Araya y Schmid, 2000; Schmid-Araya y col., 2002).

Además, es relevante destacar que los trabajos de investigación sobre meiofauna en su mayoría están relacionados con ambientes marinos, mientras que los sistemas lénticos y lóticos han recibido menor atención, así como los trabajos realizados en zonas templadas superan a los realizados en zonas tropicales (Robertson y col., 2000b). En cuanto al Neotrópico, se observa que la mayor proporción de trabajos publicados en relación a la meiofauna, han sido realizados en sistemas marinos. Los trabajos que estudian la meiofauna venezolana son muy escasos y los que se encuentran publicados relacionan patrones de variación temporal y espacial de los organismos que componen la meiofauna marina (Woods y Tietjen, 1985; Vásquez y col., 2010; Liñero y col., 2013). De la meiofauna de agua dulce venezolana sólo se destacan los trabajos de Prejs y Prejs (1992), en los esteros y préstamos de la cuenca de drenaje del río Apure y, el trabajo realizado en el río Cinaruco por Winemiller y col., (2014) en el cual se describe una lista extensa de taxa para la meiofauna de este río y sus lagunas.

En este sentido, el presente trabajo permitió someter a prueba ciertas hipótesis, con la finalidad de discernir sobre los factores que estructuran las comunidades de meiofauna y el efecto de la adición de detrito vegetal sobre la dinámica de colonización de los organismos que la componen, en sistemas lóticos tropicales.

ÁREA DE ESTUDIO.

El río Apure tiene sus nacientes en la Cordillera de los Andes; constituye el afluente venezolano con la cuenca más extensa del río Orinoco y, a su vez, los mayores afluentes del río Apure lo constituyen los ríos

Portuguesa, Guárico y el Uribante (Montoya y col., 2017). El río Apure tiene una longitud que supera los 700 km desde su nacimiento en los Andes venezolanos hasta su desembocadura en el río Orinoco (Cressa y col., 1993). Específicamente, los muestreos se realizaron en las playas arenosas de la Isla Apurito, ubicada en la planicie inundable de la cuenca baja del río Apure (Figura 1). Esta planicie inundable se caracteriza por presentar un delta interno de 70.000 Km² el cual se formó por la deposición de sedimentos aluviales ricos en nutrientes arrastrados desde la Cordillera Andina hasta la zona baja de la cuenca. Por consiguiente sus aguas son clasificadas como aguas blancas, ya que se distinguen por ser aguas turbias con alto contenido de nutrientes, alta carga de sólidos suspendidos, una alta conductividad (> 60µS/cm), iones (> 20 mg/l) y un pH cerca de la neutralidad (6,78) (Lewis y col., 1995).

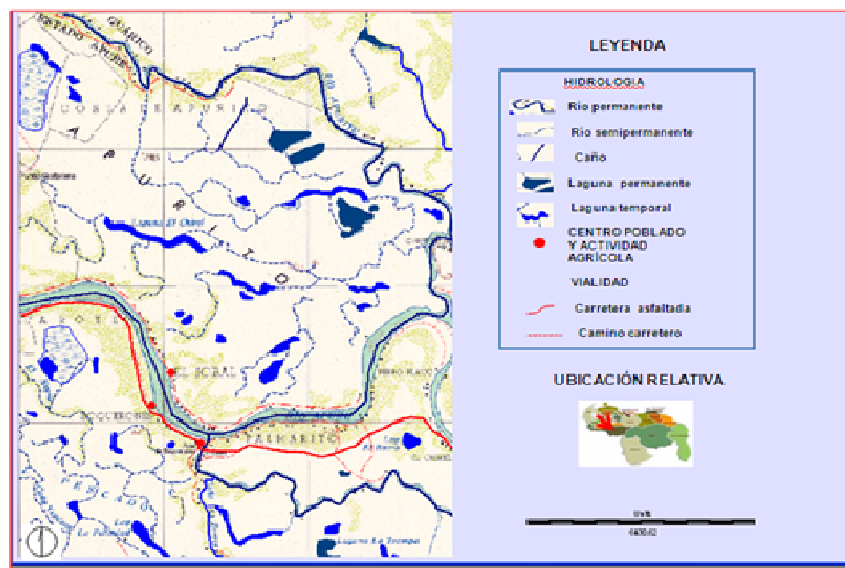


Figura 1. Área de estudio, río Apure, sector Isla Apurito.

En las inmediaciones de la Isla Apurito, el río Apure es navegable durante todo el año, y se estima que el orden del río en dicho tramo es mayor a 8, observándose los cuatro períodos hidrológicos característicos de los grandes ríos suramericanos: aguas bajas (ABA), aguas en ascenso (ASC), aguas altas (ARR) y aguas en descenso (DESC). En la fase de aguas bajas, el canal principal del río y los diferentes espacios acuáticos (meandros, lagunas, caños) se encuentran desconectados. La fase de aguas en ascenso es el período de transición cuando el nivel del agua se incrementa progresivamente. El período de aguas altas comienza cuando el nivel del agua sobrepasa el albardón, se desborda hacia la planicie inundable y el río alcanza sus niveles máximos y los cuerpos de agua se encuentran conectados entre sí. Por último, durante el período de aguas en descenso es cuando el nivel de agua del río disminuye y la planicie de inundación se comienza a secar y a desconectar del río (Figura 2).

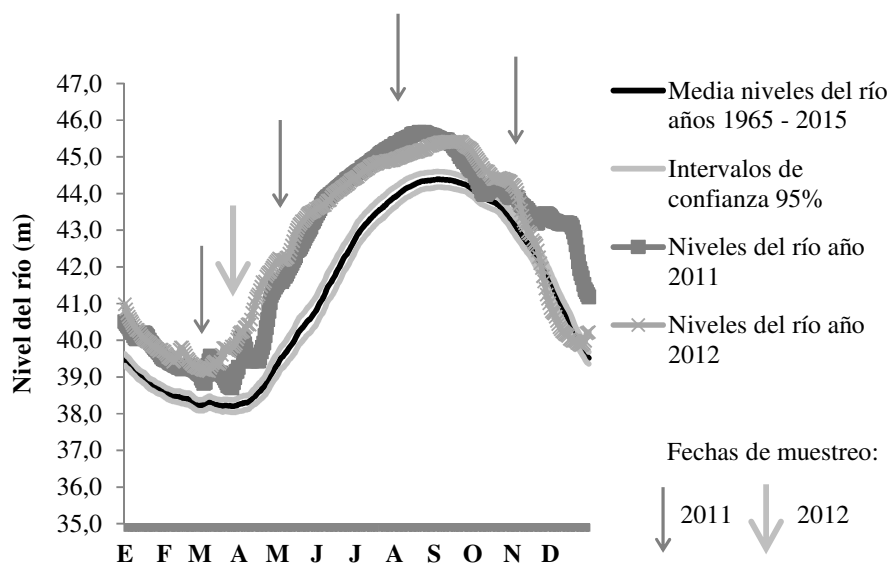


Figura 2. Hidrograma del río Apure. Se presentan las diferentes fases hidrológicas del ciclo anual de inundación: aguas bajas (enero - marzo), aguas en ascenso (abril

- junio), aguas altas (julio - septiembre) y aguas en descenso (octubre - diciembre). Las flechas finas representan los muestreos en cada una de las fases hidrológicas y la flecha gruesa muestra la fecha de realización del ensayo de colonización de meiofauna (Datos históricos INAMEH entre los años 1965 - 2015).

Las playas arenosas muestreadas en la isla Apurito fueron aquellas denominadas por los lugareños como: Diamantico, Manglarote, Cueva e´ Sapo, Palmarito y Chirere (Figura 3). Dichas playas son de sedimentos predominantemente arenosos y es común que se inunden durante el avance de la inundación de cada ciclo hidrológico, a partir del ascenso de aguas. Las playas de arena de los ríos grandes, comúnmente presentan una conformación estructural geomorfológica determinada por las condiciones hidráulicas, en las que a medida que el borde agua-terrestre se mueve a porciones más altas de las barras de arena se evidencia la deposición de material fino ocurriendo principalmente en aguas altas y descenso de aguas (Montoya y col., 2014). Los muestreos correspondientes a la dinámica temporal y la distribución vertical de los organismos de la meiofauna fueron realizados en cada una de las cuatro etapas del periodo hidrológico del año 2011. Por su parte, el experimento donde se evaluó el efecto de la adición de detrito vegetal sobre la dinámica de colonización, se realizó a finales del mes de marzo del año 2012 (aguas bajas) (Figura 2).



Figura 3. Imagen satelital playas muestreadas: Diamantico, Manglarote, Palmarito y Chirere en el año 2011.

Es importante destacar que en la planicie inundable de la Isla Apurito, prevalece una vegetación de sabana, formada por una mezcla de especies, de forma herbácea, pastizales, matorrales y arbustos. Se caracteriza por tener un clima tropical lluvioso de sabana (Aw), dominado por los vientos alisios del noreste y la migración latitudinal de la zona de convergencia intertropical, presenta una marcada variación mensual de las precipitaciones, con una estación lluviosa entre los meses de abril a octubre con el máximo pico de precipitación en julio y una fuerte sequía los meses restantes cuyas temperaturas altas durante todo el año pueden alcanzar hasta 28 °C (Figura 4), y una humedad relativa media en marzo y alta en agosto (Duno y col., 2007; Montoya y col., 2017).

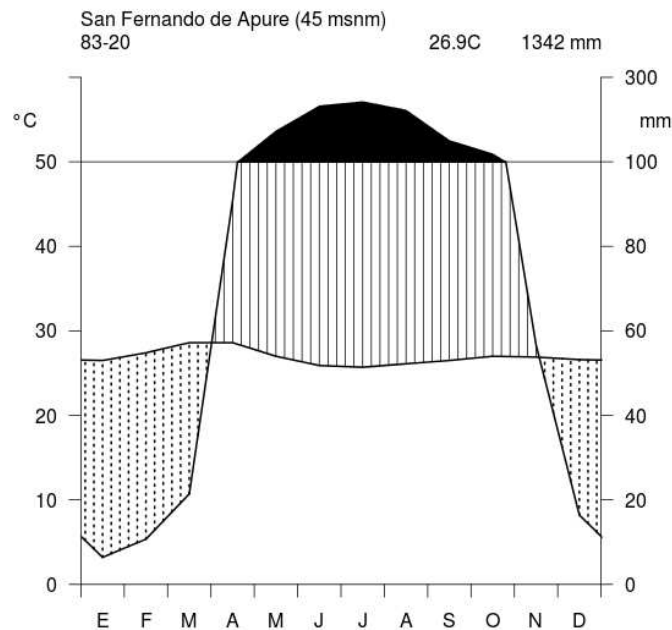


Figura 4. Climadiagrama de la estación San Fernando de Apure. (Tomado de: Montoya y col., 2017).

Dado el régimen de inundación determinado por el ciclo hidrológico del río Apure, los pobladores de la Isla Apurito entre sus actividades productivas de subsistencia y comerciales, combinan la ganadería en la sabana y el cultivo de algunas legumbres y hortalizas en la vega del río durante la época de aguas bajas, así como la pesca continental artesanal principalmente de coporo y bagre rayado. En la temporada de lluvias, cuando los ecosistemas acuáticos se expanden hacia las sabanas inundables, la pesca se hace más difícil por la dispersión de los peces hacia las zonas inundadas y por lo general los pescadores se dedican a otras actividades como el trabajo en hatos, la albañilería y a la reparación de artes de pesca y embarcaciones para la siguiente temporada (Montoya y col., 2017).

Por último el río Apure es de gran importancia para la política territorial actual del Estado venezolano, puesto que el eje Orinoco-Apure constituye una alternativa de desconcentración territorial y desarrollo económico desde el potencial agrícola, minero, forestal, petrolero y pesquero que representan la franja media y sur del país, descrito en el Plan Nacional Territorial del País 2000 y redimensionado en el Plan de la Patria 2013 - 2019.

CAPITULO I.

Caracterización de las comunidades de meiofauna del río Apure, Estado Apure Venezuela.

I.1. Introducción.

El término meiofauna es utilizado desde que Mare en 1942 acuñó el prefijo meio a los organismos bentónicos que pasaban a través de un tamiz de 500 μm , y eran retenidos en uno de 42 μm (Fenchel, 1978). La variación en cuanto a la forma y complejidad biológica que presentan los organismos de la meiofauna, hacen difícil determinar los límites superior e inferior universales en cuanto al tamaño corporal de estos organismos. Otra definición de la meiofauna contempla un límite superior de 1000 μm e inferior de 63 μm , comúnmente utilizada para la meiofauna marina (Giere, 1993). En este trabajo se considera 500 μm para establecer el límite superior de los organismos de la meiofauna y 63 μm para el límite inferior.

Es usual encontrar que los nemátodos, rotíferos y oligoquetos son los organismos que dominan las comunidades de meiofauna en los ríos (Jordan y col., 1999; Reiss y Schmid-Araya, 2008). Otros trabajos han encontrado que numerosos quironómidos también pueden dominar las comunidades de meiofauna en ecosistemas de agua dulce (Prejs y Prejs, 1992; Robertson y col., 2000b). Por su parte, Reiss y Schmid-Araya (2008) reportan que en dos ríos contrastantes, uno ácido oligotrófico y el otro neutro rico en nutrientes al sur-este de Inglaterra, los ciliados dominan numéricamente las comunidades de meiofauna junto con los rotíferos.

La distribución de los organismos de la meiofauna se relaciona estrechamente con los factores fisicoquímicos del sedimento y del agua. Se

ha determinado que el flujo y las características del sustrato pueden influenciar la distribución espacial a pequeña escala de los organismos de la meiofauna (Swan y Palmer, 2000). En este particular el tamaño de los granos en muchos casos determinan los patrones de diversidad y abundancia de los taxa de meiofauna, siendo los granos de arena media y gruesa los que favorecen el establecimiento de una mayor diversidad de taxa (Vásquez y col., 2010), de tal manera que la heterogeneidad del sedimento en el lecho del río podría determinar los patrones de distribución de la meiofauna. Woods y Tietjen (1985) pudieron constatar que a escala pequeña (centímetros), tanto la variación horizontal como la variación vertical de los organismos de la meiofauna, se correlacionaba con la heterogeneidad detectada en los sedimentos, obteniendo mayores abundancias de organismos de meiofauna en las capas superiores (0 – 2 cm) del mismo, ya que en la superficie tanto el oxígeno como los recursos alimenticios se encuentran en mayor disponibilidad (Kotwicki y col, 2005).

El flujo de la corriente es el factor hidráulico más importante en el establecimiento y estructuración de las comunidades de la meiofauna. Cambios en el flujo conllevan a las comunidades bentónicas a permanecer en lugares de refugio, que en ríos pequeños se han encontrado en la zona hiporreica y sobre el lecho del río en lugares no sometidos a esfuerzos hidráulicos elevados (Lancaster y Hildrew, 1993; Schmid-Araya, 2000). En ríos grandes, las condiciones hidráulicas están determinadas por el régimen hidrológico, caracterizado por pulsos de inundación, lo que modifica el flujo gradualmente y permite que exista una estrecha relación entre el canal principal del río, caños y lagunas (Junk y col., 1989). Adicionalmente, la inundación de extensos espacios durante la temporada de lluvias y la reducción de la lámina de agua durante la temporada seca, permiten intercambios laterales de agua, sedimentos, minerales y organismos entre el canal principal del río y la planicie de inundación. Es así que se obtiene una

alta similaridad entre el canal principal del río y los diferentes ambientes acuáticos de la planicie de inundación en época de lluvias y heterogeneidad en época de sequía (Lewis y col., 2000; Montoya y col., 2006; Thomaz y col., 2007).

Adicionalmente, existe evidencia que correlaciona la dinámica poblacional de los organismos de la meiofauna con la disponibilidad de materia orgánica en los ríos. Robertson y Milner (2001), demostraron que la presencia y abundancia de materia orgánica se correlacionaba positivamente con el establecimiento de comunidades de meiofauna. Algunos trabajos atribuyen dicha relación a las conexiones de hábitat y alimento que la materia orgánica presenta con los organismos de la meiofauna, ya que muchos de estos organismos son detritívoros y se alimentan del circuito microbiano que se forma en las partículas de detrito (Perlmutter y Meyer, 1991) y muchos otros utilizan dicho recurso como refugio frente a la depredación y para la construcción de las estructuras que utilizan como vivienda (Lancaster y Hildrew, 1993; Lenting y col., 1997).

Otros factores que estructuran las comunidades de la meiofauna, obedecen a interacciones de tipo directa como competencia y depredación entre taxa de la meiofauna y de la meiofauna con otros grupos de niveles tróficos superiores e inferiores, e indirectas como la bioturbación (Schmid-Araya y Schmid, 2000). En relación a la competencia y depredación, muchos organismos de la meiofauna se alimentan sobre el circuito microbiano que se forma en las partículas de detrito sumergidas en el río y en la superficie de los sedimentos y, a su vez, constituyen presa de otros organismos de la meiofauna y organismos de niveles tróficos superiores (Perlmutter y Meyer, 1991; Schmid-Araya y Schmid, 2000; Ricci y Balsamo, 2000). También Winemiller y col. (2014), reportaron que posiblemente los organismos de la meiofauna compiten con los peces por recursos, ya que mediante experimentos realizados en el río Cinaruco observaron que tanto la

meiofauna como los peces afectaron la acumulación de materia orgánica y los ensamblajes de la meiofauna no variaron en respuesta a la exclusión de peces.

Por último, la bioturbación de los organismos de la meiofauna a través del pastoreo que éstos realizan sobre sedimentos, circuitos microbianos y estructuras construidas para vivienda, pueden incrementar la permeabilidad y flujo de oxígeno y nutrientes, ya que durante dicha actividad la meiofauna secreta desechos metabólicos, ricos en nitrógeno y/o fósforo, aprovechados para el crecimiento microbiano el cual es cosechado por la meiofauna posteriormente promoviendo el reciclaje de nutrientes y flujo de energía entre los recursos basales y los niveles tróficos superiores (Perlmutter y Meyer, 1991; Giere, 1993; Coull, 1999).

I.2. Objetivos.

El objetivo general de este capítulo fue caracterizar la comunidad de meiofauna en algunas playas del río Apure a lo largo de un ciclo hidrológico y su relación con los factores ambientales.

Los objetivos específicos:

1. Describir la composición de los grupos taxonómicos de la meiofauna con respecto a su abundancia en el río Apure.
2. Determinar los patrones de presencia y variación de abundancia de los organismos de la meiofauna en el río, en relación al ciclo hidrológico.
3. Determinar la distribución vertical de los organismos de la meiofauna en el sedimento del río.

4. Correlacionar la abundancia de los organismos de la meiofauna con variables físicas, químicas y biológicas asociadas al hábitat.

I.3. Hipótesis.

En cuanto a la composición de la comunidad de meiofauna, se espera que los organismos del grupo de los nemátodos sean los más abundantes, seguido por los rotíferos, oligoquetos y quironómidos (Prejs y Prejs, 1992; Jordan y col., 1999; Robertson y col., 2000b y Reiss y Schmid-Araya, 2008).

Se espera observar diferencias estacionales en la composición de la comunidad relacionadas con el ciclo hidrológico, observándose una disminución en las abundancias con el pulso de inundación, debido a que cambios progresivos en el nivel del caudal promueven la deriva de los organismos bentónicos siendo estos forzados a abandonar parches de hábitats que resultan desfavorables (Gibbins y col., 2007; Montoya y col., 2014).

Así mismo la mayor diversidad y abundancia de estos organismos se encontrarán en zonas donde prevalezca la heterogeneidad del sedimento, en particular en aquellas correspondientes a la fracción superficial del sedimento entre 0 y 2 cm (Woods y Tietjen, 1985; Vásquez y col., 2010). También se observará una progresiva disminución en riqueza y abundancia de taxa en aquellas secciones del sedimento correspondientes a las profundidades 2 – 5 y 5 – 10 cm (Palmer y Strayer, 1996).

Se evidenciará la relación entre la distribución de los organismos de la meiofauna y la disponibilidad de los recursos, a través de la correlación de los mismos con ciertos parámetros, tales como: clorofila, materia orgánica, cantidad de fósforo y carbono orgánico total. En este sentido a mayor

disponibilidad de recursos se espera mayor abundancia de la meiofauna (Perlmutter y Meyer, 1991; Lenting y col., 1997; Robertson y Milner, 2001).

I.4. Materiales y métodos.

I.4.1. Colección y preservación de muestras bentónicas de meiofauna.

Se colectaron núcleos de sedimento, a través de un dispositivo construido mediante jeringas de 60cc. Estos dispositivos (nucleadores) presentaron un área conocida de muestreo de 0,00049 m². El extremo anterior de la jeringa estuvo abierto y se presionó desde la superficie del sedimento hacia abajo hasta una profundidad de 10 cm. Con ayuda del embolo, en el extremo posterior de la jeringa, se retuvo el sedimento y se retiró el dispositivo (Figura I.1).

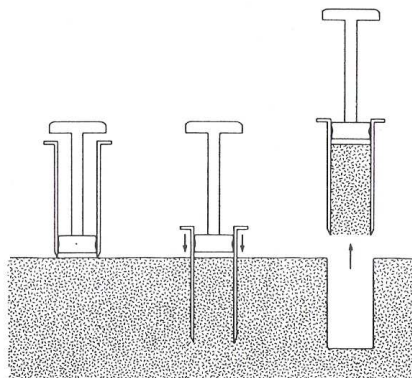


Figura I.1. Dispositivo muestreador y forma de coleccionar la muestra de meiofauna (Tomado de Higgins y Thiel, 1988).

En cada sitio de muestreo se colectaron 3 muestras compuestas constituidas por 5 núcleos cada una. Durante ABA se muestrearon 5 playas

(Diamantico, Manglarote, Cueva e´sapo, Palmarito y Chirere) en ASC 3 playas (Diamantico, Palmarito y Chirere) en ARR 2 playas (Palmarito y Chirere) y en DESC 4 playas (Diamantico, Manglarote, Cueva e`Sapo y Chirere). Las muestras fueron almacenadas en bolsas plásticas debidamente rotuladas y se les agregó cloruro de magnesio al 6% como agente narcotizante. Pasados 10 minutos se agregó suficiente solución de formalina al 10% para su preservación final al 5%. Las muestras se mantuvieron aisladas de cambios de temperatura en contenedores hasta su observación.

I.4.2. Extracción de meiofauna.

Para separar la fracción correspondiente a la meiofauna de las fracciones del sedimento (detrito, arena, partículas finas, etc), en primer lugar a cada muestra se le realizó un proceso de decantación (Higgins y Thiel, 1988). Para ello, se colocó la muestra de sedimento y se completó hasta 300 mL con agua filtrada en una fiola, se agitó vigorosamente y, pasados 5 segundos en reposo se separó la muestra de sedimento vertiendo cuidadosamente el sobrenadante sobre un tamiz de 500 μm y un tamiz de 63 μm . Este proceso se repitió de 10 a 15 veces hasta lograr una disminución de las partículas del sedimento.

Posteriormente, a la fracción del sedimento decantado sobre el tamiz de 63 μm , se realizó una separación a través de una centrifugación diferencial a 1000 rpm con una suspensión de sílica coloidal (Ludox TM, Sigma Aldrich). Para garantizar una separación eficiente de la fracción de meiofauna de las partículas más finas del sedimento (arcillas). Seguidamente a dicha fracción se le realizó posteriores lavados con agua destilada sobre un tamiz de 63 μm (Palmer y Strayer, 1996).

I.4.3. Identificación de taxa.

La identificación de los taxa se realizó a través de observación microscópica, mediante submuestras de 5 mL del extracto obtenido en la

separación con ludox. Para ello, se observaron submuestras teñidas con rosa de bengala. Se determinaron las abundancias de los principales phyla que componen a la meiofauna, mediante la guía de libros y claves taxonómicas de referencia (Higgins y Thiel, 1988; Giere, 1993).

I.4.4. Caracterización del hábitat.

En cada localidad de muestreo se colectaron 3 muestras para la caracterización del hábitat, a través de variables biológicas, físicas y químicas. Para la caracterización biológica se estimaron variables relacionadas con procesos biológicos de interés asociados al sedimento, a saber: clorofila-*a* (biomasa algal), feofitina y materia orgánica total de los sedimentos. Mientras que las variables correspondientes a la caracterización química del sedimento fueron la cuantificación de carbono y fósforo total. Por su parte, la caracterización física relaciona variables asociadas a la estructura del sustrato (granulometría). Todos los procedimientos utilizados para la caracterización del hábitat se realizaron siguiendo las instrucciones de manuales de referencia tales como los métodos estándares para análisis de aguas (APHA/AWWA/WEF, 2005), el manual de análisis limnológicos (Wetzel y Likens, 2000) y el manual de análisis sedimentológicos (Lewis y McConchie, 1994).

I.4.4.1. *Granulometría*: se tamizaron 80 gramos de sedimento seco a través de una batería de tamices seleccionados (2 mm, 1,4 mm, 1 mm, 710 μm , 500 μm , 250 μm , 180 μm , 63 μm y <63 μm) durante 15 minutos. Se pesó la porción de sedimento retenida en cada tamiz y se estimó el tamaño medio de los granos de cada muestra con el programa GRADISTAT 4.0 (Blott y Pye, 2001). Adicionalmente, se cuantificó la cantidad de materia orgánica total en cada fracción, siguiendo el procedimiento descrito más adelante para la materia orgánica total.

I.4.4.2. *Materia orgánica total*: se estimó mediante el método de pérdida por ignición, el cual consiste en determinar la diferencia de peso seco de una porción de sedimento antes y después de ser sometida a proceso de incineración en una mufla a 500°C por una hora (Lewis y McConchie, 1994).

I.4.4.3. *Clorofila*: se extrajeron los pigmentos fotosintéticos con etanol caliente al 90% y, la clorofila-*a* fue cuantificada espectrofotométricamente. Las concentraciones de clorofila-*a* fueron corregidas por feofitina (Hauer y Lamberti, 2007).

I.4.4.4. *Fósforo y carbono orgánico total*: se cuantificó la fracción de fósforo (método de digestión con mezcla binaria y análisis colorimétrico por método del ácido ascórbico) y carbono (método colorimétrico Walkley y Black) en muestras de sedimento (Lewis y McConchie, 1994).

Los análisis tales como, granulometría, materia orgánica total, fósforo y carbono orgánico total, fueron medidos en las diferentes profundidades colectadas (0 – 2 cm, 2 – 5 cm y, 5 – 10 cm) descritas más adelante en la distribución vertical. Con respecto a la clorofila-*a* solo se analizó en la primera capa extraída en el núcleo (0 – 2 cm).

I.4.5. Distribución vertical de la meiofauna.

Las muestras de sedimentos descritas en el apartado I.4.1, fueron separadas en tres secciones: de 0 – 2 cm, 2 – 5 cm y, 5 – 10 cm. Se tomaron 3 réplicas en cada lugar de colecta y fecha de muestreo. Estas muestras fueron debidamente preservadas en campo, para su posterior extracción e identificación en el laboratorio. Las abundancias fueron expresadas y estandarizadas por unidad de volumen para cada perfil de sedimento.

I.4.6. Análisis estadísticos.

La abundancia para cada taxa que componen a la meiofauna fue expresada de acuerdo al número de organismos por unidad de área (m^2). Se analizó la distribución de dichos datos, así como de las variables relacionadas con la caracterización del hábitat (física, química y biológica), a través de estadística descriptiva previo el cumplimiento del supuesto de la normalidad con la prueba de Kolmogorov-Smirnov-Lilliefors y Shapiro Wilk. Posteriormente se evaluó la relación entre las variables, empleando el coeficiente de correlación Spearman.

Para analizar el ordenamiento e interrelación de la meiofauna con respecto a las etapas del ciclo hidrológico y factores ambientales, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), cuya medida de distancia fue el índice de similaridad de Bray Curtis. Mientras que para evaluar la diferenciación de la meiofauna con respecto al perfil vertical se realizó un análisis de similaridad de una vía (ANOSIM), así como una prueba de Kruskal Wallis y la prueba *a posteriori* de comparación por pares de Mann-Whitney para explorar diferencias entre los grupos de la meiofauna de acuerdo a la distribución vertical utilizando las abundancias de meiofauna expresadas por unidad de volumen. Estos análisis fueron realizados usando el paquete estadístico PAST 2.0. (Hammer y col., 2001).

I.5. Resultados

Los ensamblajes de la meiofauna mostraron variación con relación al período hidrológico. La abundancia de la meiofauna fue máxima en la época de aguas bajas (111.433 org/m²), y disminuyó progresivamente en las siguientes épocas del ciclo hidrológico con valores entre 61.549 org/m² y 67.543 org/m² en aguas en ascenso y aguas altas, respectivamente, para finalmente conseguir las abundancias mínimas en el período de descenso de aguas (36.696 org/m²) (Figura I.2).

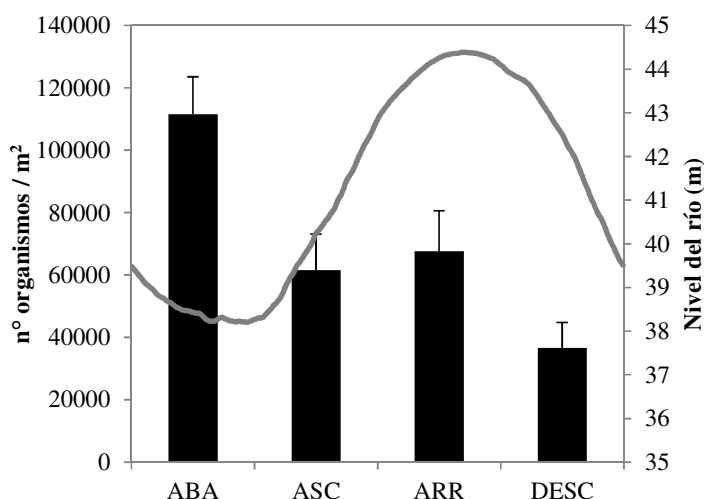


Figura I.2. Variación de la abundancia total de la meiofauna por metro cuadrado en las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure, en relación al ciclo hidrológico.

En relación a la composición de la comunidad de meiofauna de las playas arenosas del río Apure ubicadas en la isla Apurito, los taxa identificados fueron: rizópodos, nemátodos, gastrótricos, rotíferos, anélidos y artrópodos. Los organismos más abundantes fueron los rizópodos y nemátodos, seguido por rotíferos. En un orden de abundancia inferior se ubicaron los ácaros, anélidos (oligoquetos) y copépodos y, en menor

abundancia se observó, ostrácodos, quironómidos, cladóceros, y gastrótricos representando menos del 0,5% y en general agrupados como “otros” (Figura I.3).

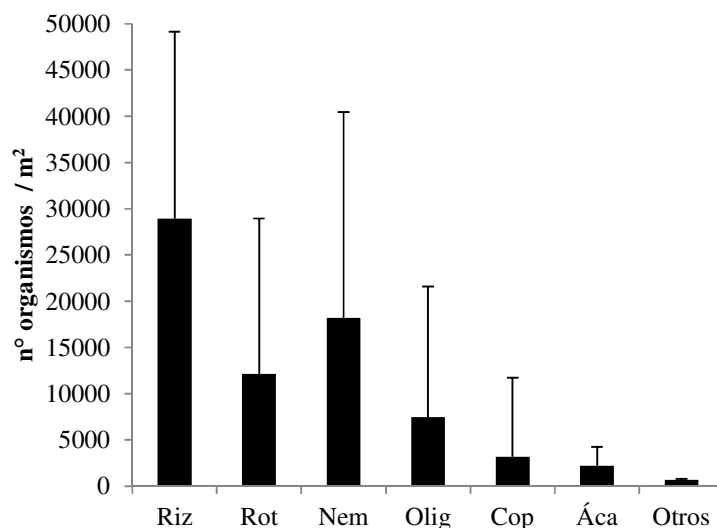


Figura I.3. Promedio de las abundancias de los grupos que componen la meiofauna por metro cuadrado en todas las playas muestreadas del sector Isla Apurito, río Apure durante el estudio. Otros están representados por ostrácodos, quironómidos, cladóceros, y gastrótricos.

Los rizópodos fueron los organismos más abundantes en la mayoría de los períodos hidrológicos, a excepción del segundo periodo donde fueron equivalentes a los nemátodos. Por su parte, los nemátodos fueron en segundo lugar los organismos más abundantes, aunque a partir del periodo de aguas altas fueron superados por los rotíferos; manteniéndose la tendencia que los ácaros, oligoquetos y copépodos se observaron en un segundo nivel de abundancias durante aguas bajas y disminuyeron drásticamente durante las etapas de aguas en ascenso y aguas altas. Los organismos agrupados en “otros” siguieron la tendencia general descrita (Figura I.4).

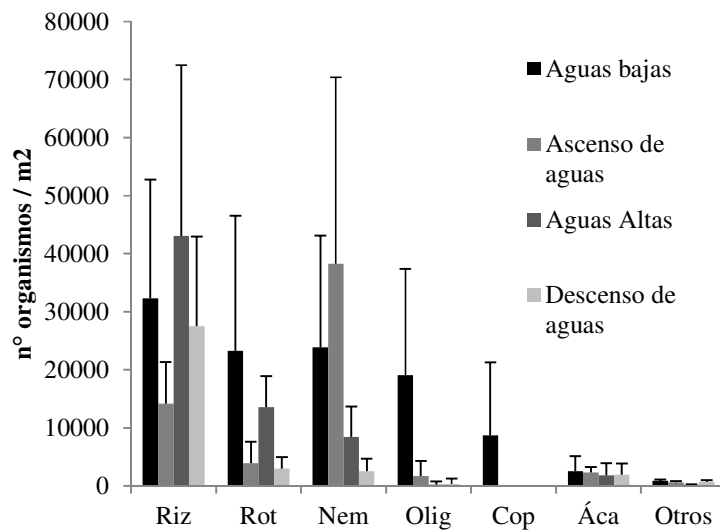


Figura I.4. Promedio de la variación de las abundancias de los principales grupos de la meiofauna por metro cuadrado en las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure, en relación al ciclo hidrológico.

A través del análisis de escalamiento multidimensional se pudo ver la tendencia a la formación de grupos entre las fases del ciclo hidrológico, evidenciándose mayor relación entre fases sucesivas, es decir, aguas bajas y aguas en ascenso se ordenaron en el espacio multidimensional cercanos entre sí, así como aguas altas y aguas en descenso (Figura I.5). Así mismo los resultados del análisis de similaridad ANOSIM complementan las diferencias de los ensamblajes de la meiofauna entre las fases del ciclo hidrológico, con $R = 0,4563$ y $p < 0,0001$ (Tabla I.1), ya que mediante este análisis con valores de p menores a 0,05 se rechaza la hipótesis nula y, por consiguiente, se evidencia la diferenciación entre los grupos de estudio (fases del ciclo hidrológico).

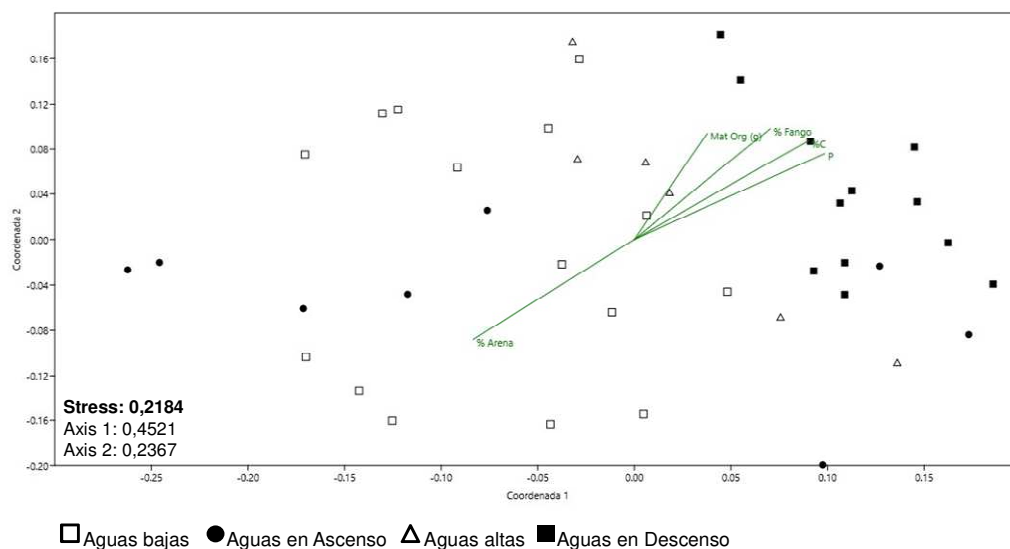


Figura I.5. Análisis de escalamiento multidimensional de los ensamblajes de la meiofauna en las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure, en relación al ciclo hidrológico.

Tabla I.1. Análisis de similitud ANOSIM de los ensamblajes de la meiofauna de acuerdo a las fases del ciclo hidrológico. $R = 0,4563$ y $p < 0,0001$.

	ABA	ASC	ARR
ABA			
ASC	0,0002		
ARR	0,0673	0,0028	
DESC	0	0,0001	0,0023

ABA: aguas bajas; ASC: aguas en ascenso; ARR: aguas altas; DESC: aguas en descenso.

Con respecto a la distribución vertical se observó mayor abundancia en el perfil superficial, durante las cuatro fases del ciclo hidrológico (Figura I.6). Particularmente, las abundancias de los rizópodos, nemátodos y rotíferos fueron favorecidas en dicho perfil durante las cuatro fases del ciclo hidrológico, mientras que los copépodos sólo fueron abundantes en el perfil superficial en el periodo de aguas bajas y sufrieron una drástica desaparición en las fases subsiguientes. Las abundancias de los oligoquetos y ácaros también disminuyeron con el aumento del nivel del río. Por su parte la aparición de los ostrácodos, cladóceros, quironómidos y gastrótricos fue ocasional entre las fases del ciclo hidrológico, en los perfiles superficial (0-2cm) y medio (2-5cm) (Figura I.7).

En relación a lo antes planteado, se observó que la distribución de los organismos de la meiofauna varía verticalmente en el sedimento, según la prueba de Kruskal Wallis con $p = 8,4 \times 10^{-89}$, evidenciándose mayor predominancia en los primeros centímetros de profundidad, específicamente el análisis de similaridad arrojó diferencias significativas entre los primeros 5 cm de profundidad con respecto al fondo (5 a 10cm) (Tabla I.2). Dicha diferencia probablemente la aporten los rizópodos y rotíferos, ya que de acuerdo a la comparación *a posteriori* por pares de Mann-Whitney fueron los únicos grupos que mostraron diferencias significativas en las profundidades estudiadas (Tabla I.3) aunque en la figura I.8 no se observa que los ensamblajes de la meiofauna tiendan a agruparse en el espacio multidimensional de acuerdo a la profundidad estudiada.

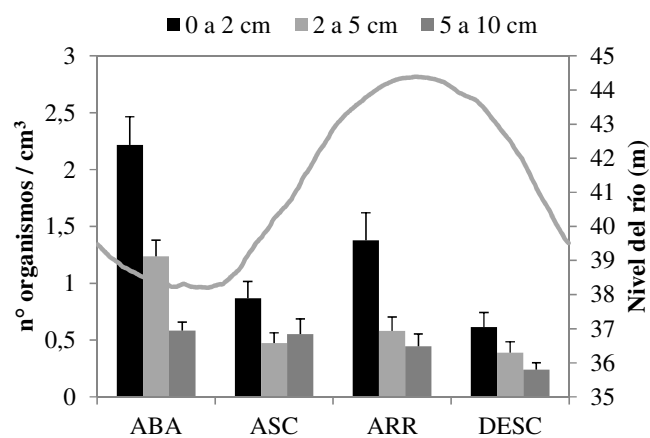


Figura I.6. Abundancia total de la meiofauna por cm^3 en las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure, en relación a su distribución vertical y el ciclo hidrológico.

Tabla I.2. Análisis de similitud “ANOSIM” de la meiofauna en las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure, en relación a su distribución vertical.

ABA	R : 0,2129 p <0,0001			ASC	R : 0,1017 p = 0,0574		
	Sup	Med	Fon		Sup	Med	Fon
Med	0,0893			Med	0,0659		
Fon	0	0,0091		Fon	0,0282	0,4881	
ARR	R : - 0,0955 p = 0,1263			DESC	R : - 0,1609 p = 0,0042		
	Sup	Med	Fon		Sup	Med	Fon
Med	0,1468			Med	0,1841		
Fon	0,0699	0,7160		Fon	0,0016	0,0775	

Nº PERMUTACIONES = 10000

Tabla I.3. Comparación de las abundancias de meiofauna en relación a su distribución vertical. Pruebas *a posteriori* por pares de Mann-Whitney.

	2 - 5	5 - 10 cm
Rizópodos 0 – 2 cm	1	0,02383
Rotíferos 0- 2 cm	1	0,0001368
Nemátodos 0 – 2 cm	1	0,5798
Oligoquetos 0 – 2 cm	1	1
Ostrácodos 0 – 2 cm	1	1
Cladóceros 0- 2 cm	1	1
Copépodos 0 – 2 cm	1	1
Ácaros 0 – 2 cm	1	1
Quironómidos 0 – 2	1	1
Gastrótricos 0 – 2 cm	1	1

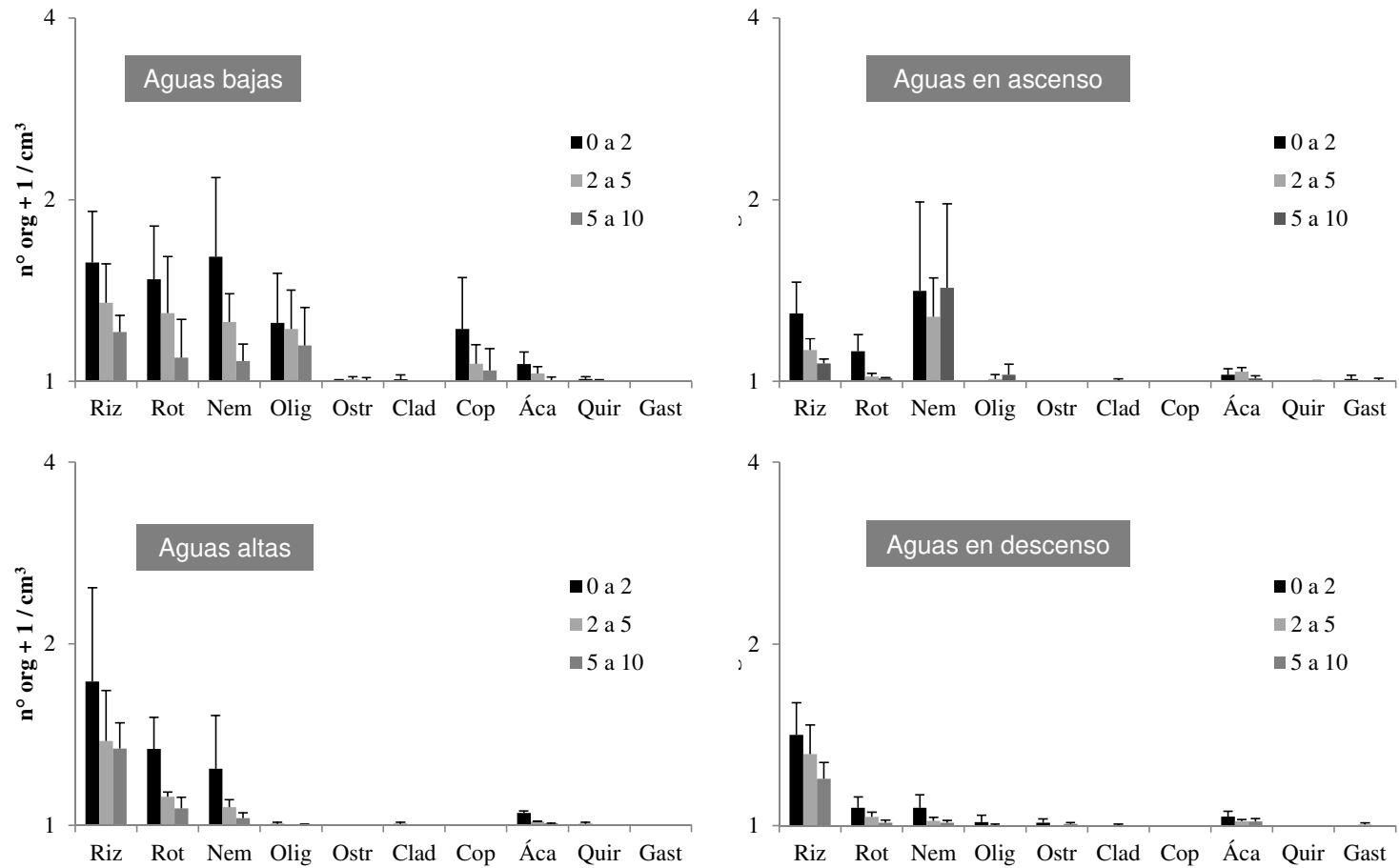


Figura I.7. Promedio de las abundancias de los grupos de la meiofauna por cm³ en las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure, en relación a su distribución vertical y el ciclo hidrológico.

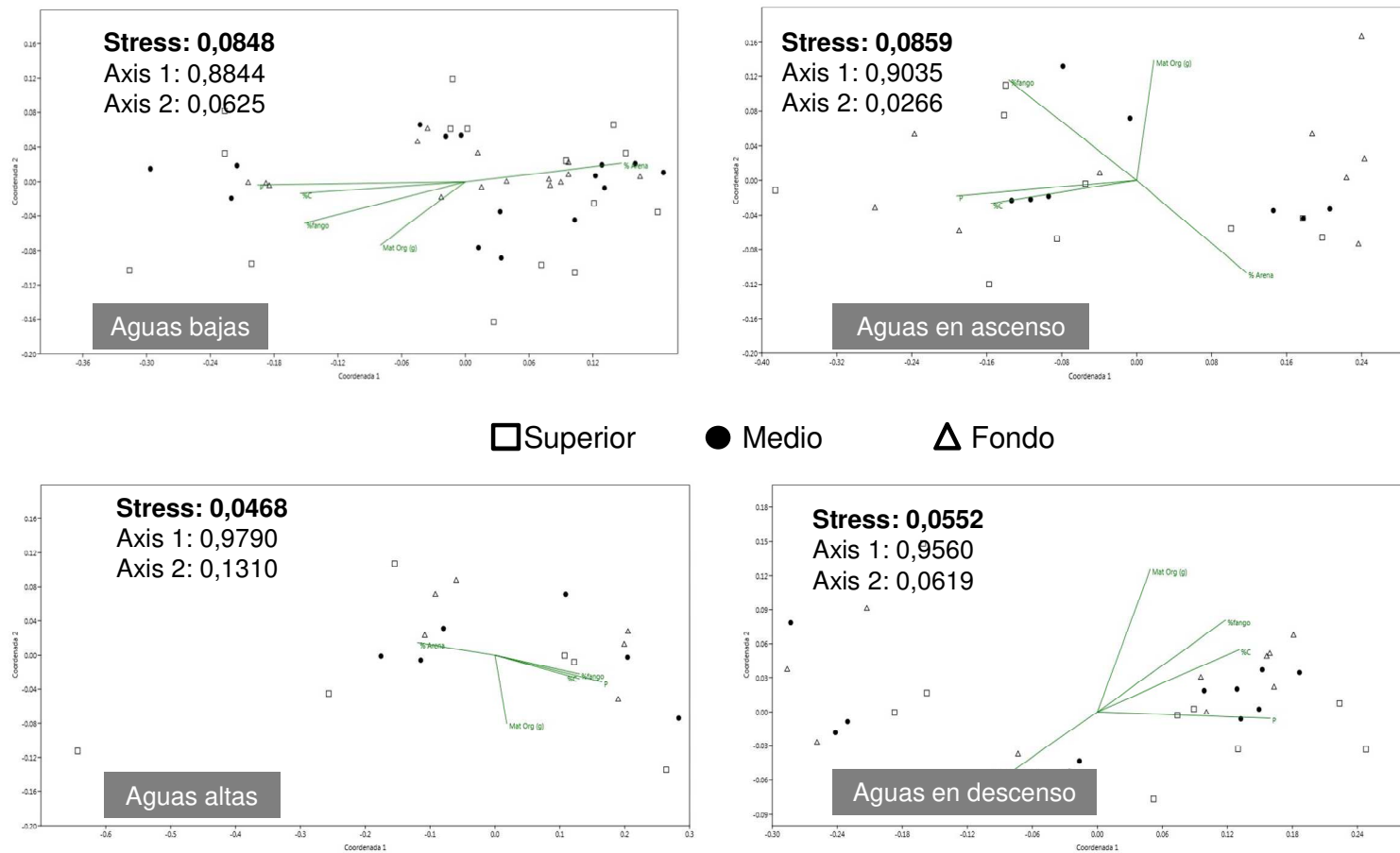


Figura I.8. Análisis de escalamiento multidimensional de los ensamblajes de la meiofauna en las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure, en relación a la distribución vertical.

En relación a la caracterización del hábitat se pudo ver que la clorofila-*a* fue baja y se detectó en aguas bajas, aguas en ascenso y aguas en descenso, mientras que la feofitina siempre fue superior a la clorofila-*a*, mostrando una tendencia a valores menores durante las fases de transición del ciclo hidrológico, a excepción de la fase de aguas altas en la cual se observó el máximo valor (Figura I.9).

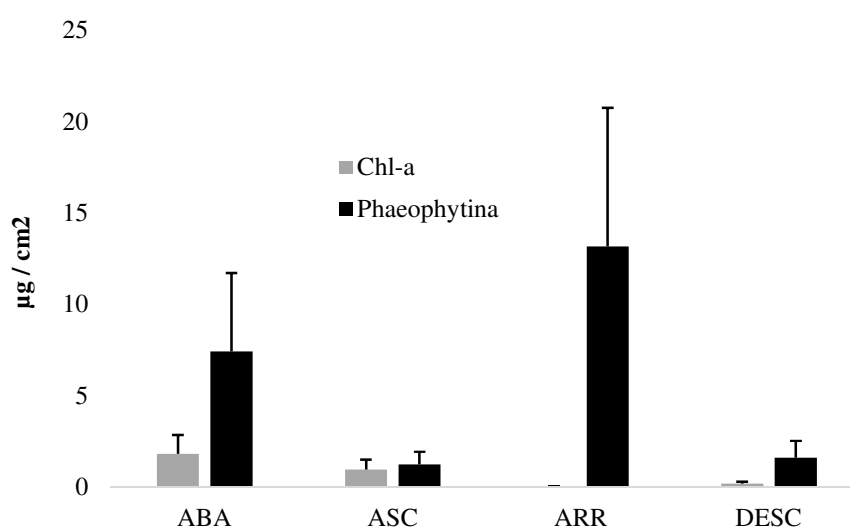


Figura I.9. Variación de Chl-*a* y Feofitina en la superficie del sedimento (0–2cm) de las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure en relación al ciclo hidrológico.

Por su parte, la variación en los parámetros químicos determinados en el perfil vertical del sedimento se pudo ver que el carbono mostró tendencia a aumentar con el ciclo hidrológico y los máximos fueron registrados en la fase de descenso de aguas, mientras que el fósforo disminuyó, excepto en la fase de aguas en descenso que mostró el máximo pico. Con respecto al perfil vertical del sedimento, la concentración de fósforo no mostró variación, es decir que ésta fue similar tanto en el perfil de 0 a 2, 2 a 5 y 5 a 10 cm. Por su

parte, en la concentración de carbono se observaron pequeñas diferencias con respecto al perfil vertical, evidenciándose que de 2 a 5 y 5 a 10 cm fue mayor, con la excepción del periodo ascenso de aguas donde fue mayor en el perfil superficial (Figura I.10).

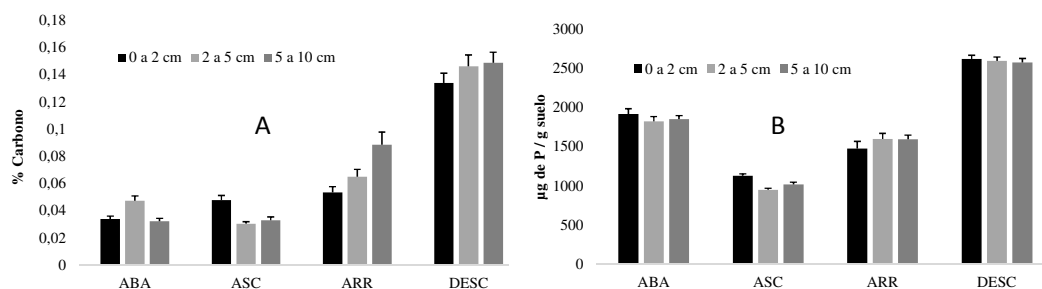


Figura I.10. Composición química de los sedimentos de las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure en relación al perfil vertical y al ciclo hidrológico. (A) Porcentaje de carbono (B) µg de Fósforo por gramo de suelo.

En lo que respecta a la caracterización granulométrica de los sedimentos de las playas muestreadas, se observó que las mismas se caracterizaron por presentar una textura arenosa, cuya variación osciló entre arena muy fina y arena gruesa con bajo porcentaje de fangos (Figura I.11). Así mismo se pudo ver que con el aumento del nivel del agua en las fases del ciclo hidrológico, la textura de la arena tendió a ser muy fina, con un aumento progresivo de la proporción de fangos, sin superar el 17% de la distribución de la textura del sedimento. Por su parte, de acuerdo al perfil vertical, la textura de los sedimentos no mostró variación con la profundidad. (Tabla I.4).

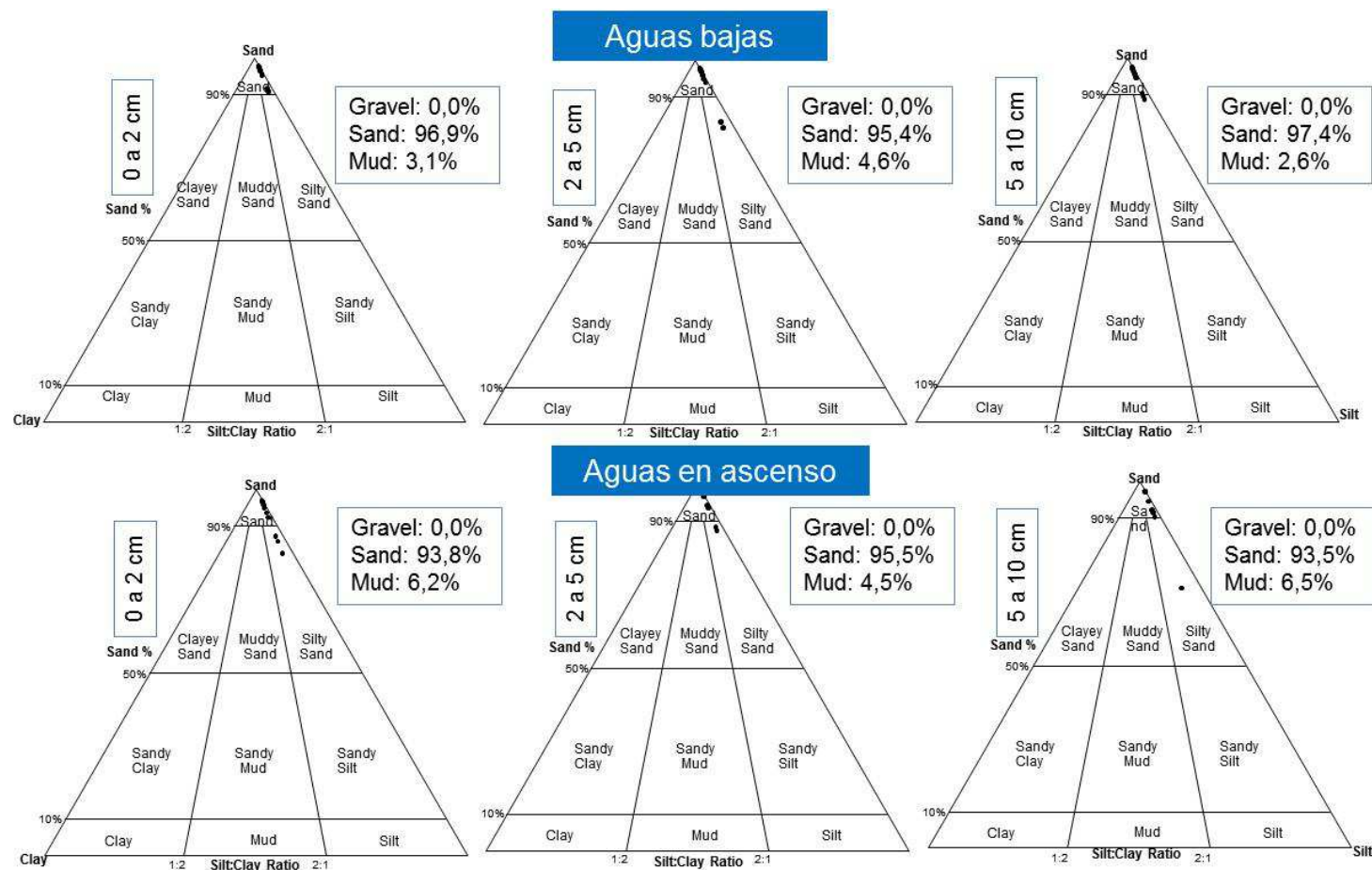


Figura I.11. Diagrama de arena, limo y arcilla de los sedimentos de las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure en relación al ciclo hidrológico y el perfil vertical.

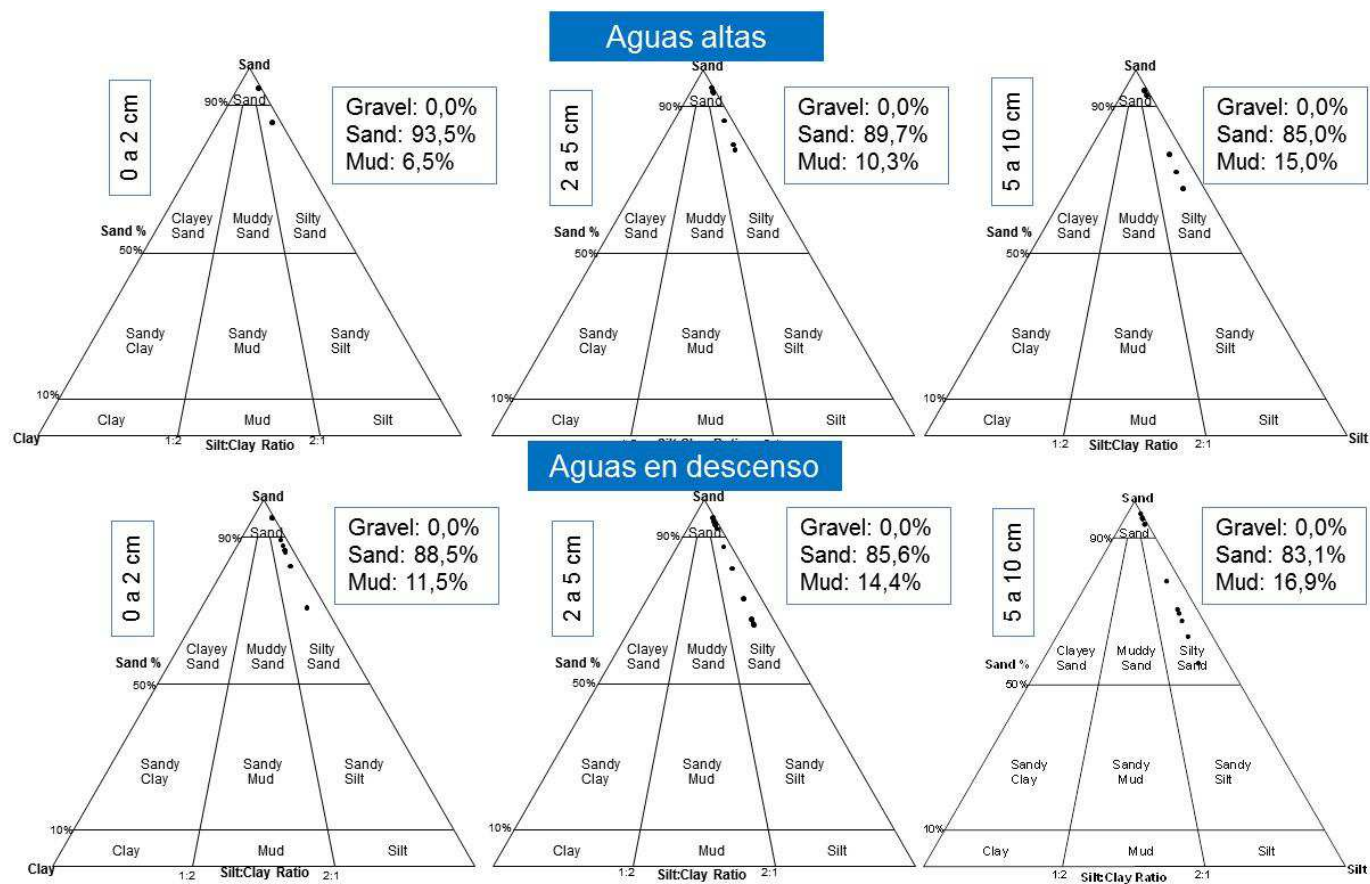


Figura I.11. Continuación. Diagrama de arena, limo y arcilla de los sedimentos de las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure en relación al ciclo hidrológico y el perfil vertical.

Tabla I.4. Cantidad de materia orgánica y porcentajes de arenas y fango de los sedimentos de las playas arenosas del sector Isla Apurito, río Apure en relación al ciclo hidrológico y el perfil vertical.

		Mat Org	AMG	AG	AM	AF	AMF	Fango
Aguas bajas	0 a 2 cm	0,607	3,2%	20,4	30,3%	22,0%	21,1%	3 %
	2 a 5 cm	0,776	2,5%	14,7	33,3%	26,1%	18,8%	4,8 %
	5 a 10	0,429	2,8%	15,0	37,3%	24,9%	17,5%	2,4 %
Aguas en	0 a 2 cm	0,393	0,1%	4,5%	39,9%	29,5%	19,7%	6 %
	2 a 5 cm	0,536	0,1%	2,5%	39,3%	36,6%	17,1%	4,2 %
	5 a 10	1,032	0,1%	3,3%	41,7%	28,4%	20,0%	6,6 %
Aguas Altas	0 a 2 cm	1,257	0,2%	0,3%	0,5%	36,0%	56,6%	6,6 %
	2 a 5 cm	1,276	0,4%	0,5%	0,6%	33,9%	54,3%	10,2 %
	5 a 10	0,932	0,3%	0,5%	0,8%	32,2%	51,1%	15 %
Aguas en	0 a 2 cm	0,922	3,4%	1,7%	8,1%	34,5%	40,7%	11,4 %
	2 a 5 cm	0,909	2,8%	1,5%	6,5%	33,3%	41,5%	14,4 %
	5 a 10	1,050	2,2%	1,1%	6,2%	34,0%	39,6%	16,8 %

AMG: arena muy gruesa; AG: arena gruesa; AM: arena media; AF: arena fina; AMF: arena muy fina; Fango: limos + arcillas.

Con respecto a la correlación entre las variables medioambientales y los ensamblajes de la meiofauna en las playas arenosas de la Isla Apurito, se pudo ver que las mismas fueron de importancia media a baja, pues los coeficientes de correlación de Spearman se ubicaron por debajo de $\pm 0,6$ (Milton, 2007). En este sentido, se pudo ver que la clorofila-a y feofitina favorecieron positivamente la abundancia de estos organismos, particularmente la clorofila-a favoreció a los oligoquetos y copépodos y, la feofitina a los rizópodos. Mientras que el carbono, el fósforo y la materia orgánica de los sedimentos mostraron relación negativa con oligoquetos, copépodos y nemátodos (Tabla I.5).

En el mismo orden de ideas, se puede destacar que la textura arenosa favorece a la mayoría de los grupos que componen a la meiofauna del río Apure. Con mayor importancia para los oligoquetos y copépodos debido a que se observa correlación positiva con el porcentaje de arena, mientras que con el porcentaje de fangos la correlación fue de igual intensidad pero con coeficiente negativo. Por su parte, los rizópodos presentaron correlación inversa, es decir, negativa con la textura arenosa y positiva con la textura fangosa pero de menor importancia (Tabla I.5). Con respecto al ciclo hidrológico, la textura arenosa se ordenó en el espacio multidimensional cercano a los ensamblajes de la meiofauna en las fases de aguas bajas y ascenso de aguas, mientras que el fango se presentó relacionado con los ensamblajes de la meiofauna durante las fases de aguas altas y descenso de aguas (Figura I.5). Por último, lo concerniente a las interrelaciones entre los organismos de la meiofauna fueron en su mayoría positivas y bajas, observándose solamente una relación positiva entre copépodos y oligoquetos.

Tabla I.5. Coeficientes de correlación de Spearman entre variables medioambientales con respecto a las abundancias de los taxa de la meiofauna.

	Chl-a	Phae	C	P	Mat Org	% Arena	% Fango	Riz	Rot	Nem	Olig	Ostr	Clad	Copé	Ácar	Quiro
Chl-a																
Phae	0,053															
C	-0,364	-0,106														
P	-0,456	-0,004	0,928													
Mat Org	-0,218	0,297	0,736	0,695												
% Arena	0,166	-0,039	-0,864	-0,805	-0,741											
% Fango	-0,169	0,048	0,869	0,806	0,743	-0,999										
Riz	0,129	0,464	0,206	0,225	0,357	-0,239	0,255									
Rot	-0,273	0,143	-0,163	-0,021	-0,052	0,282	-0,278	-0,104								
Nem	0,189	0,281	-0,470	-0,486	-0,284	0,393	-0,392	-0,044	0,216							
Olig	0,428	0,068	-0,684	-0,697	-0,385	0,617	-0,617	-0,010	-0,003	0,187						
Ostr	-0,252	-0,214	0,010	0,015	-0,150	0,096	-0,100	-0,145	0,029	0,029	-0,148					
Clad	-0,092	-0,065	-0,067	-0,050	-0,090	-0,026	0,020	-0,090	0,108	0,098	0,250	-0,182				
Copé	0,434	0,172	-0,604	-0,561	-0,385	0,519	-0,516	0,297	0,128	0,369	0,690	-0,076	0,168			
Ácar	-0,106	-0,207	-0,039	-0,079	-0,248	0,078	-0,073	-0,006	0,213	0,077	-0,115	0,041	0,191	0,043		
Quiro	0,269	0,158	-0,081	-0,199	0,004	0,178	-0,165	0,372	-0,300	0,265	0,286	-0,030	-0,153	0,342	-0,224	
Gastró	-0,207	0,110	0,063	-0,021	-0,061	-0,068	0,077	-0,131	-0,153	0,071	-0,036	-0,111	0,236	-0,143	0,136	-0,093

I.6. Discusión.

Composición y abundancias de la comunidad de meiofauna.

La comunidad de meiofauna de las playas arenosas del río Apure ubicadas en la Isla Apurito, estuvo compuesta por rizópodos, nemátodos, gastrótricos, rotíferos, oligoquetos, copépodos, ácaros, ostrácodos, cladóceros y quironómidos. En relación a los grupos dominantes, se pudo ver que los rizópodos, nemátodos y rotíferos fueron los más abundantes de la comunidad. Estos resultados concuerdan con lo señalado por varios autores los cuales indican que los nemátodos son los organismos dominantes en las comunidades de meiofauna lótica (Cruz, 1998; Trayler y Davis 1998; Jordan y col., 1999; Schmid-Araya, 1997). Otros trabajos reportan que los rotíferos, oligoquetos y quironómidos son abundantes y también pueden encontrarse dominando la comunidad de meiofauna en los ríos (Cowell y col., 2004; Reiss y Schmid-Araya, 2008), tal es el caso del río Cinaruco cuya comunidad de meiofauna es dominada por rotíferos, nemátodos y crustáceos (Winemiller y col., 2014).

Las altas densidades de la meiofauna refuerzan la destacada importancia de este grupo sobre la macrofauna en los sistemas lóticos (Robertson y col., 2000b; Stead y col., 2003). En este sentido, algunos autores han reportado abundancias entre 3.400 y 175.400 org/m² para ríos de cabeceras y ríos pequeños montañosos del continente Europeo y América del Norte (Beier y Traunspurger, 2003; Cowell y col., 2004), mientras que en ríos grandes arenosos se reportan entre 752.000 hasta 2.500.000 org/m² en el periodo de aguas bajas en dos ríos del Parque Nacional Canyonlands USA y el río Cinaruco Venezuela, respectivamente (Jordan y col., 1999; Winemiller y col., 2014). Las densidades de la meiofauna del río Apure son consideradas bajas, en comparación con las densidades reportadas para el

río Cinaruco (Winemiller y col., 2014), no obstante en otro río de aguas blancas como el río Arauca, las densidades de estos organismos también fueron bajas (comunicación personal José V. Montoya). Al respecto, Cowell y col. (2004), destacan que las diferencias en densidades entre ríos de bajo orden con respecto a ríos de mayor orden, probablemente se deben a que la productividad algal y de macrófitas es mayor en ríos grandes. Mientras que las diferencias detectadas entre ríos con características similares como el Cinaruco y el Apure, en cuanto a que siguen un régimen hidrológico muy parecido y son grandes ríos con una planicie inundable extensa, probablemente se atribuyan a la magnitud de la descarga, composición de sustrato e hidroquímica; sin embargo, se necesitan realizar más investigaciones sobre meiofauna en playas de grandes ríos tropicales para comenzar a tener un panorama más claro sobre los patrones de abundancia de estos organismos.

Variación temporal y su relación con el ciclo hidrológico.

Los ríos grandes presentan un régimen hidrológico caracterizado por pulsos de inundación (Junk y col., 1989). Dichos pulsos de inundación son de vital importancia ya que constituyen la fuerza motriz que modula los cambios anuales en las variables bióticas y abióticas, renovando la disponibilidad de hábitats, sustentando la variabilidad estacional en los procesos de productividad primaria que tienen lugar en el canal principal y en todos los cuerpos de agua asociados a la planicie inundable (Montoya y col., 2011). En este trabajo se pudo ver que el ciclo hidrológico repercutió considerablemente en el establecimiento y estructuración de las comunidades de la meiofauna del río Apure, ya que las abundancias de los organismos fueron mayores en la fase de aguas bajas y disminuyeron drásticamente con el aumento progresivo del nivel del agua durante las fases hidrológicas posteriores (Figura I.4).

Montoya y col. (2014) destacan que las playas arenosas de los ríos grandes varían con el ciclo hidrológico y estos cambios influyen en la ecología de los invertebrados bentónicos. Las fases de aguas bajas tienden a ser estables, mientras que cuando aumenta el nivel del agua se incrementa la complejidad y dinámica de los ambientes bentónicos. Los autores citados describen que a medida que el borde agua-terrestre se mueve a porciones más altas de las playas arenosas, se evidencia la deposición de material fino y eso ocurre principalmente en aguas altas y aguas en descenso; dicho cambio de textura está determinado por la conformación estructural geomorfológica de las playas de arena. Este hecho conlleva a que en cada fase del ciclo hidrológico se tome la muestra en partes diferentes de las playas arenosas y como consecuencia, la textura del sedimento cambia a fracciones de arena fina y/o fangos; factor que afecta a los establecimientos de la meiofauna, ya que algunos autores han determinado que los granos de arena media y gruesa son los que favorecen la abundancia y diversidad de estos organismos lo que concuerda con lo observado en la zona estudiada (Woods y Tietjen, 1985; Swan y Palmer, 2000; Vásquez y col., 2010).

En los estudios sobre comunidades bentónicas en ríos grandes suramericanos, tales como el río Cinaruco, se destaca que los ensamblajes de la meiofauna son fuertemente influenciados por el ciclo hidrológico y que las abundancias de dichos organismos son mayores en la fase de aguas bajas (Winemiller y col., 2014). Particularmente los taxa de copépodos y oligoquetos parecen ser los más sensibles a estos cambios, ya que en el río Apure dichos taxa disminuyeron abruptamente con el avance del ciclo hidrológico, comportamiento también reportado por Winemiller y col., (2014) para el río Cinaruco, de tal manera que la desaparición de copépodos y oligoquetos en aguas en ascenso y aguas altas probablemente se deba a el cambio de arenas medias por arenas finas durante el ciclo hidrológico. Adicionalmente, estos autores no observaron copépodos en las lagunas del

río Cinaruco, cuyos sedimentos son más finos, por lo que se presume que estos organismos sean altamente influenciados por la textura del sedimento.

Por otra parte, las altas densidades observadas en la fase de aguas bajas, podrían ser promovidas por el enriquecimiento de nutrientes y/o por las condiciones hidráulicas características de esta fase. El balance de nutrientes en los ríos grandes suramericanos está promovido por el intercambio lateral de nutrientes entre la planicie de inundación y el canal principal del río que ocurre durante aguas altas y son arrastrados hacia el canal principal del río, enriqueciendo dicho sistema durante el descenso del nivel del agua (Junk y col., 1989; Lewis y col., 2000; Saunders y Lewis, 1989). Mientras que las condiciones hidráulicas estructuran los ensamblajes de las comunidades bentónicas ya que, con los cambios en flujo los organismos son forzados a abandonar parches de hábitats que se vuelven desfavorables y colonizar o refugiarse en nuevos parches que no sean sometidos a esfuerzos hidráulicos elevados (Lancaster y Hildrew, 1993). En este estudio se pudo ver que la fase de aguas bajas ofrece condiciones hidráulicas favorables para la colonización de hábitats y desarrollo de los organismos asociados al ambiente bentónico.

Distribución vertical de la meiofauna

La distribución vertical de los ensamblajes de la meiofauna en el sedimento de las playas arenosas del río Apure mostró diferencias significativas entre superficie y fondo en las fases de aguas bajas, ascenso y descenso de aguas. Adicionalmente, en la fase de aguas bajas, se observaron diferencias significativas entre los perfiles de fondo y media profundidad. En todos los casos, las diferencias encontradas muestran valores mayores de abundancia en los perfiles superficiales que en los de fondo y media profundidad, en particular para los taxa de rotíferos y copépodos. Es usual encontrar que los organismos se distribuyan en los

primeros 5 cm del sedimento, ya que las condiciones que ofrece el perfil superficial con respecto a la disponibilidad de oxígeno, el tamaño del grano y el contenido de detrito favorecen la distribución de muchos organismos de la meiofauna. (Trayler y Davis, 1998; Beier y Traunspurger, 2003).

Algunos organismos de la meiofauna reducen sus abundancias con la profundidad y esto se ha encontrado correlacionado con la disminución del tamaño del grano y la disponibilidad de oxígeno (Trayler y Davis, 1998). En ambientes marinos, también se ha encontrado que la distribución de la mayoría de los organismos de la meiofauna, y en especial la distribución de los nemátodos y copépodos, es favorecida en el perfil superficial, estando esta distribución relacionada con una textura arenosa del sedimento y una mayor disponibilidad de clorofila-*a* (*proxy* para la biomasa algal) y carbono orgánico (Kotwicki y col., 2005; Radwell y Brown, 2006; Gorska y col., 2014; El-Serehy y col., 2015). Es muy probable que la textura arenosa en las playas estudiadas favorezca los ensamblajes de la meiofauna y, en particular en el perfil superficial ya que el porcentaje de arena siempre superó el 90% en dicho perfil y difirió entre 2 – 7% con respecto a las otras profundidades estudiadas. Adicionalmente se evidencia una alta y significativa correlación positiva entre algunos taxa de la meiofauna y el porcentaje de arena (Tabla I.6).

Por su parte, con el progreso de las fases del ciclo hidrológico el tamaño del grano se redujo, y el porcentaje de arena muy fina aumentó. A pesar que la reducción del tamaño del grano con el ciclo hidrológico no fue marcada, se presume que las pequeñas variaciones observadas en la distribución vertical de los organismos de la meiofauna en las distintas fases del ciclo hidrológico, se deban en parte a la pequeña variación observada en la textura de los sedimentos (arena media en aguas bajas a arena muy fina en aguas altas y descenso de aguas), ya que la textura del sedimento es

considerada como el factor más importante en la distribución vertical de estos organismos (Woods y Tietjen, 1985).

Relación de la meiofauna con el ambiente.

Los ensamblajes de la meiofauna en sistemas lóticos están relacionados con múltiples factores, tales como condiciones hidráulicas, tamaño del grano y disponibilidad de recursos alimenticios (detrito, bacterias y algas) (Higgins y Thiel, 1988; Dole-Olivier y col., 2000; Traunspurger, 2000; Ricci y Balsamo, 2000). En general, el tamaño del grano es el factor más importante (después del factor hidráulico) que determina los patrones de diversidad y abundancia de los taxa de la meiofauna, siendo los granos de arena media y gruesa los que favorecen el establecimiento de una mayor diversidad de taxa (Higgins y Thiel, 1988). En este sentido, se pudo ver que la textura arenosa favoreció los ensamblajes de estos organismos en las playas arenosas del río Apure, particularmente los oligoquetos, copépodos, nemátodos y rotíferos fueron los taxa con mayor correlación con la textura arenosa, en concordancia con lo reportado por algunos autores (Dole-Olivier y col., 2000; Traunspurger, 2000; Ricci y Balsamo, 2000) ya que dicha textura favorece la penetración y disponibilidad de oxígeno (Fenchel, 1978; Trayler y Davis, 1998; Radwell y Brown, 2006).

El éxito de los nemátodos como organismos que comúnmente dominan las comunidades de meiofauna, probablemente se deba a la diversidad de mecanismos tróficos que exhiben, es así como Giere (1993), relaciona las diferentes texturas de los sedimentos con los tipos tróficos de los nemátodos. En este sentido, los nemátodos que comúnmente se encuentran en texturas arenosas corresponden con aquéllos cuyo mecanismo de alimentación es por colecta de material particulado y los que se alimentan de la biopelícula que se desarrolla sobre los granos de arena (Giere, 1993; Traunspurger, 2000). A grandes rasgos la morfología de la

cavidad bucal de los nemátodos observados en las playas arenosas del río Apure estudiadas, corresponde con aquellas típicas de nemátodos colectores y raspadores. Sin embargo, es necesaria la identificación a mayor resolución taxonómica para determinarlo. En el caso de los copépodos, es usual encontrarlos en sedimentos arenosos en los cuales se favorece la penetración y disponibilidad de oxígeno, ya que éstos han sido relacionados con parches de hábitats bien aireados, pues al parecer son sensibles a la falta de oxígeno. Igualmente, los oligoquetos están asociados predominantemente a sustratos arenosos y grava (Higgins y Thiel, 1988; Giere, 1993).

Por su parte, la correlación positiva observada entre los organismos abundantes de la meiofauna en el río Apure con la materia orgánica, la clorofila-*a* y la feofitina (Tabla I.6), puede ser considerada probablemente como evidencia del rol preponderante que representa la meiofauna en el flujo de energía entre los recursos basales y los niveles tróficos superiores en el ecosistema lótico (Dole-Olivier y col., 2000; Ricci y Balsamo, 2000; Traunspurger, 2000). Algunos rotíferos se alimentan de algas y son raspadores del circuito microbiano, por tal razón se esperaba una correlación positiva de estos organismos con la clorofila-*a*. No obstante la correlación positiva fue observada con la feofitina (producto de degradación de la clorofila) y probablemente sea resultado de interacciones de competencia y/o depredación, en relación a lo destacado por Schmid-Araya y Schmid (2000) quienes reportan que los rotíferos se alimentan de partículas no pastoreadas eficientemente por invertebrados más grandes y que a su vez, los mismos sirven de presa para invertebrados mayores.

Los copépodos, en similitud con los nemátodos, presentan una amplia variedad de comportamientos y requerimientos de alimentación. No obstante los copépodos harpacticoideos se alimentan principalmente del circuito microbiano que se forma sobre los granos de arena (Dole-Olivier y col., 2000;

Giere, 1993; Traunspurger, 2000; El-Serehy y col., 2015). La relación evidenciada entre la clorofila-*a* con los copépodos y los nemátodos, se presume que probablemente sea debido a que los nemátodos aislados de las playas arenosas del río Apure, corresponden con aquellos cuyo grupo funcional pertenece a los raspadores de circuito microbiano, sobre el cual habitan algas. Con respecto a la correlación positiva de los rizópodos con el fango y la materia orgánica, tal vez ésta guarde relación con el hecho que las amebas predominantemente se alimentan del detrito (materia orgánica particulada fina), y éste a su vez se encuentra en mayor cantidad asociado a sustratos finos como el fango (Giere, 1993; Schmid-Araya y Schmid, 2000).

Por último, la competencia y la depredación también son interacciones bióticas muy importantes en la estructuración de las comunidades de meiofauna. Debido a la enorme diversidad que presentan los grupos que componen a la meiofauna, muchos de éstos coinciden en los recursos que consumen y/o utilizan como refugio, tal es el caso de los gastrótricos, algunos microcrustáceos en particular copépodos harpacticoideos y algunos nemátodos que se alimentan del circuito microbiano y materia orgánica particulada (Perlmutter y Meyer 1991; Dole-Oliver y col., 2000; Traunspurger, 2000). También algunos organismos de la meiofauna representan presas potenciales para otras especies de meiofauna, como es el caso de la mayoría de rotíferos, tardígrados y ácaros (Ricci y Balsamo, 2000; Nelson y Marley, 2000; Di Sabatino y col., 2000). Las correlaciones observadas en este trabajo entre los organismos de la meiofauna no demuestran evidencias significativas de interacciones negativas que muestren efectos de depredación o competencia, quizás probablemente debido a que la comunidad de meiofauna está sujeta a variaciones ambientales muy marcadas y en un sustrato inestable con lo que no se consiguen las condiciones de estabilidad para el establecimiento de relaciones bióticas importantes, tales como la depredación y la competencia (Townsend, 1989).

I.7. Conclusiones.

La comunidad de meiofauna en las playas arenosas del río Apure ubicadas en la isla Apurito está dominada por los rizópodos y nemátodos, seguido por los rotíferos. En un orden de abundancia inferior dominan los ácaros, anélidos (oligoquetos) y copépodos y, en menor abundancia se encuentran, ostrácodos, quironómidos, cladóceros, y gastrótricos.

El ciclo hidrológico repercutió considerablemente en el establecimiento y estructuración de las comunidades de la meiofauna del río Apure. Las mayores abundancias de los organismos se observaron en la fase de aguas bajas y disminuyeron drásticamente con el aumento progresivo del nivel del agua durante las fases de aguas en ascenso y aguas altas. En aguas en descenso se obtuvieron las menores abundancias de meiofauna en el ciclo hidrológico. Esta variabilidad estacional de la abundancia de meiofauna con las distintas fases del ciclo hidrológico es una muestra más del comportamiento cíclico de las comunidades en ecosistemas de ríos grandes inundables tropicales. Los copépodos y oligoquetos fueron los más sensibles a los cambios determinados por el ciclo hidrológico, ya que disminuyeron abruptamente con el avance del mismo.

Con respecto a la distribución vertical de los organismos de la meiofauna, se obtuvo que los rizópodos, nemátodos y rotíferos fueron significativamente más abundantes en el perfil superficial del sedimento (entre 0 a 2 cm de profundidad) que entre los perfiles medio y fondo (2-5 cm y 5-10 cm, respectivamente), los otros grupos no presentaron variaciones o tendencias claras.

De acuerdo a lo esperado, la textura arenosa favoreció los ensamblajes de los organismos de la meiofauna en las playas del río Apure, particularmente los oligoquetos, copépodos, nemátodos y rotíferos fueron los taxa con mayor correlación. Así mismo la materia orgánica, la clorofila-a y la feofitina fueron las variables biológicas correlacionadas positivamente con estos organismos, evidencia del posible rol preponderante que representa la meiofauna en el flujo de energía entre los recursos basales y los niveles tróficos superiores en el ecosistema lótico.

Este trabajo representa un estudio descriptivo pionero en Venezuela, sobre las comunidades de meiofauna de ríos grandes, cuya gran riqueza ha sido poco estudiada y guarda mucha información importante desde el punto de vista de la enorme biodiversidad y abundancia de taxa que la componen; el rol preponderante en las tramas tróficas a través del reciclaje de nutrientes y el flujo de energía entre el recurso microbiano y los niveles tróficos superiores. Adicionalmente, se contribuye con una posible aplicabilidad de la meiofauna como bioindicadores de la integridad y/o perturbación de los ecosistemas lóticos venezolanos. Particularmente, los aportes de este trabajo contribuyen al potencial uso de la meiofauna para monitorear los cambios ambientales que se esperan en los ecosistemas fluviales del área de influencia del eje Orinoco-Apure (modelo de desarrollo socioeconómico del país).

CAPITULO II.

Efecto de la adición de detrito vegetal sobre la dinámica de colonización de meiofauna en sedimentos axénicos en playas de arena del río Apure, Edo. Apure, Venezuela.

II.1. Introducción.

Los sistemas loticos están sujetos a cambios periódicos que pueden alterar la composición y abundancia de las comunidades, las interacciones entre especies y la disponibilidad de detritos, además de modificar el hábitat y abrir espacio para la recolonización (Robertson, y col., 1995). En su mayoría, estos cambios periódicos en los ríos están sujetos a la variabilidad estacional habitual en el caudal (ciclo hidrológico) y este último está directamente relacionado con el aumento y disminución de las precipitaciones. Las variaciones en el caudal suelen ser bastante diferentes entre ríos pequeños y ríos grandes. En los ríos pequeños de montaña los aumentos catastróficos en el caudal arrastran organismos y materiales aguas abajo, mientras que en ríos grandes con planicie de inundación la variación del caudal es más predecible y define los cambios estacionales en el funcionamiento del ecosistema a través de pulsos de inundación (Junk y col., 1989).

Las variaciones en el flujo constantemente modifican las comunidades de meiofauna. Los pulsos de flujos altos reinician los ensamblajes de los diferentes grupos de la meiofauna, ya que durante estos eventos se aumenta considerablemente la deriva corriente abajo (Marmonier y Cruezé des Chatelliers, 1991). Es por ello que las comunidades de meiofauna se encuentran en una constante redistribución en respuesta a las variaciones en el flujo de la corriente. Aquellas áreas donde las comunidades

meiobentónicas se han reducido o eliminado como consecuencia de una perturbación, quedan disponibles para la recolonización, siendo este último un factor importante en la estructuración de las comunidades (Robertson, 2000). Sin embargo, tales perturbaciones pueden causar mortalidad catastrófica de la meiofauna en gran parte del ecosistema lótico y, algunos organismos pueden sobrevivir en ciertos parches de hábitat o refugio (Lancaster y Hildrew, 1993; Hildrew y Giller, 1994; Palmer y col., 1995; Robertson y col., 1995).

Existen diferentes mecanismos de dispersión empleados por los organismos de la meiofauna en respuesta a los cambios o perturbaciones en el caudal de los ríos, en su mayoría similares a los reportados para los macroinvertebrados por Williams y Hynes (1976): migración aguas abajo o deriva, migración aguas arriba, migración vertical en el sustrato y dispersión aérea. En general los taxa que componen a las comunidades de meiofauna presentan excelente movilidad, a través de estrategias como rastreo, deslizamientos, natación y deriva (Dole-Olivier y col., 2000; Kolasa, 2000; Nelson y Marley, 2000; Ricci y Balsamo, 2000; Traunspurger, 2000). En cuanto a la dispersión aérea, es resaltante encontrar muchos taxa con etapas en su ciclo de vida resistentes a condiciones desfavorables, como desecación o criptobiosis que pueden ser dispersados por el viento, aves acuáticas y animales, particularmente los tardígrados (Nelson y Marley, 2000).

En relación a lo anterior, se ha encontrado que la mayoría de los taxa de la meiofauna son móviles. Palmer y col. (1992), señalan que los copépodos pueden migrar en el sustrato (hacia arriba o hacia abajo, horizontal o verticalmente) y también entre la corriente y aguas subterráneas. De acuerdo a este particular, la zona hiporreica (zona profunda donde prevalecen sedimentos saturados con agua subterránea) puede representar una fuente de colonizadores a través de migración vertical. Dicha zona

probablemente constituya un refugio potencial durante perturbación a pequeña escala (Marmonier y Creuze des Chatelliers, 1991; Palmer y col., 1992; Schmid-Araya, 1995).

Por otra parte, existe evidencia que sugiere que la colonización de los organismos de la meiofauna guarda relación con el detrito vegetal presente en los ríos. Robertson y Milner (2001) plantean que la meiofauna puede utilizar el detrito vegetal como alimento y/o como refugio. Por su parte, Giere (1993) señala que el detrito es de vital importancia para la nutrición de especies de meiofauna en sedimentos, ya que muchos taxa de la meiofauna como los gastrótricos, microturbelarios, rotíferos, nemátodos, oligoquetos pequeños, cladóceros y copépodos harpacticoideos se alimentan de partículas en suspensión y en deposición, de una amplia variedad de tamaños de materia orgánica correspondiente al detrito vegetal (Dole-Olivier y col., 2000; Ricci y Balsamo, 2000; Traunspurger, 2000), mientras que otros taxa se alimentan del circuito microbiano que se forma en la superficie del detrito como es el caso del copépodo harpacticoideo *Attheyella* spp. (Perlmutter y Meyer, 1991). También, Palmer y col. (2000) han mostrado que las densidades de los primeros estadios de quironómidos y oligoquetos (meiofauna temporal) son mayores en paquetes de hojas con elevada biomasa microbiana.

En este sentido se presume que la calidad del detrito juega un papel preponderante en relación a la colonización de los organismos de la meiofauna. En primer lugar, el detrito vegetal constituye un recurso de energía basal para las tramas tróficas en los ecosistemas acuáticos y, en segundo lugar la estequiometría del mismo determina en parte la composición del circuito microbiano que se desarrolla en el detrito, así como la tasa de descomposición (Enríquez y col., 1993; Moore y col., 2004). Particularmente, Hamilton y col. (1992) encontraron que la señal isotópica de carbono y nitrógeno proveniente de detritos vegetales (*Paspalum repens* y

Eichhornia sp), constituyen recursos de energía importantes para los invertebrados de la trama trófica de la planicie de inundación del río Orinoco. Sin embargo ésta fue menor a la señal isotópica proveniente de los otros autótrofos relevante en el sistema (algas). Por su parte, Moore y col. (2004) determinaron que los coeficientes de C:N altos favorecen la colonización de hongos, mientras que materiales más lábiles con coeficiente C:N bajo favorecen a las bacterias. También Enríquez y col. (1993) y Li y col. (2012) encontraron mayor tasa de descomposición en material detrítico con mayor contenido de nitrógeno y fósforo.

Estas características particulares descritas hasta el momento, permiten dirigir la evaluación de los procesos de colonización de los organismos de meiofauna en sedimentos axénicos incubados en el lecho del río, así como estimar el desarrollo de la interacción de estos organismos con el detrito vegetal y fuentes de carbono circundante en el tiempo (Palmer y Strayer, 1996).

II.2. Objetivos.

El objetivo general fue determinar el efecto de la adición de detrito vegetal sobre la dinámica de colonización de meiofauna en sedimentos axénicos en playas de arena del río Apure, estado Apure.

Los objetivos específicos fueron:

1. Describir el proceso de colonización de los organismos de la meiofauna en sustratos axénicos incubados en el canal principal del río Apure.

2. Evidenciar si existen diferencias en los patrones de colonización de los organismos de la meiofauna con respecto a la adición de la bora (*Eichhornia crassipes*) y la paja de agua (*Paspalum repens*).

II.3. Hipótesis.

La composición de los ensamblajes de la meiofauna en los sustratos estériles incubados en el litoral del río estará relacionada con varios factores. En primer lugar, la etapa inicial de colonización será exponencial en todas las cámaras debido a la disponibilidad de hábitat libre de organismos (Robertson, 2000; Smith y Brown, 2006). En segundo lugar, probablemente la estructuración de los ensamblajes de los organismos estará relacionada con la disponibilidad de detrito vegetal; se espera que en aquellas cámaras con detrito vegetal los ensamblajes de la meiofauna presenten abundancias mayores que aquellas cámaras sin detrito (Perlmutter y Meyer, 1991; Giere, 1993; Palmer y col., 2000; Robertson y Milner, 2001). Además, debido a la diferencia nutricional entre los detritos vegetales seleccionados, se espera que las abundancias y/o ensamblajes de la meiofauna en las cámaras incubadas con el detrito de mayor valor nutritivo (bora) evaluado a través del cociente estequiométrico Carbono:Nitrógeno (C:N), sean mayores que el de las cámaras incubadas con el detrito de menor calidad (paja de agua).

La riqueza y abundancias de los organismos de la meiofauna incrementarán progresivamente con los días de incubación hasta llegar a una asíntota y la tasa de incremento se vuelva cero. Dicho equilibrio estará caracterizado por cambios graduales en las abundancias de los organismos de la meiofauna (Miyake y col., 2003; Machado de Carvalho y Sanches, 2004).

También se espera que los colonizadores iniciales y abundantes en el proceso de colonización correspondan con aquellos organismos presentes en las comunidades de meiofauna adyacentes a las cámaras, cuya forma corporal sea cilíndrica y aplanada (nemátodos, oligoquetos, quironómidos, copépodos) debido a su capacidad de dispersión más efectiva (Machado de Carvalho y Sanches, 2004; Bond y col., 2006; Smith y Brown, 2006).

II.4. Materiales y métodos.

II.4.1. Ensayo de colonización.

Para describir el proceso de colonización de los organismos de la meiofauna así como, la interacción de los mismos en función del tipo de detrito vegetal, durante la época de aguas baja se dispusieron cámaras de pvc de área (19,8 cm²) y volumen (198,0cm³) conocido, con ventanillas. La apertura del poro en la malla usada para las ventanillas fue de 500 µm para permitir solamente la entrada de organismos correspondientes a la meiofauna (Figura II.1). Previamente en el laboratorio se esterilizaron sedimentos procedentes de una playa arenosa del río Apure, mediante incineración a 500 °C por 1 h, también el detrito vegetal fue secado al aire y se cortaron en discos pequeños. Las cámaras de pvc estuvieron compuestas por la mezcla de sedimento axénico y discos de detrito vegetal, de acuerdo a los diferentes tratamientos descritos en la tabla II.1. La masa de detrito vegetal adicionada, correspondiente a 30 discos, fue de 0,3054 ± 0.0058 g, para cada uno de los tratamientos con bora, paja y bora+paja.

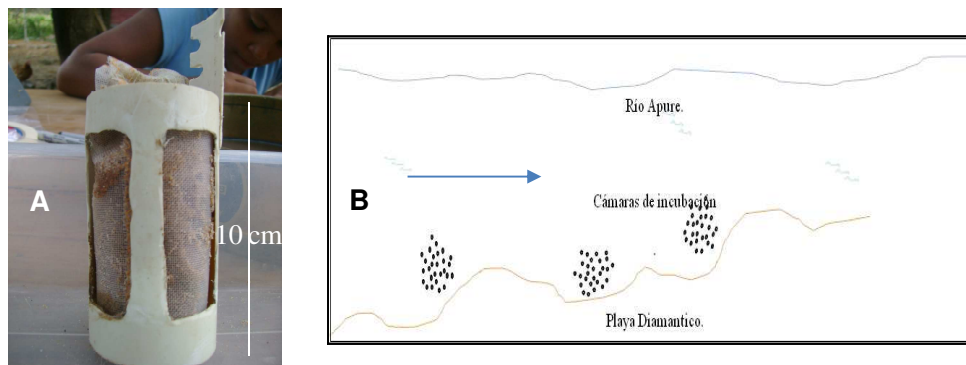


Figura II.1 Cámara de pvc con ventanillas de malla de 500 μm de apertura con sedimentos axénicos y detrito vegetal (A). Esquema de la distribución de las cámaras de incubación en una playa arenosa del río Apure en el ensayo de colonización (B).

Se seleccionaron 3 unidades experimentales (parcelas) en el litoral de una playa arenosa del río (playa Diamantino). En cada unidad experimental se incubaron 6 cámaras de pvc correspondiente a cada tratamiento y tiempo de incubación (5 tratamientos x 6 tiempos de incubación), para un total de 30 cámaras por parcela dispuestas aleatoriamente a una profundidad en la columna de agua de 60 cm. La disposición de las cámaras en tres parcelas de la playa, representó las tres réplicas por tipo de tratamiento y tiempo de incubación. El tiempo de incubación correspondió con los 0, 2, 4, 7, 14 y 21 días (Figura II.1).

Los tratamientos consistieron en un control 1 con cámaras llenas con sedimentos axénicos sin detrito vegetal y malla de 500 μm diseñado para permitir la entrada de la meiofauna y evaluar la colonización de la misma sin enriquecimiento con detrito, mientras que el control 2, que correspondía a las cámaras llenas con sedimentos axénicos con adición de detrito vegetal (bora + paja) y una malla cuya apertura fue muy reducida (40 μm), fue diseñado con el objetivo de impedir la entrada de la meiofauna y evaluar el efecto de

los microorganismos (bacterias y hongos) sobre la pérdida de masa del detrito. Los tratamientos “paja”, “bora” y “bora + paja” consistieron de cámaras de pvc con malla de 500 μm enriquecidas con detrito vegetal correspondiente con las 2 especies de plantas acuáticas vasculares flotantes más importantes en el río Apure (Bora, *Eichhornia crassipes* y Paja, *Paspalum repens*), dispuestas por separado y la combinación de ambas.

Tabla II.1. Condiciones de los tratamientos de las cámaras de pvc para el ensayo de colonización.

Tratamiento	Tamaño del poro de la malla	Condición del sedimento	Tipo de detrito vegetal
Control 1	500 μm	Estéril	Ausente
Control 2	40 μm	Estéril	Hojas mezcladas
Bora	500 μm	Estéril	Bora
Paja	500 μm	Estéril	Paja de agua
Bora + Paja	500 μm	Estéril	Hojas mezcladas

Eichhornia crassipes (Bora); *Paspalum repens* (Paja de agua).

El detrito vegetal empleado en las cámaras de incubación fue caracterizado químicamente a través de la determinación de contenido de carbono y nitrógeno mediante un analizador elemental Fisons EA 1108-CHNS-O en el Centro de Química del IVIC. Adicionalmente, en las cercanías de las cámaras incubadas, se colectaron 3 muestras compuestas (5 núcleos de 10 cm de profundidad por muestra) de sedimento, con la finalidad de obtener una muestra representativa de la comunidad adyacente a las mismas y establecer comparaciones entre las comunidades colonizadoras con aquellas que se encuentran naturalmente en las adyacencias.

II.4.2. Procesamiento de las muestras de meiofauna.

En campo las muestras de sedimento contenidas en cada cámara fueron narcotizadas con cloruro de magnesio al 6% y fijadas con formol al 5%. Posteriormente, cada muestra se lavó con agua filtrada sobre tamices de 500 y 63µm, con la finalidad de separar el detrito vegetal del sedimento incubado. El detrito vegetal fue recuperado del tamiz de 500µm, mientras que el sedimento fue recuperado del tamiz de 63µm.

La meiofauna se extrajo a través de decantación y centrifugación diferencial con Ludox y los organismos fueron fijados con formol al 5% y teñidos con rosa bengala al 1%. La identificación de los taxa se realizó a través de la observación microscópica, en un microscopio invertido a 100 X. La resolución taxonómica estuvo dirigida a los principales phyla que componen a la meiofauna, mediante la guiatura de libros y claves taxonómicas de referencia (Higgins y Thiel, 1988; Giere, 1993). Las abundancias de meiofauna total y por grupos de organismos fueron expresadas como número de organismos por m² (org/m²).

II.4.3. Parámetros hidrológicos.

Se midió en cada segmento y en cada tiempo de la incubación los siguientes parámetros hidrológicos:

Velocidad de la corriente: cuantificada mediante un correntímetro en cada estación de muestreo al 90% de la profundidad.

Profundidad: con la ayuda de cinta métrica y soporte se cuantificó la profundidad en cada punto del segmento de muestreo.

II.4.4. Cambio de peso seco del detrito vegetal

En cada intervalo de tiempo, el detrito vegetal incubado en la cámara fue secado en una estufa a 60 °C, y posteriormente se incineró en mufla a 500 °C por 1 hora. El cambio de peso seco libre de cenizas fue el resultado

de la diferencia entre el peso del detrito vegetal posterior a la incineración, con respecto al peso inicial libre de cenizas antes de la incubación.

II.4.5. Análisis de los datos.

La cuantificación de los organismos de la meiofauna se expresó mediante el número de organismos por unidad de área (m^2). Se analizó la distribución de los datos a través de estadística descriptiva y cumplimiento del supuesto de la normalidad. Se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) con la finalidad de evaluar el comportamiento de los ensamblajes de la meiofauna durante los días de incubación con respecto a la comunidad de meiofauna en las adyacencias, utilizando como medida de distancia el índice de similaridad de Bray Curtis. Posteriormente, se realizó un análisis de similaridad de una vía (ANOSIM) para evaluar diferencias en la colonización de la meiofauna con respecto al enriquecimiento con detrito vegetal. Todos los análisis fueron realizados con el paquete estadístico PAST 2.0. (Hammer y col., 2001).

II.5. Resultados.

En relación a la calidad nutricional de los detritos vegetales dispuestos en las cámaras de incubación, se determinó lo supuesto *a priori*, es decir, *Eichhornia crassipes* fue el recurso de mayor calidad nutricional, con valores menores del cociente C:N que *Paspalum repens* (12,79 vs. 21,54, respectivamente) (Figura II.2).

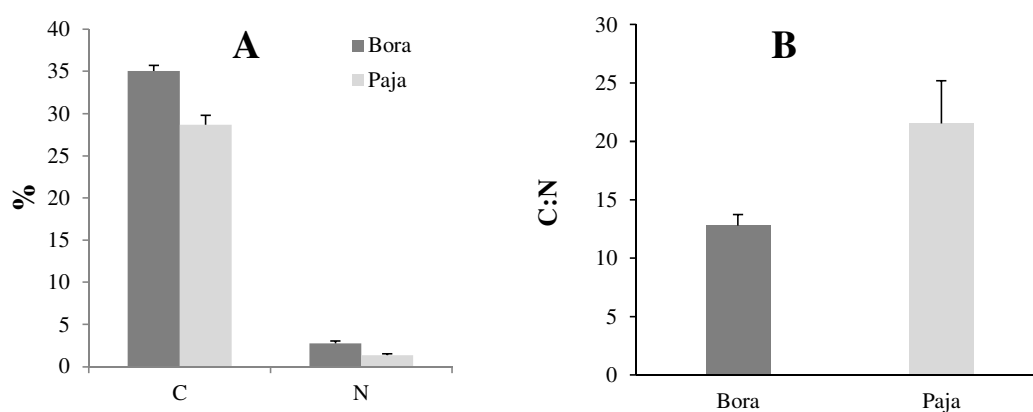


Figura II.2. Porcentaje de Carbono, Nitrógeno (A) y relación Carbono:Nitrógeno (B) en hojas de *Eichhornia crassipes* (Bora) y *Paspalum repens* (Paja de agua).

El detrito vegetal dispuesto en las cámaras disminuyó progresivamente con los días de incubación. En la figura II.3 se observa que todos los tratamientos mostraron la misma tendencia, aunque en el día 21 los tratamientos control 2 y Paja de agua mantuvieron una proporción de masa remanente mayor que la de los tratamientos bora y bora + paja de agua. También se pudo ver que tanto la velocidad de la corriente como la profundidad mostraron aumento considerable los días 14 y 21 (Figura II.4).

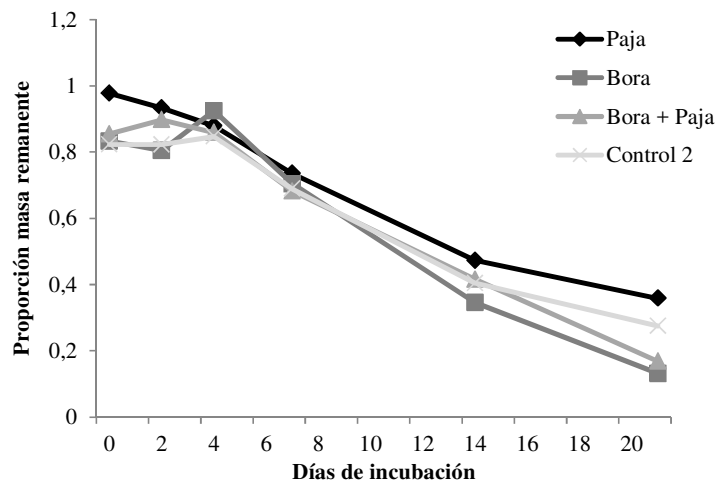


Figura II.3. Proporción de la masa remanente del detrito vegetal dispuesto en las cámaras de incubación.

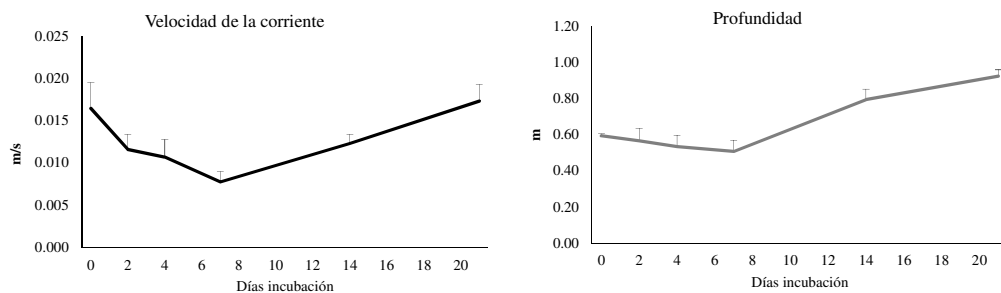


Figura II.4 Parámetros hidrológicos medidos durante el período de incubación.

Las abundancias de la meiofauna durante el periodo de colonización mostraron una tendencia a aumentar rápidamente con los días de incubación de manera general en todos los tratamientos, a excepción del tratamiento Control 2 con la malla de 40 μm (Figura II.5). La abundancia promedio de la meiofauna en los sedimentos adyacentes fue alrededor de 300.000 org/ m^2 durante el periodo de incubación, siendo siempre mayor que las abundancias

registradas en las cámaras de incubación, a excepción de algunos casos al final del experimento.

Por otra parte, contrario a lo que se esperaba observar en las cámaras enriquecidas con detrito vegetal de calidad nutricional diferente, los ensamblajes de la meiofauna no mostraron diferenciación entre los detritos vegetales evaluados, ni a la ausencia de éste. No obstante, se pudo ver un comportamiento similar en todos los tratamientos. Los oligoquetos y rotíferos dominaron rápidamente las cámaras con paja, bora y bora+paja siendo los oligoquetos los más abundantes. En segundo orden de abundancias se observaron los copépodos y nemátodos, con mayor predominancia de los copépodos en las cámaras enriquecidas con bora. Oligoquetos y nemátodos aumentaron sus abundancias al final del tiempo de incubación (día 21), mientras que rotíferos y copépodos tendieron a disminuir, probablemente en respuesta al aumento en la velocidad de la corriente y profundidad observado a partir del día 14. En dichas cámaras además de los quironómidos y gastrótricos, las abundancias de los ácaros fueron bajas con ligeras oscilaciones durante el experimento, razón por la cual fueron agrupados en el grupo de “otros” organismos (Figura II.6).

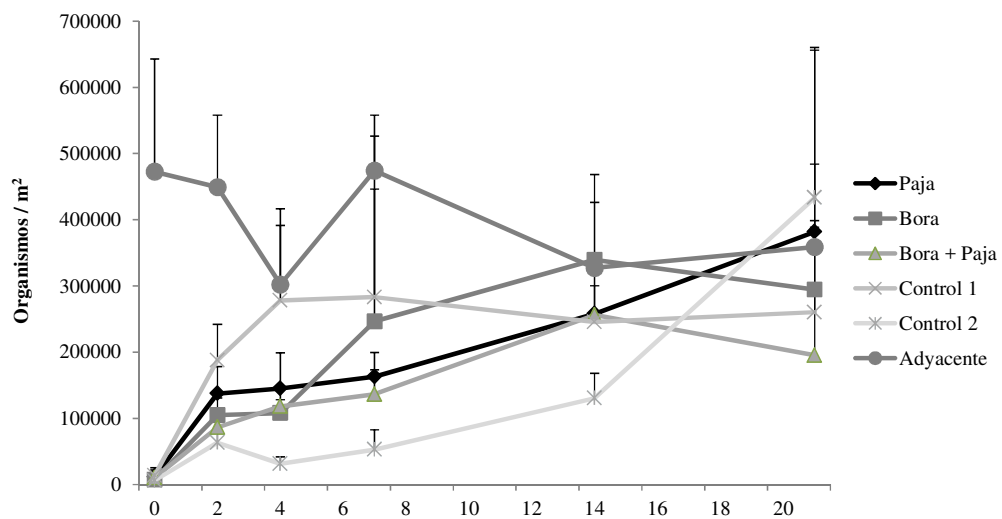


Figura II.5. Abundancia total de los organismos de la meiofauna por metro cuadrado en sedimento axénico de acuerdo a los diferentes tipos de tratamientos en el experimento de incubación y, comunidad adyacente.

Los ensamblajes de los taxa de la meiofauna entre los diferentes detritos vegetales evaluados a través del análisis de similitud (one-way ANOSIM), no mostraron diferencias significativas durante el tiempo de incubación. En este análisis el valor de R resultante varró entre 0 y ± 1 , un valor de R alto (cercano a 1) indica separación entre los grupos, mientras que un valor cercano a 0 indica la no separación (Hammer y col., 2001). En la tabla II.2, se puede ver que los valores de R muestran tendencia a disminuir con los días de incubación o se mantienen por debajo de 0,5 y sus correspondientes valores de $p < 0,05$, evidenciándose la ausencia o poca diferenciación entre los ensamblajes de la meiofauna en las cámaras enriquecidas con Bora y Paja de agua, así como entre éstas con el control (sin detrito vegetal) para cada una de las fechas de muestreo del ensayo de colonización.

.Tabla II.2. Análisis de similitud ANOSIM de los ensamblajes de la meiofauna en las cámaras de incubación. Número de permutaciones = 10000.

T 0	R : 0,6251 p <0,0001			T 2	R : 0,3156 p = 0,0102		
	Paja	Bora	C1		Paja	Bora	C1
Paja				Paja			
Bora	0,108			Bora	0,897 8		
C1	0,099 5	0,098 9		C1	0,401 6	0,102 7	
T 4	R : 0,5992 p = 0,0001			T 7	R : - 0,4831 p = 0,0006		
	Paja	Bora	C1		Paja	Bora	C1
Paja				Paja			
Bora	0,898 1			Bora	0,799 3		
C1	0,391 2	0,093 9		C1	0,700 3	1	
T 14	R : 0,3056 p = 0,009			T 21	R : 0,3019 p = 0,0336		
	Paja	Bora	C1		Paja	Bora	C1
Paja				Paja			
Bora	0,701 1			Bora	0,393 6		
C1	0,798 2	0,701 3		C1	0,395	0,898 1	

En las cámaras sin detrito vegetal (control 1), la colonización de los organismos de la meiofauna fue similar a lo observado en las cámaras con detrito, los organismos dominantes fueron los oligoquetos, rotíferos y copépodos. En los primeros, las abundancias aumentaron progresivamente con los días de incubación, mientras que los rotíferos oscilaron con tendencia a disminuir. Así mismo la abundancia de los copépodos osciló con tendencia a disminuir en el día 21, mostrando un máximo de abundancia el día 7. Por su parte los nemátodos mostraron un aumento progresivo a partir del día 14 en un orden de abundancia menor con respecto a los organismos más abundantes, mientras que los rizópodos mostraron un ligero aumento sólo en el día 14.

Por su parte en las cámaras correspondientes al control 2, a pesar que estas cámaras estuvieron diseñadas para evitar el acceso de la meiofauna, se pudo ver que los organismos de meiofauna lograron colonizarla, pero de una forma más lenta inicialmente y los nemátodos dominaron dichas cámaras a partir del día 14 seguidos por los oligoquetos. No obstante, los rotíferos se observaron como colonizadores iniciales y sus abundancias oscilaron durante el periodo de incubación con tendencia a aumentar, también se observó un pico en las abundancias de los rizópodos el día 14 y los copépodos tendieron a aumentar progresivamente hasta el final del ensayo. Los gastrótricos y quironómidos se observaron ocasionalmente (Figura II.6).

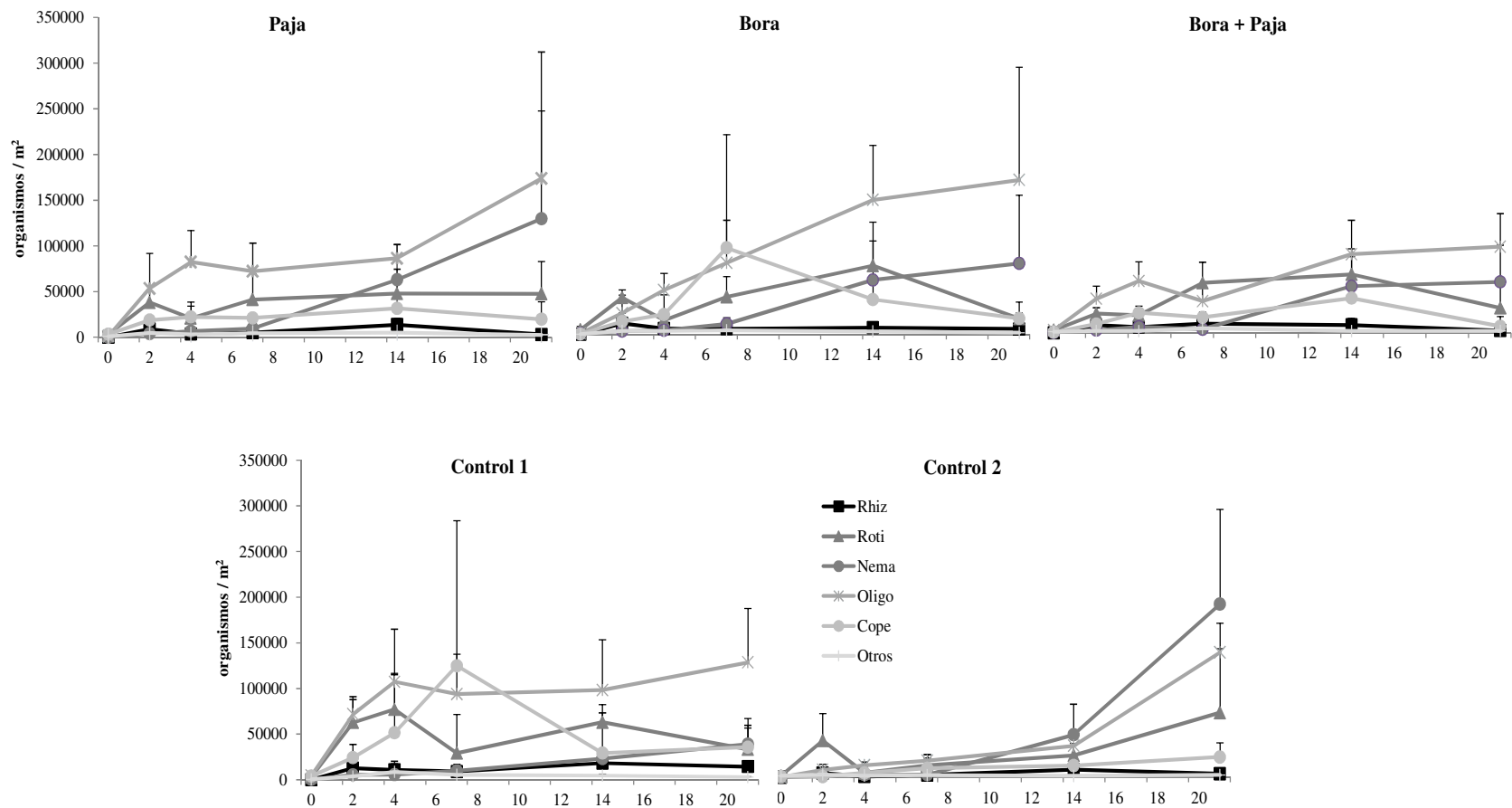


Figura II.6. Colonización de la meiofauna en las cámaras de incubación correspondientes a los tratamiento con hojas de Paja, Bora, Bora y Paja combinadas y, los controles 1 (malla 500 μ m sin detrito vegetal) y control 2 (malla 40 μ m Bora + Paja). “Otros” agrupa ácaros, quironómidos y gastrótricos.

Con respecto a la comunidad de meiofauna observada en las adyacencias de las cámaras de incubación, en la figura II.7 se puede ver que los organismos más abundantes fueron los oligoquetos, copépodos y rotíferos seguidos por nemátodos y rizópodos. Por su parte los ácaros y gastrótricos se observaron en menor abundancia y los quironómidos fueron ocasionales. Durante el período de incubación se observó oscilación en las abundancias de los organismos mencionados y se evidenciaron mayores abundancias de todos los organismos a partir del día 7. También se observa una disminución de los organismos el día 21 probablemente debido a factores ambientales, pero dichas perturbaciones no parecen afectar a los oligoquetos y copépodos (Figura II.7). Es de hacer notar que la colonización de los organismos de la meiofauna en las cámaras de incubación guardó relación con las abundancias de los mismos en la comunidad de meiofauna adyacente, es decir, los oligoquetos, copépodos y rotíferos fueron los más abundantes y las abundancias de algunos organismos tendieron a disminuir el día 21 (Figuras II.6 y II.7).

El ordenamiento multidimensional de los ensamblajes de la meiofauna durante los días de incubación, a través del análisis de escalamiento multidimensional (NMDS) reveló que el tiempo en el que la abundancia y composición de la meiofauna de las cámaras experimentales de incubación se asemejan a la abundancia y composición de las comunidades adyacentes naturales es rápido (entre los días 14 y 21). En la figura II.8, se puede ver una trayectoria de las muestras desde el día cero de todos los tratamientos ubicados en el lado izquierdo del diagrama y progresivo recorrido hacia el lado derecho en los sucesivos días de incubación, particularmente hacia los días 14 y 21 donde se solapan con los ensamblajes de las comunidades adyacentes a los experimentos, es decir, comunidades sin ningún tipo de modificación experimental. También en el espacio de ordenamiento del análisis multidimensional se observa que los vectores de velocidad de

corriente y profundidad se relacionan estrechamente con los últimos días de incubación, en concordancia a lo observado en campo. La calidad o confiabilidad de los 2 ejes principales graficados en el NMDS se deja ver por el bajo valor de stress $\leq 0,13$.

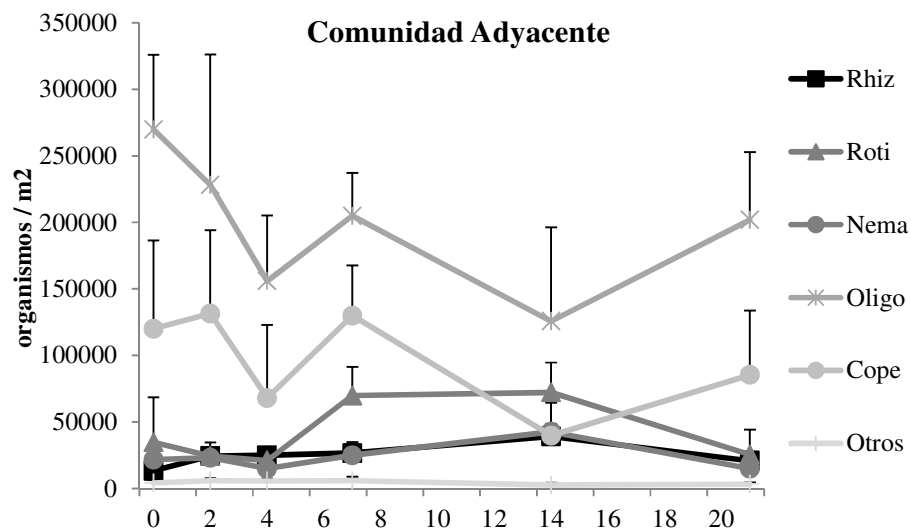


Figura II.7. Abundancia de los organismos de la meiofauna correspondiente a la comunidad adyacente a las cámaras de incubación.

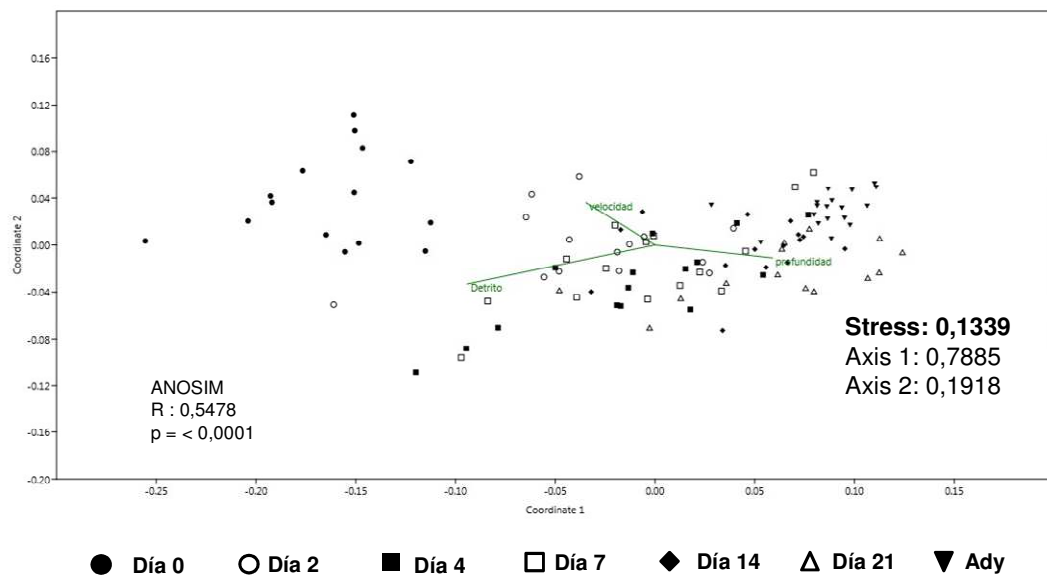


Figura II.8. Análisis de escalamiento multidimensional y disimilaridad de los ensamblajes de la meiofauna en las cámaras de incubación y la comunidad adyacente.

I.6. Discusión.

Dinámica de colonización de la meiofauna

Es usual encontrar descrito que los ensamblajes de la meiofauna en experimentos de colonización con sedimento axénico aumenten progresivamente con los días de incubación (Zhou, 2001; Miyake y col., 2003; Troch y col., 2005). Algunos autores señalan que la tendencia es a que las abundancias de dichos organismos se equilibren entre los 4 – 16 días de incubación (Miyake y col., 2003; Machado de Carvalho y Sanches, 2004). No obstante, a pesar del aumento progresivo de los ensamblajes de la meiofauna en el inicio de la incubación, en el río Apure se observó una tendencia a la disminución en algunos de los taxa a partir del día 14

(particularmente rotíferos y copépodos), debido probablemente a que el flujo de la corriente aumentó a partir de dicho día. La importancia entre la colonización de la meiofauna y el flujo de la corriente ha sido reportada por Marmonier y Creuzé des Chatelliers (1991), los cuales destacan una reducción en abundancia y diversidad en comunidades de meiofauna después de un flujo catastrófico. Así mismo, Smith y Brown (2006), encontraron una mayor colonización en lugares con menor flujo con respecto a lugares con flujos altos.

Por otra parte, la sucesión de la meiofauna en sustratos axénicos en los ríos está relacionada con varios factores. Robertson (2000), destaca que la disponibilidad de hábitat libre de organismos promueve una colonización exponencial en la etapa inicial de la colonización por parte de los organismos de la meiofauna con mayor movilidad o mejor mecanismo de dispersión. Además, avanzado el proceso de colonización, el desarrollo de circuitos microbianos sobre el detrito favorece los ensamblajes de la meiofauna (Moore y col., 2004; Troch y col., 2005). En el río Apure se observó la colonización exponencial entre los días 2 y 4 y los colonizadores iniciales y abundantes estuvieron dominados por oligoquetos, copépodos y nemátodos organismos con mayor movilidad cuya forma corporal es cilíndrica y alargada (Miyake y col., 2003; Machado de Carvalho y Sanches, 2004; Bond y col., 2006; Eyualet-Abebe y col., 2006; Smith y Brown, 2006). Posteriormente, se observaron cambios graduales en las abundancias de los organismos de la meiofauna, caracterizados entre aumentos y disminución de las mismas, los cuales probablemente estén relacionados con las variaciones de los factores ambientales y de cómo éstos afectan diferencialmente a los grandes grupos de meiofauna. Mientras que los rotíferos y copépodos tendieron a disminuir después del día 14, cuando se registraron aumentos en la velocidad de la corriente y profundidad, los oligoquetos y nemátodos aumentaron hasta el día 21. Esto nos muestra que los grupos de organismos tienen estrategias

diferentes hacia los cambios ambientales descritos y sus respuestas de migración o colonización varían de acuerdo a estos parámetros hidráulicos.

Fue interesante observar que la colonización de meiofauna en las cámaras de incubación del Control 2 (cámaras con malla de 40 μm , diseñadas para evitar la entrada de la meiofauna) se presentó desde el día 2 y se mantuvo con abundancias bajas hasta el día 14 cuando se registró un aumento significativo en nemátodos y oligoquetos, y en menor proporción rotíferos y copépodos. La morfología alargada de nemátodos y oligoquetos permitió que estos entraran como individuos muy pequeños a través de los poros de 40 μm y posteriormente ser detectados en abundancia en las cámaras ya crecidos después de los 14 días. En el caso de los copépodos, quizás estos penetraron la cámara siendo nauplios. Estos organismos, una vez dentro de estas cámaras, y habiendo alcanzado mayor tamaño son incapaces de salir y pudieran aumentar sus números por esta razón. Por otro lado, estas cámaras proporcionan refugio ante depredadores de mayor tamaño (meiofauna y macrofauna), los cuales no pueden acceder a su interior.

Las abundancias de los organismos encontrados en las cámaras de incubación en el río Apure estuvieron relacionadas con los patrones de abundancia observados en la comunidad adyacente, además la relación de las abundancias observadas entre las cámaras de incubación y la comunidad adyacente deja ver que el tiempo que le toma a la comunidad de meiofauna de colonizar sedimentos axénicos y alcanzar valores similares a lo encontrado en comunidades naturales adyacentes es rápido. La variabilidad encontrada en las abundancias de las comunidades adyacentes en las diferentes fechas de muestreo no solo estaría mostrando la variación temporal a nivel de días sino que reflejan la heterogeneidad espacial a pequeña escala, usual en comunidades bentónicas. Esta rápida dinámica de colonización encontrada para la meiofauna en el río Apure es uno de los

hallazgos más importantes de este trabajo, ya que suma evidencia a la potencial utilización de esta comunidad como indicadora de recuperación de los ecosistemas lóticos después de una perturbación bajo condiciones naturales y podría ser comparable bajo escenarios donde exista una perturbación persistente (Vrizer y Vukovic, 2000; Mirto y Danovaro, 2004; Troch y col., 2005).

Por último, es importante mencionar las diferencias encontradas en relación a las abundancias entre las comunidades adyacentes revisadas en este capítulo y las comunidades descritas en el análisis de variabilidad temporal de la meiofauna mostrada en el capítulo I. Estas diferencias son notables ya que los valores encontrados para la abundancia de meiofauna en las playas en época de aguas bajas (ABA) no superaron los 120.000 org./m² mientras que los valores de las comunidades adyacentes de este capítulo alcanzan valores cercanos a los 500.000 org./m². Esta variabilidad interanual encontrada pudiera ser propia de la variación de las comunidades de estos ecosistemas tan dinámicos y variables espacio-temporalmente. Debido al reducido número de estudios de meiofauna en playas arenosas de ríos grandes tropicales no se tiene una referencia de patrones de abundancia de las comunidades de estos ecosistemas, lo que impide poder hacer interpretaciones comparativas con lo encontrado en este trabajo. Esto subraya la necesidad de realizar más investigaciones sobre las comunidades bentónicas de estos ecosistemas para así lograr un mayor entendimiento del funcionamiento y los patrones ecológicos que ocurren en los ríos grandes tropicales.

Efecto del detrito vegetal en la colonización de la meiofauna.

Algunos trabajos sugieren que la presencia de recursos mejora la colonización (Troch y col., 2005; Galluci y col., 2008). Sin embargo, los

ensamblajes de la meiofauna en las cámaras incubadas en el río Apure, no mostraron diferencias significativas en relación a la disponibilidad y calidad del detrito vegetal. En este sentido, pareciera que la disponibilidad de hábitat libre de organismos, es el factor más importante en la estructuración de los ensamblajes de la meiofauna y no la adición de detrito vegetal. En ambientes estuarinos, Zhou (2001) encontró que la colonización a nivel de grandes grupos de la meiofauna fue más rápida en los controles (sin detrito vegetal) en la etapa inicial (10 días), que en las cámaras enriquecidas con hojas de manglar; no obstante, avanzado el proceso (30 días) la diferenciación entre las cámaras sin detrito con respecto a las enriquecidas con detrito presentó mayores abundancias en las últimas pero sólo cuando se determinó a mayor resolución taxonómica, particularmente por el aumento de nemátodos bacterívoros de la especie *Diplolaimella* sp. Por su parte, Williams y Smith (1996) también encontraron densidades uniformes y débilmente relacionadas con la adición de material orgánico particulado, en comunidades de macroinvertebrados en un río pequeño al sur de Ontario.

Adicionalmente, se sabe que la composición química de la hoja, así como los cambios sucesionales en la química y/o microflora durante la descomposición de la hojarasca, modulan los ensamblajes de las comunidades de meiofauna (Gee y Somerfield, 1997; Wantzen y col., 2008). En este sentido las hojas de bora representan el detrito alimenticio con mayor calidad nutricional dado que el coeficiente C:N resultó menor con respecto a las hojas de paja de agua. Rodríguez (1997), encontró que el contenido de fibra cruda y el contenido de taninos de la bora fueron menores al que se reporta para otras especies del mismo género de la paja de agua. Así mismo, König y col., (2014) destacan que el alto contenido nutricional se corresponde con una baja cantidad de componentes que complican la fragmentación del material detrítico, tales como taninos, lignina y celulosa, elementos que comúnmente se resumen en las determinaciones de fibra. En

adición, las Poaceas (familia a la cual pertenece la paja de agua), en su mayoría presentan baja tasa de descomposición debido a su alta relación C:N lo que le confiere resistencia y baja calidad nutricional (Negrin y col., 2012).

La diferencia nutricional entre los detritos alimentarios casi siempre modula los ensamblajes de las comunidades bentónicas; es así como Dethier y col. (2014), evidenciaron que los isópodos prefirieron, entre dos algas ensayadas, aquella que resultó con mayor valor nutritivo, favoreciendo el crecimiento tanto de isópodos como copépodos en el Archipiélago de San Juan Washington. También en comunidades de macroinvertebrados de una quebrada subtropical, se encontró que las densidades fueron mayores para hojas consideradas de mayor calidad nutricional, con coeficientes de C:N bajos; además, la diversidad taxonómica y funcional en dichas hojas se diferenció de aquellas hojas con menor calidad nutricional y por consiguiente mayor coeficiente C:N (König y col., 2014).

A pesar que el coeficiente C:N correspondiente a las hojas de bora resultó menor con respecto a las hojas de paja de agua, lo que pone al primer detrito como más nutritivo para la meiofauna, en el río Apure no se observaron diferencias significativas en los ensamblajes de la meiofauna entre las cámaras enriquecidas con discos de hojas de bora de aquellas enriquecidas con paja. Esta ausencia de diferenciación probablemente se deba a dos aspectos objeto de futuros estudios; por un lado quizás la disponibilidad de hábitat libre de organismos, sea el factor de mayor predominancia en la estructuración de los ensamblajes de la meiofauna en el río Apure y que la calidad nutricional de los recursos sea de importancia secundaria. Por otro lado, es posible que la diferenciación en los ensamblajes de la meiofauna en el río Apure se evidencie a mayor resolución taxonómica y no a grandes grupos como se realizó en este estudio.

II.7. Conclusiones.

Los oligoquetos, rotíferos y copépodos fueron los organismos que más rápido colonizaron las cámaras de incubación y fueron abundantes durante el proceso, mientras que los nemátodos mostraron aumento progresivo en un orden de abundancia menor.

Las abundancias de los taxa fueron oscilantes durante el proceso de colonización, con tendencia a disminuir el día de incubación 21, a excepción de oligoquetos y nemátodos, los cuales aumentaron progresivamente.

No se observaron diferencias significativas en los ensamblajes de la meiofauna entre las cámaras sin detrito vegetal (control) y con detrito vegetal, ni tampoco entre los diferentes detritos vegetales colocados en las mismas (bora y paja de agua).

Los ensamblajes de las comunidades de meiofauna en las cámaras de incubación variaron progresivamente con el tiempo y se relacionó estrechamente con lo observado en la comunidad adyacente, evidenciándose que se alcanzan rápidamente las condiciones de comunidades naturales adyacentes. Este hallazgo es de suma importancia por las implicaciones de monitorización de impactos por perturbaciones en hábitats sensibles a la degradación en ecosistemas fluviales tropicales, tal como lo son las playas de arena a lo largo de los ríos grandes de la cuenca del Orinoco.

Referencias bibliográficas

APHA/AWWA/WEF. (2005). Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. American Public Health Association, American Water Works Association, Water Environment Federation. 21st Edition. Washington, D.C. 1268 pp.

Beier, S y Traunspurger, W. (2003). Temporal dynamics of meiofauna communities in two small submountain carbonate streams with different grain size. *Hydrobiologia* 498: 107–131.

Blott, S.J. y Pye, K. (2001) GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surface Processes and Landforms* 26, 1237-1248.

Bond, N., Sabater, S., Glaiste, A., Roberts, S., y Vanderkruk, K. (2006) Colonisation of introduced timber by algae and invertebrates, and its potential role in aquatic ecosystem restoration. *Hydrobiologia* 556:303–316.

Coull, B. (1999) Role of meiofauna in estuarine soft-bottom habitats. *Australian Journal of Ecology* 24: 327-343.

Cowell, B., Remley, A. y Lynch, D. (2004) Seasonal changes in the distribution and abundance of benthic invertebrates in six headwater streams in central Florida. *Hydrobiologia* 522: 99–115.

Cressa, C., Vásquez, E., Zoppi, E., Rincón, J. y López, C. (1993). Aspectos generales de la limnología en Venezuela. *Interciencia* 18(5): 237-248.

Cruz, M. (1998) Estudio del meiobentos en el Golfo de Guayaquil, (Río Guayas, Canal Cascajal y Estero Salado), Ecuador en 1996. *Acta Oceanográfica del Pacífico* 9(1): 177-185.

Dethier, M., Brown, A., Burgess, S., Eisenlord, M., Galloway, A., Kimber, J., Lowe, A., O'Neil, C., Raymond, W., Sosik, E. y Duggins, D. (2014). Degrading

detritus: Changes in food quality of aging kelp tissue varies with species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 460: 72–79.

Di Sabatino, A., Gerecke, R. y Martin, P. (2000) The biology and ecology of lotic water mites (Hydrachnidia). *Freshwater Biology* 44: 47-62.

Dole-Olivier M., Galassi, D., Marmonier, P. y Creuze Des Chaa Telliers, M. (2000). The biology and ecology of lotic microcrustaceans. *Freshwater Biology* 44:63-91.

Duno, R., Aymard G. y Huber, O. (2007) Catálogo anotado e ilustrado de la flora vascular de los Llanos de Venezuela. FUDENA / Fundación Empresas Polar / FIBV. Caracas.

El-Serehy, H., Al-Misned, F. y Al-Rasheid, K. (2015) Population fluctuation and vertical distribution of meiofauna in the Red Sea interstitial environment. *Saudi Journal of Biological Sciences* 22: 459–465.

Enríquez, S., Duarte, C. M. y Sand-Jensen, K. (1993). Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C:N:P content. *Oecologia* 94, 457–471.

Eyualem-Abebe., Andrásy, I. y Trautspurger., W. (2006). *Freshwater Nematodes. Ecology and Taxonomy*. CABI Publishing.

Fenchel, T. (1978). The ecology of micro and meiobenthos. *Annual Review Ecology and Systematics*. 9: 99-121.

Gallucci, F., Moens, T., Vanreusel, Ann. y Fonseca, G. (2008) Active colonisation of disturbed sediments by deep-sea nematodes: evidence for the patch mosaic model. *Marine Ecology Progress Series*. 367: 173–183.

Gee, J. y Somerfield, P. (1997) Do mangrove diversity and leaf litter decay promote meiofaunal diversity? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 218(1): 13–33.

Gibbins, C, Vericat D. y Batalla, R. (2007). When is stream invertebrate catastrophic? The role of hydraulics and sediments transport in initiating drift during flood events. *Freshwater Biology*. 52(12):2369-2384.

Giere, O. (1993). *Meiobenthology. The Microscopic Fauna in Aquatic Sediments*. Springer-Verlag Berlin.

Górska, B., Grzelaka, K., Kotwickia, L., Hasemannb, C., Scheweb, I., Soltwedelb, T. y Włodarska-Kowalczuka, M. (2014) Bathymetric variations in vertical distribution patterns of meiofauna in the surface sediments of the deep Arctic ocean (HAUSGARTEN, Fram strait). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 91: 36–49.

Hamilton, S., Lewis, W. y Sippel, S. (1992) Energy sources for aquatic animals in the Orinoco river floodplain: evidence from stable isotopes. *Oecologia*. 89: 324-330.

Hammer, Ø., Harper, D. y Ryan, P. (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*. 4(1): 99p.

Hauer, F. y Lamberti, G. (2007). *Methods in Stream Ecology*. 2da edición. ELSEVIER. USA.

Higgins, R. y Thiel, H. (1988). *Introduction to the study of Meiofauna*. Smithsonian Institution Press Washington, DC.

Hildrew, A. y Giller, P. (1994). Patchiness, species interactions and disturbance in the stream benthos. En: Robertson, A. 2000. Lotic meiofaunal community dynamics: colonisation, resilience and persistence in a spatially and temporally heterogeneous environment. *Freshwater Biology*. 44: 135-147.

Jordan, S., Shiozawa, D. y Schmid-Araya, J. (1999). Benthic invertebrate of a large, sandy river system: The Green and Colorado rivers of Canyonlands National Park, Utah. *Archives fur Hydrobiologie*. 147 (1):91-127.

Junk, W., Bayley, P. y Spark, R. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. En: Dodge, D. (Editor). *Proceedings of the International Large River Symposium(LARS)*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 106:110-127.

Kolasa, J. (2000). The biology and ecology of lotic microturbellarians. *Freshwater Biology*. 44: 135-147.

König, R., Ubiratan, L. y Santos, S. (2014). Colonisation of low- and high-quality detritus by benthic macroinvertebrates during leaf breakdown in a subtropical stream. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*. 45: 61–68.

Kotwicki, L., De Troch, M., Urban-Malinga, B., Gheskiere, T. y Wesawski, J. (2005) Horizontal and vertical distribution of meiofauna on sandy beaches of the North Sea (The Netherlands, Belgium, France). *Helgol. Mar. Res.* 59: 255-264.

Lancaster, J. y Hildrew, A. (1993). Flow refugia and the microdistribution of lotic macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*. 12(4):385-393.

Lenting N., Williams D. y Fraser B. (1997). Qualitative differences in interstitial organic matter and their effect on hyporheic colonisation. *Hydrobiologia*. 344: 19-26.

Lewis, D. y McConchie, D. (1994) *Analytical Sedimentology*. Chapman & Hall. New York London.

- Lewis, W., Hamilton, S., Lasi, M., Rodríguez, M. y Saunders, J. (2000). Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *BioScience*. 50(8):681-692.
- Lewis, W., Hamilton, s. y Saunders, J. (1995). Rivers of Northern South America. In: Cushing C. y K. Cummins (Editors.) *Ecosystems of the World: Rivers*. Elsevier, New York. 219-256.
- Li, X., Cui, B., Yang, Q., Tian, H., Lan, Y., Wang, T. y Han, Z. (2012) Detritus quality controls macrophyte decomposition under different nutrient concentrations in a eutrophic shallow lake, North China. *PLoS One*. 7(7). e42042. doi:10.1371/journal.pone.0042042
- Liñero, I., Ojeda, S. y Amaro, M. (2013) Variación espacio-temporal de la meiofauna submareal en una playa arenosa nororiental de Venezuela. *Revista de Biología Tropical*. 61(1): 59-73.
- Machado de Carvalho, E. y Sanches, V. (2004) Colonização por macroinvertebrados bentônicos em substrato artificial e natural em um riacho da serra de Itatinga, Sao Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 21(2): 287-293.
- Marmonier, P. y Creuzé des Chateliers. (1991). Effects of spates on interstitial assemblages of the Rhone River. Importance of spatial heterogeneity. *Hydrobiología*. 210: 243-251.
- Milton, S. (2007). *Estadística para Biología y Ciencias de la Salud*. 3 era edición ampliada. Editorial Mc Graw Hill. 722p.
- Mirto, S. y Danovaro, R. (2004) Meiofaunal colonisation on artificial substrates: a tool for biomonitoring the environmental quality on coastal marine systems. *Marine Pollution Bulletin* 48: 919–926.

Miyake, Y., Hiura, T., Kuhara, N. y Nakano, S. (2003) Succession in a stream invertebrate community: A transition in species dominance through colonization Ecological Research. 18: 493–501.

Montoya, J.V., Arrington, D.A. y Winemiller, K. (2014) Seasonal and variation of shrimp (Crustacea, Decapoda) on sandbanks of a tropical floodplain river. Journal of Natural History. 48(9-10):557-574.

Montoya, J.V., Castillo, M. y Sánchez, L. (2011) La importancia de las inundaciones periódicas para el funcionamiento y conservación de los ecosistemas inundables de grandes ríos tropicales: Estudios en la cuenca del Orinoco. Interciencia. 36(12): 900 - 907.

Montoya, J.V., Osío, A., Pérez, M. y Pineda, V. (2017). Capítulo 4: Los ríos de los llanos de Apure. pp. 75-107. En: Rodríguez-Olarte, D. (Ed.). Ríos en riesgo de Venezuela, Volumen I. Colección Recursos Hidrobiológicos de Venezuela. Universidad Centroccidental Lisandro Alvarado (UCLA). Barquisimeto, Lara. Venezuela. ISBN 978-980-12-9274-6.

Montoya, J. V., Roelke, D. L., Winemiller, K. O., Cotner, J. B. y Snider, J. A. (2006) Hydrological seasonality and benthic algal biomass in a neotropical floodplain river. Journal of the North American Benthological Society, 25: 157-170.

Moore, J., Berlow, E., Coleman, D., Ruiter, P., Alan, D., Collins, N., McCann, K., Melville, K., Morin, P., Nadelhoffer, K., Rosemond, A., Post, D., Sabo, J., Scow, K., Vanni, M. y Wall, D. (2004) Detritus, trophic dynamics and biodiversity. Ecology Letters. 7: 584–600.

Negrin, V., Gonzalez, G., Kandus, P. y Marcovecchio, J. (2012) Decomposition and nutrient dynamics in a *Spartina alterniflora* marsh of the bahía Blanca estuary, Argentina. Brazilian Journal of Oceanography. 60(2): 259-263.

Nelson, D. y Marley, N. (2000) The biology and ecology of lotic Tardigrada. *Freshwater Biology* 44: 93-108.

Palmer, M., Arensburger, P., Silver, B., Hakenkamp, C. y Reid, J. (1995). Disturbance and the community structure of stream invertebrates: patch specific effects and the role of refugia. *Freshwater Biology*, 34(2): 343-356.

Palmer, M., Bely, A. y Berg, K. (1992). Response of invertebrates to lotic disturbances: a test of the hyporheic refuge hypothesis. *Oecologia*. 89: 182-194.

Palmer, M. y Strayer, D. (1996). Meiofauna. Pags. 315-337. En Hauer, F., Lamberti, G. *Methods in stream ecology*. Academic Press.

Palmer, M., Swan, C., Nelson, K., Silver, P. y Alvestad, R. (2000). Within-stream landscapes: empirical evidence that stream invertebrates respond to patch type and the spatial arrangement of patches. *Landscape Ecology*. 15: 565-578.

Perlmutter, D. y Meyer, J. (1991). The impact of a streamdwelling harpacticoid copepod upon detritally-associated bacteria. *Ecology*. 72: 2170–2180.

Plan de la Patria (2013). Segundo Plan Socialista de Desarrollo Económico y Social de la Nación 2013 – 2016.

Prejs, K. y Prejs, A. (1992). Importance of predation in regulating density of meio- and macrofauna in seasonal tropical waters. *Hydrobiologia*. 242: 77-86.

Radwell, A. y Brown, A. (2006) Influence of fine sediments on meiofauna colonization densities in artificial stream channels. *Arch. Hydrobiol.* 165 (1): 63–75.

Raffaelli, D. y Mason, C. (1981) Pollution monitoring with meiofauna, using the ratio of nematodes to copepods. *Mar. Pollut. Bull.* 12: 158-163.

Reiss, J. y Schmid-Araya, J. (2008). Existing in plenty: abundance, biomass and diversity of ciliates and meiofauna in small streams. *Freshwater Biology*. 53: 652–668.

Ricci, C. y Balsamo, M. (2000). The biology and ecology of lotic rotifers and gastrotrichs. *Freshwater Biology*. 44: 15-28.

Robertson, A. (2000). Lotic meiofaunal community dynamics: colonisation, resilience and persistence in a spatially and temporally heterogeneous environment. *Freshwater Biology*. 44: 135-147.

Robertson, A., Lancaster, J. y Hildrew, A. (1995). Stream hydraulics and the distribution of microcrustacea: a role for refugia? *Freshwater Biology*. 33: 469-484.

Robertson, A. y Milner, A. (2001). Coarse particulate organic matter: a habitat or food resource for the meiofaunal community of a recently formed stream? *Archives fur Hydrobiologie*. 152(4): 529-541.

Robertson, A., Rundle, S. y Schmid-Araya, J. (2000a). An introduction to a special issue on lotic meiofauna. *Freshwater Biology*. 44: 1-3.

Robertson, A., Rundle, S. y Schmid-Araya, J. (2000b). Putting the meio- into stream ecology: current findings and future directions for lotic meiofaunal research. *Freshwater Biology*. 44:177–183.

Rodriguez, J. (1997). Valor nutritivo de la bora *Eichhornia crassipes* (mart.) solms en relación a su utilización como forraje. *Zootecnia Tropical*. 15(1):51-65.

Saunders, J. y Lewis, W. (1989). Transport of major solutes and the relationships between solute concentrations and discharge in the Apure River, Venezuela. *Biogeochemistry*. 8:101-113.

Schmid-Araya, J. (1995). Disturbance and population dynamics of rotifers in bed sediments. *Hydrobiologia*. 313/314: 279-290.

Schmid-Araya, J. M., (1997). Temporal and spatial dynamics of meiofaunal assemblages in the hyporheic interstitial of a gravel stream. *Groundwater/Surface Water Ecotones: Biological and Hydrological Interactions and Management Options*. Pp 29 -36.

Schmid-Araya, J. (2000). Invertebrate recolonization patterns in the hyporheic zone of a gravel stream. *Limnology and Oceanography* 45(4):1000-1005.

Schmid-Araya, J. y Schmid, P. (2000). Trophic relationships: integrating meiofauna in to a realistic benthic food web. *Freshwater Biology*. 44: 149-163.

Schmid-Araya, J., Hildrew, A., Robertson, A., Schmid, E. y Winterbottom, J. (2002) The Importance of meiofauna in food webs: evidence from an acid stream. *Ecology*. 83(5):1271–1285.

Smith, F. y Brown, A. (2006) Effects of flow on meiofauna colonization in artificial streams and reference sites within the Illinois River, Arkansas. *Hydrobiologia* 571:169–180.

Stead, T., Schmid-Araya J. y Hildrew, A. (2003) All creatures great and small: patterns in the stream benthos across a wide range of metazoan body size. *Freshwater Biology* 48: 532-547.

Suderman, K. y Thistle, D. (2003) Spills of fuel oil #6 and Orimulsion can have indistinguishable effects on the benthic meiofauna. *Marine Pollution Bulletin* 46: 49–55.

Swan, C. y Palmer, M. (2000). What drives small-scale spatial patterns in lotic meiofauna communities? *Freshwater Biology*. 44: 109-12.

Thomaz, S., Bini, L. y Bozelli, R. (2007). Floods increase similarity among Aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*. 579:1-13.

Townsend, C. (1989). The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*. 8:36-50.

Traunspurger, W. (2000). The biology and ecology of lotic nematodes. *Freshwater Biology*. 44: 29-45.

Traunspurger, W., Bergtold, M. y Goedkoop, W. (1997) The effects of nematodes on bacterial activity and abundance in a freshwater sediment. *Oecologia* 112:118-122.

Trayler, K. y Davis, J. (1998) Forestry impacts and the vertical distribution of stream invertebrates in south-western Australia. *Freshwater Biology* 40: 331–342.

Troch, M., Vandepitte, L., Raes, M., Suarez, E. y Vincx, M., (2005) A field colonization experiment with meiofauna and seagrass mimics: effect of time, distance and leaf surface area. *Marine Biology*. 148: 73–86.

Vásquez, A., González, M., Díaz, O. y Liñero, I. (2010). Variación temporal de la meiofauna en sedimentos del sistema lagunar “Laguna de Raya”, Estado Nueva Esparta, Venezuela. *Interciencia*. 35(2): 144-150.

Vrizer, B. y Vukovic, A. (2000) Meiofaunal recolonization of defaunated sediments: II Harpaticoida (Copepoda); preliminary results. *Periodicum Biologorum*. 102(2): 201-206.

Wantzen, K., Yule, C., Mathooko, J. y Pringle, C. (2008) Organic Matter Processing in Tropical Streams. En: Dudgeon, D. *Tropical Stream Ecology*. Elsevier Inc. 44-60 pp.

- Warwick, R. (1989) The role of meiofauna in the marine ecosystem: evolutionary considerations. *zoological of Journal the Linnean Society* 96: 229-241.
- Westheide, W. (1986) Progenesis as a principle in meiofauna evolution. *Journal of Natural History*, 21:4, 843-854.
- Wetzel, R. y Likens, G. (2000). *Limnological Analyses*. 3ra Edición. Springer.
- Williams, D. y Hynes, H. (1976). The recolonisation mechanisms of stream benthos. *Oikos*. 27: 265-272.
- Williams, D. y Smith, M. (1996) Colonization dynamics of river benthos in response to local changes in bed characteristics. *Freshwater Biology* 36: 237–248.
- Winemiller, K., Montaña, C., Roelke, D., Cotner, J., Montoya, J.V., Sanchez, L., Castillo, M. y Layman, C., (2014). Pulsing hydrology determines top-down control of basal resources in a tropical river-floodplain ecosystem. *Ecological Society of America*
- Woods, D. y Tietjen, J. (1985). Horizontal and vertical distribution of meiofauna in the Venezuela Basin. *Marine Geology*. 68: 233- 241.
- Zhou, Hong. (2001) Effects of leaf litter addition on meiofaunal colonization of azoic sediments in a subtropical mangrove in Hong Kong. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 256: 99–121.