



1506
UNIVERSITÀ
DEGLI STUDI
DI URBINO
CARLO BO

DIPARTIMENTO DI SCIENZE BIOMOLECOLARI (DISB)

CORSO DI DOTTORATO DI RICERCA IN SCIENZE DELLA VITA SALUTE E
BIOTECNOLOGIE

CURRICULUM: BIOLOGIA DELLA CELLULA E DEGLI ORGANISMI

CICLO XXXI

**BIODIVERSITÀ ED ECOLOGIA DELLA
MEIOFAUNA MARINA IN AMBIENTE
SUBTIDALE DELLE MALDIVE, CON
PARTICOLARE RIFERIMENTO AI NEMATODI**

SETTORE SCIENTIFICO DISCIPLINARE: BIO/05

RELATORE

Chiar.mo Prof. Loretta Guidi

DOTTORANDO

Lucia Cesaroni

CO-RELATORE:

Dott.ssa Federica Semprucci

ANNO ACCADEMICO 2018-2019

INDICE

1. INTRODUZIONE	1
1.1. <i>MEIOBENTHOS</i> E MEIOFAUNA.....	1
1.2. NEMATOFAUNA	4
1.2.1. BIODIVERSITÀ ED ECOLOGIA	11
1.1.2 ADATTAMENTI MORFO-FUNZIONALI ALL'HABITAT	13
1.3. ARCIPELAGO DELLE MALDIVE	20
2. SCOPO DELLA RICERCA E LINEE GENERALI	24
3. MATERIALI E METODI.....	25
3.1. TECNICHE DI CAMPIONAMENTO, TRATTAMENTO DEI CAMPIONI E RILEVAMENTO DEI FATTORI ABIOTICI.....	25
3.2. ANALISI GRANULOMETRICHE DEI SEDIMENTI	26
3.3. ESTRAZIONE, SMISTAMENTO (<i>SORTING</i>) E CONTEGGIO DEL <i>MEIOBENTHOS</i>	27
3.4. TECNICHE DI STUDIO DEI NEMATODI	29
3.5. APPLICAZIONE DELLA MICROSCOPIA ELETTRONICA A SCANSIONE NELLO STUDIO DELLA NEMATOFAUNA	30
3.6. IDENTIFICAZIONE DEI TRATTI MORFO-FUNZIONALI.....	32
3.7. ANALISI STATISTICHE.....	32
4. RISULTATI	34
4.1. ANALISI GRANULOMETRICA	34
4.2. BIODIVERSITA' E STRUTTURA DI COMUNITA'DI AMBIENTE SUBTIDALE PROFONDO	34
4.3. BIODIVERSITÀ E STRUTTURA DEI NEMATODI IN AMBIENTE SUBTIDALE PROFONDO	38
4.4. TRATTI MORFO-FUNZIONALI DEI NEMATODI IN RELAZIONE ALL'AMBIENTE SUBTIDALE PROFONDO	43
5. DISCUSSIONE	46
6. CONCLUSIONI.....	54
7. BIBLIOGRAFIA.....	55

1. INTRODUZIONE

1.1. MEIOBENTHOS E MEIOFAUNA

Il termine greco *bénthos*, fondo del mare, indica l'insieme di tutti gli organismi acquatici (animali e vegetali), che vivono a contatto o all'interno dei fondali dei corpi idrici, sia marini che dulciacquicoli. Utilizzando le dimensioni come criterio distintivo, possiamo suddividere gli organismi bentonici in tre categorie: *macrobenthos*, *meiobenthos* e *microbenthos*.

Il *macrobenthos* è la categoria più studiata, poiché si tratta di organismi aventi dimensioni superiori al millimetro e perciò visibili anche ad occhio nudo; del *microbenthos* invece fanno parte gli organismi aventi dimensioni inferiori ai 30 μm , quali batteri, diatomee e protozoi.

Il termine *meiobenthos* ($\mu\acute{\epsilon}\iota\omicron\varsigma$, più piccolo) fu introdotto per la prima volta nel 1942 da Molly F. Mare per identificare tutti quegli organismi, sia mobili che sessili, i quali causa le loro dimensioni, non potevano essere considerati appartenenti né al *macrobenthos* né al *microbenthos* (Fig. 1). Si considera perciò come meiofauna la componente animale del *meiobenthos* che riesce ad attraversare un setaccio avente maglie di 500 μm , ma che allo stesso tempo sono trattenuti da setacci aventi maglie di 63 μm .

Successivamente sono state utilizzate maglie con limite inferiore più basso. Attualmente la maggior parte degli studi prevede l'utilizzo di maglie con limite inferiore pari a 42 μm , o addirittura di 31 μm se si conducono studi in ambienti marini profondi così da essere sicuri di trattenere anche gli organismi più piccoli (Giere, 2009).

Gli organismi meiobentonici mostrano valori di biomassa di 1-2 DW m^2 (dry weight), mentre la loro densità varia tra 10^5 e 10^6 individui per m^2 , ciò significa che mediamente si avranno 100-1000 individui per cm^2 (Coull & Bell, 1979). L'oscillazione dei valori di abbondanza e le variazioni della struttura di comunità sono legate a parametri chimico-fisici dell'acqua e ad altri fattori quali: salinità, contenuto in sostanza organica, contenuto d'ossigeno, temperatura, pH, latitudine, profondità, maree, periodo dell'anno, granulometria del sedimento, eventuale presenza di fonti di inquinamento e a fattori biologici, quali presenza di predatori e competizione con altre specie per le risorse trofiche. I valori massimi di biomassa sono stati riscontrati nei sedimenti fangosi di ambiente estuariale, mentre quelli minimi in habitat profondi (Danovaro et al., 1995, 1999, 2000; Frontalini et al., 2014).

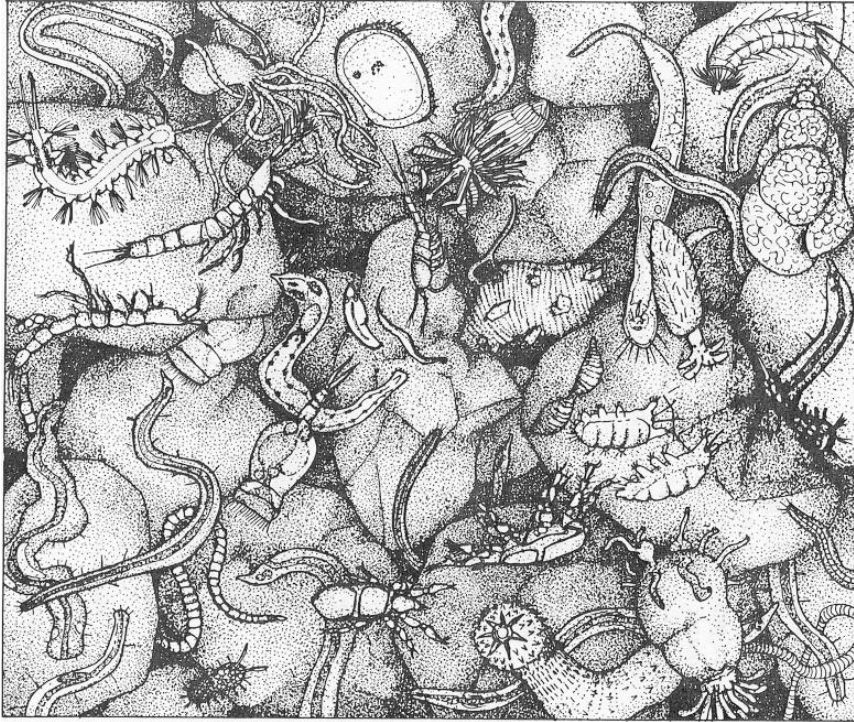


Figura 1. Rappresentazione artistica degli organismi della meiofauna (Giere, 1993).

La distribuzione orizzontale della meiofauna nel sedimento è eterogenea e viene per questo definita a “macchia di leopardo” (Fig. 2).

La distribuzione verticale invece è per lo più influenzata dal contenuto in ossigeno, o meglio dalla sua penetrazione nel sedimento: il raggiungimento del livello è misurabile come Discontinuità del Potenziale Redox (RPD). La maggior parte delle specie della meiofauna necessita che il valore del potenziale redox sia superiore a +400 mV, condizione che si verifica nei sedimenti fini in genere nei primi 2 cm di sedimento; se il valore scende al di sotto di +200 mV si assiste ad una sostanziale riduzione della densità della comunità (Giere, 2009).

Naturalmente le specie rispondono in maniera diversa al variare delle condizioni di ossigenazione. In generale le specie di Copepodi, essendo molto sensibili a condizioni ipossiche non riescono a colonizzare strati più profondi di sedimenti fini (Guerrini et al., 1998; Coull, 1999), mentre, al contrario, alcune specie di nematodi riescono ad adattarsi a condizioni ipossiche o anossiche, capacità che ha permesso loro di colonizzare anche questi strati (Wetzel et al., 1995, 2002; Windoffer et al., 1999; Krieger et al., 2000).

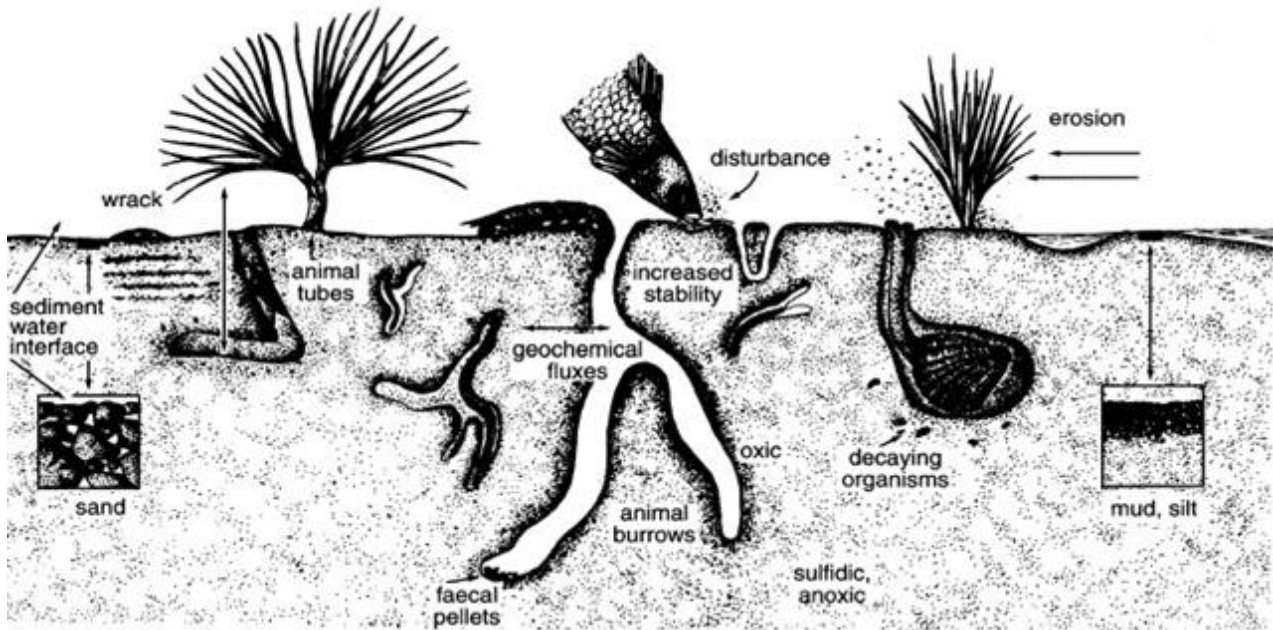


Figura 2. Fattori che influenzano la distribuzione della meiofauna (Giere, 2009).

Dei 35 *phyla* comunemente riconosciuti, ben 24 hanno rappresentanti nella meiofauna, e 5 di questi, Gnatostomulidi, Gastrotrichi, Chinorinchi, Loriciferi e Tardigradi sono esclusivi di questa comunità. Si definiscono come appartenenti alla “meiofauna temporanea” gli stadi larvali e giovanili bentonici di organismi che allo stadio adulto fanno parte del macrobenthos, mentre alla “meiofauna permanente” molte specie di diversi gruppi tassonomici maggiori (major taxa) quali: Platelmini, Nemertini, Nematodi, Rotiferi, Policheti, Copepodi Arpacticoidi, Ostracodi, Acari Alacaridi, Priapulidi, Molluschi Aplacofori (Higgins & Thiel, 1988).

Gli organismi meio-bentonici hanno sviluppato adattamenti morfo-funzionali in funzione delle caratteristiche dell’habitat nel quale vivono. Nei sedimenti sabbiosi questi animali tendono ad avere corpi sottili e allungati così da potersi spostare più facilmente negli spazi interstiziali che si creano tra i granelli del sedimento: ne sono un esempio i copepodi interstiziali, se paragonati con la loro controparte di ambienti pelagici. Molti mostrano inoltre una tipica locomozione per strisciamento tramite movimento ciliare (Platyhelminthes, Gastrotricha) o muscolare (es: Nematoda, gen. *Draconema*), ed in molti casi sono muniti di ghiandole adesive che permettono loro una migliore adesione al substrato (Platyhelminthes, Gastrotricha, Nematoda).

Le specie presenti nei sedimenti fangosi, in cui gli spazi interstiziali sono pressoché inesistenti, hanno dimensioni superiori e sono spesso infaunali, ossia fossorie, o epifaunali, che cioè vivono e si muovono sulla superficie del substrato e in alcuni casi possono nuotare per brevi tratti. In sedimenti grossolani alcune specie della meiofauna sviluppano cuticole molto spesse e/o strutture dermiche o cuticolari in

forma di spine che irrobustendo la parete del corpo permettono loro di far fronte a *stress* meccanici (es. Gastrotricha, gen. *Lepidodasys*, Nematoda, gen. *Glochinema*) (Wieser, 1959; Heip et al., 1985).

Da un punto di vista fisiologico, tutti i major *taxa* meiobentonici, sia quelli interstiziali che fossori, mostrano caratteristiche comuni quali: cicli vitali rapidi, assenza di stadi larvali planctonici, abbondanza della discendenza (Higgins & Thiel, 1988), perciò essi rivestono anche un importante ruolo ecologico per il bilancio energetico dei fondali marini interagendo con i livelli trofici superiori attraverso il trasferimento ad essi di materia ed energia (Giere, 2009).

Inizialmente la maggior parte degli studi ecologici relativi alla meiofauna tropicale sono stati condotti su campioni provenienti dall'Oceano Pacifico (Netto et al., 1999 a,b,c), mentre più scarse erano le informazioni riguardanti l'Oceano Indiano, ed in particolare l'Arcipelago delle Maldive. Oggi questo *gap* è stato sensibilmente colmato da numerosi studi condotti in anni recenti sugli atolli maldiviani (si veda ad esempio: Semprucci et al., 2010a, 2013c, 2014a, ecc...).

Come precedentemente accennato, la densità e la distribuzione del *meiobenthos* nei diversi habitat dipende da diversi fattori tra cui la composizione del sedimento che gioca un ruolo molto importante. In generale, nei sedimenti fini il gruppo più abbondante è rappresentato dai Nematoda, mentre la densità dei Copepoda tende ad aumentare mano a mano che aumenta la granulometria del sedimento. Le sabbie grossolane con poca presenza di limo sono l'habitat ideale dei Copepoda Harpacticoida, ed anche per alcune specie di Polychaeta ed Oligochaeta (Heip et al., 1985). I sedimenti di tipo carbonatico sono di particolare pregio naturalistico perché vi si possono ritrovare anche *taxa* rari (Foraminiferi, Ostracodi interstiziali, Policheti, Molluschi, Priapulidi, Tardigradi), soprattutto appartenenti alla meiofauna temporanea, che non sono rinvenibili in substrati caratterizzati da un altro tipo di composizione (Giere, 2009). Ciò è da ricondurre alla più elevata porosità dei sedimenti carbonatici che permettono così la creazione di numerosi microhabitat e consentendo un maggior assorbimento dei nutrienti importanti per il sostentamento della meiofauna (Wild et al., 2005; Dahms et al., 2007).

1.2. NEMATOFAUNA

I Nematodi costituiscono uno dei *phylum* più abbondanti di Metazoi, come sottolineato da N.A. Cobb, famoso nematologo, il quale affermò nella prima metà del secolo scorso (Cobb, 1914) “*Se tutta la materia dell’universo, eccetto i nematodi, fosse spazzata via, il nostro pianeta sarebbe ancora riconoscibile; se, come spiriti privi di corpo, potessimo osservarlo, noi troveremmo le sue montagne, colline, valli, fiumi, laghi e oceani rappresentati da una sottile pellicola di nematodi...*”

Esistono infatti sia specie a vita libera, che ritroviamo nel suolo e nei sedimenti marini e di acque dolci, e specie parassite di vegetali e animali, uomo compreso. Ad oggi sono state descritte circa 30.000 specie (Hugot et al., 2001) di cui circa 7.000 sono marine a vita libera (Appeltans et al., 2012). Comunque si pensa che questo valore sia largamente sottostimato anche a causa dell'esistenza di numerose specie criptiche (Lambshhead, 1993; Knowlton, 2000; Coomans, 2002).

Nonostante nell'ambito dei nematodi si rinvengano specie con stili di vita nettamente diversi, da un punto di vista morfologico e strutturale, i nematodi sono generalmente molto simili tra loro e caratterizzati da un corpo cilindrico, privo di appendici, che si assottiglia ad entrambe le estremità.

In alcune famiglie però esistono forme del corpo particolari come quella ad "E" nella famiglia Epsilonematidae e quella ad "s" tipica dei Draconematidae; nei Desmocolecidae invece il corpo è più corto e tozzo, e con desmi che danno una parvenza di pseudometameria (Fig. 3).

La forma della coda, è un carattere che può essere impiegato per il riconoscimento a livello di specie; essa può presentarsi cilindrica, conica o clavata e allungata, e in alcune specie il maschio può presentare una bursa copulatrice.

I nematodi marini misurano generalmente 1-3 mm di lunghezza totale del corpo; l'esemplare più piccolo ritrovato finora misurava 82 µm (una femmina adulta di *Hapalomus minutus*, ord. Desmoscolecida), mentre quello più grande 21-34 mm (un esemplare di *Cylicolaimus magnus*, fam. Leptosomatidae) (Schmidt-Rhaesa, 2014).

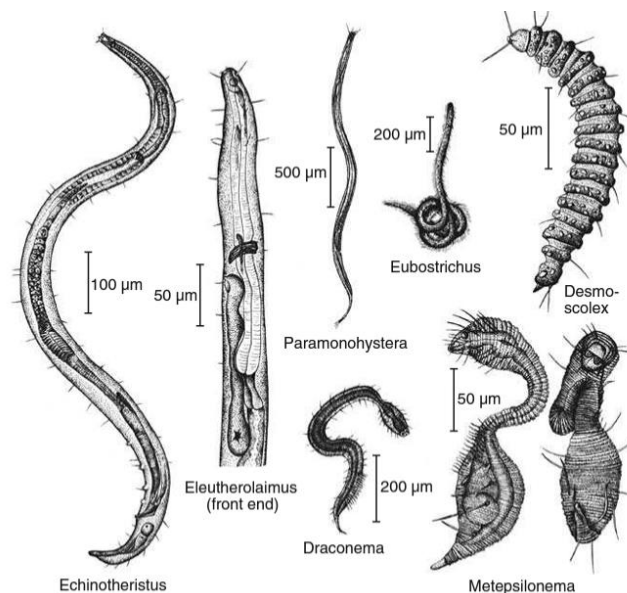


Figura 3. Esempi della varietà delle forme corporee di nematodi (Giere, 2009)

Il corpo dei nematodi è rivestito da una cuticola esterna, secreta dall'epidermide sottostante. La cuticola ha una struttura pluristratificata che dall'esterno verso l'interno presenta: una *cortex*, una zona mediana ed una basale costituita da 2-3 strati

di fibre di collagene. La cuticola, oltre a svolgere un importante ruolo di protezione meccanica, cosa che si pensa abbia favorito il successo evolutivo dei nematodi, è attivamente coinvolta anche nel movimento agendo da antagonista alla muscolatura. La cuticola riveste anche i primi tratti degli apparati interni di origine ectodermica (faringe, retto, vagina e cloaca) e nel corso dello sviluppo post-embriionale viene rinnovata quattro volte, con un meccanismo detto muta, consentendo l'accrescimento del nematode, che continua però anche dopo l'ultima muta.

La morfologia superficiale della cuticola è uno dei caratteri diagnostici utilizzati dai tassonomi per l'identificazione dei nematodi a livello di genere e specie. Essa infatti può avere un aspetto liscio, striato o punteggiato. L'ornamentazione della cuticola può essere omogenea o eterogenea, a seconda che sia uniforme o meno lungo tutto il corpo dell'animale. Può essere presente anche una differenziazione laterale quando la punteggiatura cambia o è presente solo ai due lati del corpo.

Infine, l'aspetto della cuticola può venir mascherato, come in *Desmoscolex*, dalla presenza di desmi, ossia agglomerati esterni di materiale inorganico, spesso segmentali che conferiscono l'aspetto pseudometamerico o dalla presenza di organismi procarioti e/o eucarioti simbiotici come avviene per esempio nei Stilbonematidae.

Al disotto della cuticola si trova l'epiderma, cellulare o sinciziale, che forma quattro cordoni longitudinali i quali sporgono all'interno dello pseudocele. L'epiderma è la sede delle ghiandole epidermiche, che si aprono all'esterno con pori cuticolari o terminano con setole specializzate che rappresentano un altro carattere utilizzato a scopo tassonomico (Chitwood, 1958).

Tra le ghiandole epidermiche quelle meglio conosciute sono la ghiandola ventrale del sistema escretore (cellula renetta) e le ghiandole caudali. La cellula renetta sbocca ventralmente nella regione del faringe. Le ghiandole caudali, dorsali al retto, sono costituite da un gruppo di 3 voluminose ghiandole unicellulari, in alcuni casi 2 o 5, che sboccano in un'ampolla comune e le cui secrezioni vengono rilasciate tramite una struttura specializzata detta *spinneret* (Schmidt-Rhaesa, 2014). La secrezione di queste ghiandole permette di attaccarsi prontamente al substrato ed anche di staccarsene con la stessa rapidità.

La muscolatura è costituita da un unico strato di cellule e confinata ai campi compresi tra i 4 cordoni epidermici longitudinali. I nematodi sono provvisti solamente di muscolatura longitudinale, mentre mancano completamente di quella circolare. Nelle fibrocellule muscolari longitudinali le miofibrille occupano solo la parte della cellula che poggia contro l'epiderma mentre il resto del citoplasma, contenente il nucleo, sporge nella cavità del corpo. Le fibrocellule muscolari, contrariamente a quanto avviene negli altri animali, non ricevono innervazione ma inviano dei prolungamenti citoplasmatici ai cordoni nervosi che decorrono negli ispessimenti longitudinali dorsali e ventrali.

Lo pseudocele è una cavità corporea, di origine blastocelica, limitata dalla muscolatura somatica e dal tubo digerente e contiene liquido tenuto a pressione. Per esempio in *Ascaris lumbricoides* questa raggiunge valori di 70-120 mm Hg. Lo pseudocele funge da sistema circolatorio facilitando gli scambi tra distretti corporei diversi, e svolge anche un'importante funzione di scheletro idrostatico conferendo turgore all'animale, mantenendone la forma del corpo e contribuendo alla locomozione.

Nei nematodi esistono diversi tipi di cavità boccale, dalla cui morfologia possono essere dedotti il tipo di dieta e le strategie alimentari dell'animale. In base alla struttura della cavità boccale, nel 1953, Wieser propose una distinzione dei nematodi in quattro gruppi trofici: depositori selettivi (1A), depositori non selettivi (1B), pascolatori (2A), predatori onnivori (2B).

L'anatomia di un nematode può essere descritta di base come un "tubo dentro ad un tubo", dove il tubo interno rappresenta il canale alimentare e quello esterno la parete del corpo. Il sistema digerente comincia con l'apertura boccale, all'interno della quale possono essere presenti denti o addirittura mandibole, a cui fa seguito il faringe muscolare, che a seconda del gruppo di nematodi ha forme e funzioni differenti. A livello del faringe si trovano ghiandole aventi funzione digestiva, con aperture a posizione varia a seconda dei gruppi. Il faringe può avere una forma semplicemente cilindrica oppure presentare, all'estremità posteriore, un rigonfiamento detto bulbo che svolge un'attività di suzione del cibo e passaggio dello stesso all'intestino.

Faringe ed intestino sono separati da una valvola detta *cardia*. Il canale alimentare termina con il retto, il quale si apre all'esterno tramite l'ano sub-terminale posteriore nelle femmine; nei maschi a livello del retto si aprono anche i dotti deferenti quindi si parla di cloaca.

Il sistema di secrezione-escrezione dei nematodi (*S-E system*), mostra un'elevata variabilità tra i nematodi da un punto di vista strutturale, e ancora oggi non tutti i suoi aspetti funzionali sono stati chiariti, anche se sembrano correlati alla osmoregolazione e all'escrezione. Rappresentato negli Adenophorea da una o poche cellule ghiandolari ('renette'), in altri gruppi è dato da un sistema di canali longitudinali disposti ad H aperto in un poro ventrale anteriore a livello dell'anello nervoso (*nerve ring*).

Il sistema nervoso è intraepiteliale ed è costituito da un anello nervoso che circonda il faringe a cui si collegano alcuni grossi gangli. Dall'anello nervoso dipartono verso la parte anteriore del corpo sei cordoni, che innervano labbra ed organi di senso e, verso quella posteriore, quattro cordoni che decorrono nei quattro ispessimenti dell'epidermide. Il cordone nervoso ventrale è il più importante e svolge funzione motoria e di coordinazione; il cordone dorsale ha anch'esso funzione motoria, mentre i due laterali hanno funzione sensoriale. I cordoni posteriori sono collegati tra loro da commessure trasversali.

Lungo tutta la superficie del corpo dei nematodi si riscontrano organi sensoriali detti setole o *sensilla*, aventi forme e funzioni differenti. Ad esempio, le setole dall'aspetto allungato possono aiutare il movimento del nematode nel sedimento e sono perciò dette ambulacrali (es. fam. Epsilonematidae). All'estremità anteriore, intorno all'apertura boccale, si trovano generalmente due anelli di *sensilla* labiali con aspetto papilliforme o setiforme seguiti da setole cefaliche; il numero e la distribuzione di queste setole vengono utilizzati come caratteri tassonomici. Questi *sensilla* possono avere una distribuzione comunemente definita 6+6+4, perché formano tre cerchi attorno alla bocca, di cui due di 6 setole ciascuno, ed uno più esterno di 4 setole (Fig. 4). Un'altra possibile distribuzione è quella 6+10, quando le setole dei due cerchi più esterni si vengono a trovare sullo stesso livello. Si tratta di strutture tattili e chemiocettive.

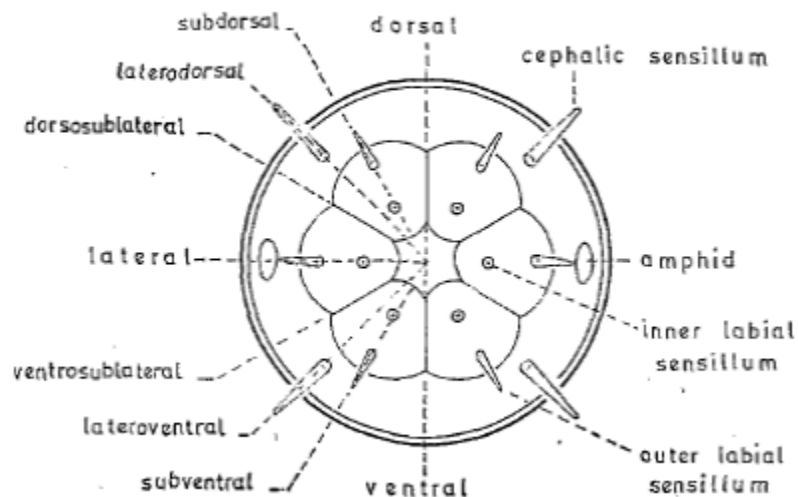


Figura 4. Distribuzione 6+6+4 delle setole labiali e cefaliche (Giere, 2009)

I principali organi sensoriali dei nematodi sono rappresentati dagli anfidi, strutture bilaterali, generalmente simmetriche, situate all'esterno delle labbra e aventi funzione chemiorecettiva. Analisi ultrastrutturali hanno dimostrato che essi funzionano anche come meccanorecettori (Decraemer et al., 2014).

L'anfidio si compone di una parte distale detta *fovea*, che rappresenta un'invaginazione della cuticola, una sorta di tasca che comunica con l'esterno tramite un'apertura, che ne rappresenta la parte prossimale. La *fovea* è, in parte o totalmente, riempita di una sostanza gelatinosa definita come *corpus gelatum*, che viene secreta dalla ghiandola anfidiale. Gli anfidi possono essere molto diversi tra loro come forma e dimensione, e sono stati suddivisi da Lorenzen (1994) in due categorie: spiralati e non spiralati. Nei primi la *fovea* può girare ventralmente o dorsalmente da cui risulterà una forma dell'anfidio a *loop*, oppure, se i giri sono più di uno, l'anfidio sarà

multispiralato, ed in questo caso il numero di giri è molto importante da un punto di vista tassonomico. Del gruppo di anfidri spiralati fanno parte anche quelli circolari (tipici della famiglia Monoposthidae ad esempio) e quelli trasversi. Gli anfidri non spiralati invece assumono l'aspetto di una tasca o fessura. Il tipo di anfidri presenti nei vari gruppi di nematodi sembra essere legato all'habitat o meglio alla disponibilità trofica data dalla sostanza organica. Molti nematodi terricoli e numerose specie parassite in una delle due classi del *phylum* (Secernentea, vedi sotto) sviluppano sulla coda un paio di fasmidi, che sono infossati sui lati in tasche della parete corporea.

I nematodi si riproducono sessualmente e sono comunemente gonocorici, ovvero a sessi separati, anche se esistono alcune specie ermafrodite in grado di autofecondarsi ed altre partenogenetiche. Il dimorfismo sessuale è modesto e principalmente è legato al fatto che le femmine hanno due aperture distinte rispettivamente dell'apparato digerente e del riproduttore mentre i maschi possiedono una cloaca. Diversa è anche spesso la forma della coda, e in alcune specie parassite si hanno maggiori dimensioni corporee della femmina a causa della produzione di uova.

Le femmine possono essere provviste di un solo ovario (specie monodelfiche) o di due (specie diadelfiche). Il numero e struttura dell'ovario/i sono importanti caratteri diagnostici. All'ovario segue l'ovidotto, un ricettacolo seminale in cui ha luogo la fecondazione ed infine l'utero connesso ad una vagina che si apre ventralmente con la vulva. La vulva negli individui diadelfici, si ritrova nella zona mediana del corpo mentre, in quelli monodelfici, si apre vicino all'ano.

I maschi possono mostrare un solo testicolo (specie monorchiche) o due (specie diorchiche), nel qual caso immettono in un unico dotto deferente che si apre nella cloaca, dove sono situate anche strutture cuticolarizzate, dette spicole, implicate nel processo dell'accoppiamento (Fig. 5). Le spicole infatti vengono introdotte nella vulva, grazie all'azione di muscoli estensori e retrattili, così da divaricarla, facilitando quindi l'introduzione degli spermatozoi nella vagina della femmina. Si tratta di un adattamento necessario in relazione all'alta pressione della cavità interna che non permette il mantenimento di aperture pervie. In molte specie le spicole vengono mantenute nella loro posizione grazie alla presenza di una struttura aggiuntiva detta *gubernaculum* e possono inoltre essere presenti dei supplementi precloacali aventi forme e posizioni diverse a seconda delle specie. Nel complesso spicole, *gubernaculum* e supplementi sono importanti caratteri diagnostici a livello di specie.

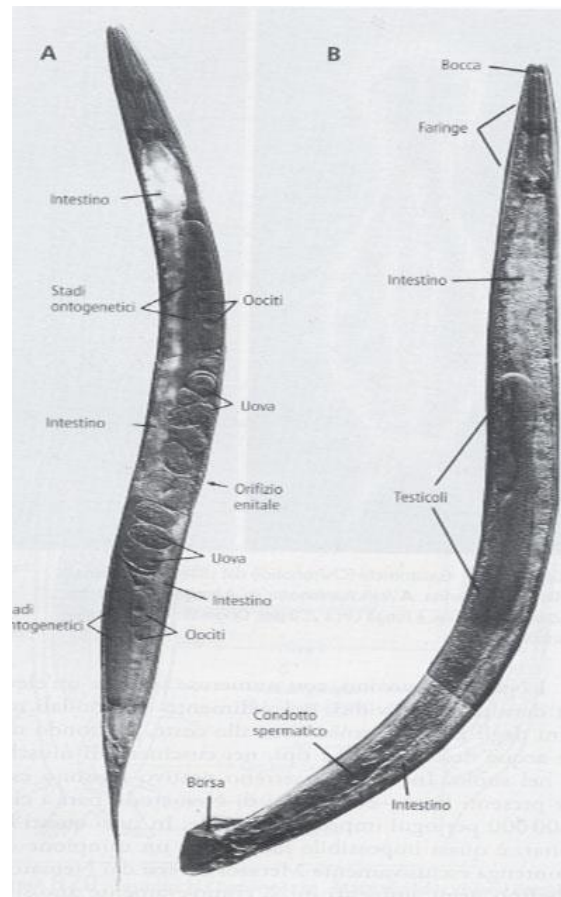


Figura 5. Il nematode *Caenorhabditis elegans*: femmina (A) e maschio (B). (Westheide & Rieger 2011)

Chitwood (1958) distinse i nematodi in due classi: la classe Secernentea, i cui rappresentanti sono privi di ghiandole adesive e setole e sono dotati di anfridi molto ridotti e di fasmidi, e la classe Adenophorea i cui membri invece hanno ghiandole, setole, anfridi molto sviluppati e sono privi di fasmidi. La classe Secernentea comprende specie libere, nel suolo e nelle acque dolci, e specie parassite, mentre la classe Adenophorea è formata dalla maggior parte delle specie di nematodi a vita libera, sia marini che di acqua dolce.

Negli anni '80 la sistematica dei nematodi ha subito dei rimaneggiamenti, perciò oggi il *phylum* è costituito da due classi, la classe Chromadorea, comprendente la sola sottoclasse Chromadoria, e la classe Enoplea, all'interno della quale si riscontrano due sottoclassi, Enoplia e Dorylaimia.

La classe Chromadorea è costituita da specie sia a vita libera che parassite, caratterizzate solitamente da anfridi a poro o a fessura, con forme più o meno elaborate, e da cuticola generalmente annulata o con diverse tipologie di ornamentazioni; in alcuni casi possono essere presenti anche i fasmidi.

La classe Enoplea invece comprende per lo più specie parassite, sia di piante che di animali, ma anche forme a vita libera, con anfidri generalmente a tasca non spiralati e con cuticola liscia o finemente striata.

1.2.1. BIODIVERSITÀ ED ECOLOGIA

I nematodi hanno colonizzato quasi ogni tipo di ambiente: la maggior parte delle specie sono a vita libera, presenti nei suoli e nei sedimenti acquatici, in particolar modo quelli mobili. Per le loro modalità di locomozione, essi necessitano di un substrato solido, quindi raramente individui si riscontrano liberi nella colonna d'acqua. La distribuzione spaziale dei nematodi può essere analizzata su scale molto differenti, che vanno dal mm al Km. A piccola scala (mm-cm) si è visto che essi tendono ad avere una distribuzione aggregata, e ciò appare legato a diversi fattori, tra i quali i più importanti sono la disponibilità e distribuzione della risorsa trofica, l'attività idrodinamica ad opera di onde e correnti, l'attività di disturbo generata da altri organismi; questi fattori nell'insieme fanno variare positivamente e/o negativamente la densità e diversità dei nematodi (Hogue, 1982, Decho & Fleeger, 1988, Eckman & Thistle, 1988, Hodda, 1990, Li et al., 1997, Gallucci et al., 2009).

A scala di m-km, la distribuzione cambia con il variare delle proprietà chimico-fisiche del sedimento (Steyaert et al., 2003), e soprattutto con il variare della granulometria. Altri due parametri fondamentali che influenzano la distribuzione a questo livello sono la salinità e l'esposizione alle maree. Il tasso di salinità è importante soprattutto negli ambienti estuariali e, infatti, le acque salmastre in genere mostrano un minor numero di specie rispetto agli ambienti marini o di acqua dolce (Heip et al., 1985). L'azione delle maree invece va ad influenzare diversi parametri abiotici come contenuto di ossigeno e temperatura delle acque. La fascia inferiore delle zone intertidali, che risente meno dell'azione delle maree, mostra valori più alti in termini di abbondanza e diversità, rispetto alla fascia superiore interessata da una maggiore esposizione nei periodi di alta marea (Nicholas & Hodda, 1999, Gheschiere et al., 2004, Gingold et al., 2010).

Dato lo scarso numero di ricerche condotte su a scala globale risulta difficile effettuare considerazioni sulla distribuzione globale del *phylum*. Tuttavia un lavoro recente di Lee & Riveros (2012) sembra dimostrare che nelle aree tropicali si abbia una riduzione del numero di specie di nematodi.

La granulometria del sedimento è un parametro fondamentale che, come già riportato per la meiofauna, regola non solo la distribuzione orizzontale dei nematodi, ma anche quella verticale (Steyaert et al., 1999, 2003; Vanaverbeke et al., 2002; Boufahja et al., 2016) poiché essa influenza la diffusione di ossigeno.

Nei sedimenti sabbiosi l'ossigeno riesce a penetrare a profondità maggiori quindi i nematodi possono colonizzare il sedimento, fino a profondità di 50 cm (Renaud-

Debyser, 1963), mentre in substrati fangosi o ricchi di sostanza organica la distribuzione è limitata ai primi cm o mm (Steyaert et al., 2003). Il contenuto di ossigeno del substrato inoltre varia durante i periodi di bassa o alta marea e questo provoca, in diverse specie, una migrazione verso gli strati più profondi oppure verso quelli più superficiali, come nel caso dei nematodi “pascolatori”, a seguito dell’aumentata produzione di diatomee che si può verificare durante l’esposizione alla bassa marea (Guarini et al., 1997).

Nei fondali sabbiosi si osservano spesso come più abbondanti alcune specie della famiglia Xyalidae, come *Steineria*, *Rhynchonema*, *Daptonema*, *Theristus*, ma anche esponenti di altre famiglie come *Nudora*, *Odontophora*, *Microlaimus*, *Chromadorita* (Heip et al., 1985, Fonseca & Fehrlauer-Ale, 2012, Lee & Riveros, 2012), poiché mostrano adattamenti che permettono loro di contrastare il disturbo fisico e/o adattarsi alla disponibilità delle risorse. Tra questi adattamenti per esempio vi sono le lunghe setole somatiche degli Xyalidae, che aiutano nell’adesione al substrato, impedendo la sospensione o, nel caso in cui essa abbia luogo, facilitando la riadesione al substrato. *Paracyatholaimus* e *Bathylaimus* (appartenenti rispettivamente alle famiglie Cyatholaimidae e Tripyloididae) invece, hanno corpi robusti, che probabilmente facilitano loro lo spostamento tra gli spazi interstiziali.

I sedimenti sabbiosi più fini invece sono generalmente più ricchi in materiale organico e meno disturbati. La presenza di una maggior quantità di risorsa trofica tende a favorire la presenza di generi come *Ascolaimus* (fam. Axonolaimidae), *Enoplolaimus* (fam. Thoracostomopsidae), *Oncholaimellus* (fam. Oncholaimidae) (Gheschiere et al., 2005, Maria et al., 2012).

Nei sedimenti grossolani tendono a prevalere i generi predatori o predatori facoltativi (Moens & Vincx, 1997). Ne sono esempi *Trissonchulus* (fam. Ironidae), *Enoplolaimus* (fam. Thoracostomopsidae), *Oncholaimellus* (fam. Oncholaimidae) e quelli che riescono ad aderire bene ai granuli di sedimento come *Latronema* (fam. Selachinematidae), *Pomponema* (fam. Cyatholaimidae) e *Tricoma* (fam. Desmoscolecidae), e, in particolar modo, tutti i generi di nematodi appartenenti alle famiglie Draconematidae ed Epsilonematidae, grazie alla presenza di ghiandole caudali e setole ambulacrali a loro volta connesse a ghiandole secernenti; entrambi gli adattamenti consentono infatti ai rappresentanti di queste famiglie di aderire perfettamente al substrato e di spostarsi aderendo ai granuli di sedimento.

Nei sedimenti degli estuari, dove il contenuto di ossigeno è basso, si rinvengono di frequente specie delle famiglie Comesomatidae, Linhomoeidae, Desmodoridae, con aspetto sottile e allungato che permette di aumentare il rapporto superficie/volume, favorendo quindi gli scambi gassosi (Jensen, 1987b); essi, inoltre hanno setole corte e cavità boccali piccole.

I nematodi sono un gruppo animale ad elevata diversità, sia α , ovvero a scala locale, sia β , ovvero tra località diverse, sia γ , cioè tra differenti aree geografiche. Diversi

studi riguardanti la diversità sono stati condotti in habitat differenti e a scale spaziali diverse ed hanno messo in mostra l'esistenza di *pattern* differenti (Hodda, 1990, Gambi & Danovaro, 2006, Fonseca et al., 2007, Danovaro et al., 2009a, Van Gaever et al., 2010). Dai risultati complessivi ottenuti sinora si è potuto stabilire che la maggiore diversità si realizza a scale spaziali dell'ordine di cm-m.

Da tutti i dati ottenuti finora la ricchezza e l'abbondanza della nematofauna appaiono tra loro strettamente correlate: i siti dove generalmente si riscontrano elevate abbondanze di nematodi ospitano poche specie che meglio tollerano le condizioni dell'ambiente (Semprucci et al., 2010b, 2015a).

L'abbondanza e la diversità dei nematodi variano largamente a seconda del tipo di habitat. Ad esempio nei sedimenti fangosi degli estuari, le densità sono solitamente molto elevate, più di 3.000 individui/cm², ma il numero di specie presenti è limitato (Heip et al., 1985). Nei litorali sabbiosi, invece, le abbondanze si aggirano su valori di 1.000-3.000 individui/ 10 cm² con una ricchezza di specie intorno a valori di 30-40 (Gheschiere et al., 2005, Maria et al., 2012). Negli ambienti marini profondi invece sia la ricchezza che l'abbondanza variano a seconda della disponibilità delle risorse.

Sono state postulate varie teorie per spiegare le variazioni dei nematodi al variare delle condizioni ecologiche, tra cui l'ipotesi del disturbo intermedio (IDH), secondo la quale il massimo della diversità si può osservare quando si verificano condizioni di disturbo intermedie, ovvero quando gli effetti del disturbo non sono né troppo forti né troppo frequenti e quindi tali da consentire la diversificazione delle specie e prevenire l'esclusione competitiva (Connell, 1978).

1.1.2 ADATTAMENTI MORFO-FUNZIONALI ALL'HABITAT

I principali parametri utilizzati per analizzare le comunità di nematodi sono quindi la diversità e la struttura tassonomica, mentre ancora poco o nulla si sa riguardo agli adattamenti che le singole specie possono avere sviluppato in relazione alle diverse caratteristiche ecologiche degli habitat. Recentemente tra le caratteristiche prese a tal fine in considerazione vi sono la morfologia della cavità boccale, degli anfidri, delle cuticole e delle code insieme alle strategie di vita (Semprucci et al., 2018a).

Il *phylum* dei nematodi mostra infatti una notevole plasticità (Tahseen, 2012), poiché è in grado di adattarsi se sottoposto a pressioni selettive o condizioni di *stress* ambientale (Semprucci & Balsamo, 2014a). Ci sono prove infatti che la perdita della diversità trofica nel gruppo dei nematodi possa condizionare negativamente il funzionamento dell'ecosistema marino (Danovaro et al., 2008).

Nel 1953 Wieser propose una prima classificazione dei nematodi in quattro categorie, basata sulla struttura della cavità boccale (Fig. 6):

- Deposivori selettivi (*selective deposit feeders*, 1A), caratterizzati da apertura boccale molto piccola e non cuticularizzata, che consente l'ingestione di

particelle alimentari molto piccole e batteri, aspirate tramite il faringe; si trovano soprattutto nei sedimenti di sabbia fine.

- Deposivori non selettivi (*non-selective deposit feeders*, 1B), con cavità boccale di dimensioni maggiori, che consente loro di ingerire particelle alimentari con un *range* dimensionale più ampio rispetto al gruppo 1A, tra cui anche detriti e diatomee. La cavità boccale di questo gruppo è priva di denti, ma è leggermente cuticularizzata, poiché l'ingestione avviene principalmente attraverso l'uso delle labbra. Si tratta di specie che solitamente popolano i fanghi e le sabbie fini.

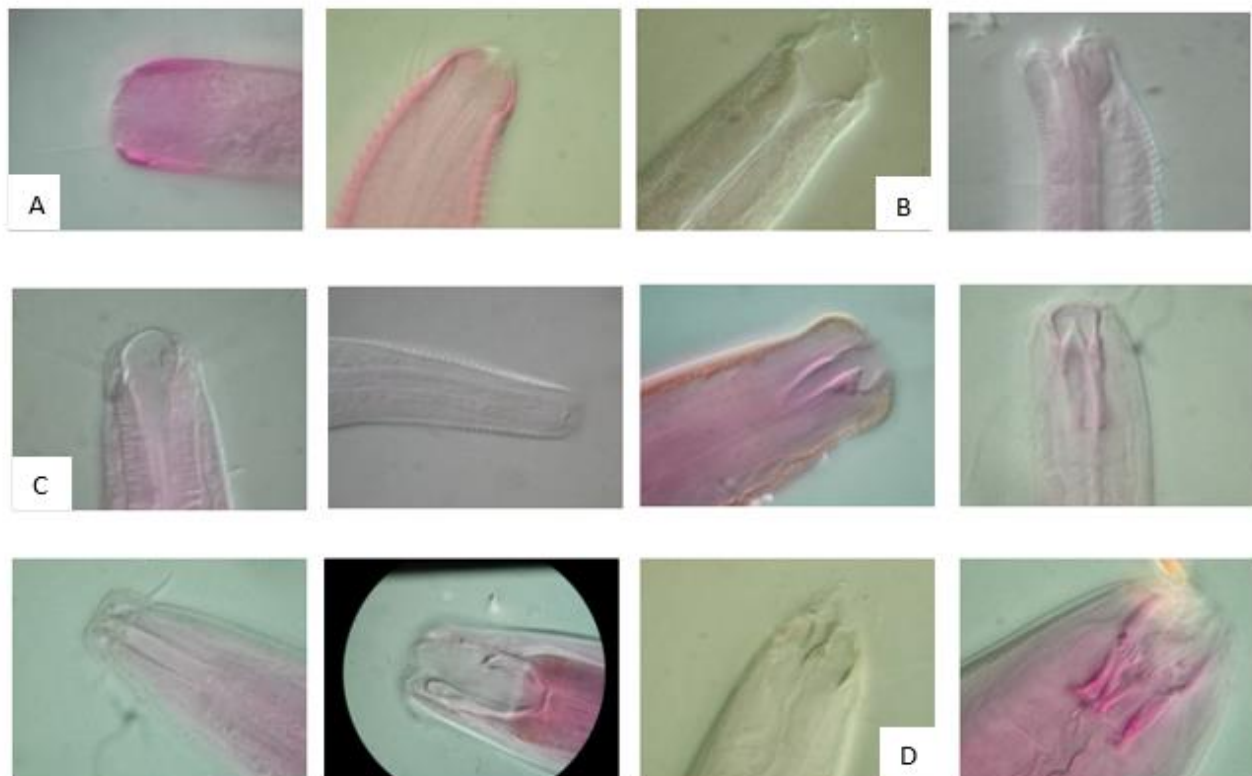


Figura 6. Esempi di morfologie della cavità boccale nei nematodi: A) depositori selettivi o 1A, B) depositori non selettivi o 1B C) pascolatori o 2A, D) predatori /onnivori o 2B.

Secondo Wieser i depositori selettivi, vivendo in un ambiente in cui la percentuale di materiale edibile che si trova nel sedimento è inferiore rispetto alla componente inorganica, devono poter selezionare efficacemente le particelle alimentari, visto che la bocca è molto piccola. Il cibo introdotto nella cavità boccale dei depositori non selettivi è molto più variabile sia in termini di qualità che di taglia del cibo ingerito, poiché una bocca più grande consente di introdurre contemporaneamente non solo materiale organico ma anche per esempio diatomee. La bocca più spaziosa degli 1B può essere meglio sfruttata

anche per la ricerca di *spot* di cibo. Così i primi tendono ad essere presenti maggiormente in sedimenti più poveri in materiale organico rispetto ai secondi (Vincx, 1989; Smol et al., 1991).

- Pascolatori (*epistratum feeders*, 2A), caratterizzati dalla presenza nella cavità boccale di strutture quali denti, dentelli o altri elementi cuticularizzati, che servono a raschiare dal substrato batteri o alghe unicellulari, oppure a perforare le cellule così da succhiarne il contenuto. Si ritrovano nei sedimenti sabbiosi poco profondi, ma si riscontrano anche a profondità superiori dove l'apporto di microalghe è limitato (Vanreusel et al., 2010b), quindi si presuppone che essi possano utilizzare come fonte di cibo anche batteri e/o funghi (Iken et al., 2001).
- Predatori (*predators*, 2B), si tratta di animali di dimensioni più grandi con apertura boccale provvista di strutture quali denti o mandibole, che possono essere utilizzate in maniera differente per perforare le prede e succhiarne quindi il contenuto, oppure per farle a pezzi; le prede tuttavia possono talora essere ingerite intere. Si trovano soprattutto nelle sabbie grossolane. Nel (1960) Wieser apportò una correzione al nome di questa categoria definendola come "predatori/onnivori" poiché ci sono evidenze che indicano la capacità degli organismi afferenti a questo gruppo di comportarsi anche come erbivori, batterivori e depositivori.

Nel corso degli anni sono state proposte da altri autori classificazioni diverse da quella di Wieser. Secondo Jensen (1987a) non esistono prove concrete riguardo la selettività delle particelle alimentari introdotte, quindi i due gruppi di depositivori sono stati fatti confluire in un unico. Lo stesso Autore propose inoltre, nel gruppo dei "predatori/onnivori", una distinzione tra predatori veri e propri e spazzini (come ad esempio molti Oncholaimidae).

Moens & Vincx (1997), invece, proposero un'ulteriore suddivisione del gruppo 1A di Wieser in '*microvores*' e '*ciliate feeders*' e del gruppo 2B in due sottocategorie: predatori obbligati e predatori facoltativi.

Tra i tratti considerati, morfologia della cavità boccale, degli anfi, delle cuticole, delle code e strategie di vita, quest'ultimo è l'unico esclusivamente funzionale.

La suddivisione dei nematodi in gruppi distinti, a seconda delle strategie di vita adottate, è stata proposta da Bongers (1990) per le specie terrestri e di acqua dolce e successivamente applicata anche a quelle marine (Bongers et al., 1991). Tale classificazione permette di distinguere i nematodi all'interno di una scala (*c-p scale*) che va dalle forme a strategia *r* (*c = colonizers*) alle quali viene assegnato un valore numerico pari ad 1, a quelle a strategia *k* (*p = persisters*), alle quali è assegnato valore pari a 5:

- c-p 1: fanno parte di questa categoria specie con tempi di generazione brevi (alcuni giorni), produzione di uova di piccole dimensioni, elevata attività metabolica: si ritrovano infatti generalmente in sedimenti nei quali si è verificato un aumento improvviso della disponibilità trofica; si tratta quindi di specie opportuniste. Ne sono un esempio alcune specie delle famiglie Rhabditidae e Monhysteridae (Bongers, 1990), molto attive in condizioni di elevata attività microbica, ma che quando questa diminuisce tendono a formare le larve *dauer*, che rappresentano forme di resistenza. Sono più tolleranti all'inquinamento, rispetto alle specie c-p 2.
- c-p 2: si tratta di specie con tempi di generazione brevi ed elevati tassi riproduttivi, e si ritrovano in ambienti sia ricchi che poveri in risorsa trofica. Tollerano molto bene l'inquinamento o altri tipi di disturbi, tanto che tendono ad aumentare di numero al verificarsi di tali condizioni, e non formano larve *dauer*.
- c-p 3: si tratta di un gruppo con caratteristiche intermedie tra quelle dei gruppi c-p 2 e c-p 4 (specie sensibili) e che hanno tempi di generazione maggiori; hanno anche una resistenza intermedia allo *stress*.
- c-p 4: queste specie hanno tempi di generazione più lunghi, e sono sensibili agli agenti inquinanti.
- c-p 5: sono specie con tempi di generazione e vita molto lunghi (un anno), probabilmente a causa della bassa attività metabolica; producono poche uova ma di grandi dimensioni e la loro mobilità è limitata. Sono specie estremamente sensibili all'inquinamento e a diverse tipologie di disturbo antropico (Bongers & Bongers, 1998).

Secondo Bongers (1990), quindi, le specie a strategia *k* sono più sensibili alla variazione dei parametri ambientali rispetto a quelle *r*, perciò queste ultime tenderanno ad occupare le nicchie ecologiche dei primi se questi scompaiono a seguito di perturbazioni dell'ecosistema. Tutto ciò si riflette in una riduzione dell'Indice di Maturità (MI), calcolato come la media ponderata del valore c-p e della frequenza del *taxon* specifico. Allo stesso modo si ha una riduzione dei valori del MI quando è presente un disturbo ambientale che porta ad un aumento delle specie con elevati tassi di riproduzione.

La morfologia della coda è un altro tratto che può essere sfruttato per classificare i nematodi, poiché importante da un punto di vista biologico, svolgendo un ruolo importante nella locomozione e riproduzione.

Thistle e Sherman (1985) proposero una divisione delle varie specie di nematodi in 11 gruppi distinti (da A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K) a seconda della morfologia della coda, che può variare da corta e smussata riscontrata ad esempio nel genere

Leptosomatum a quella lunga e sottile delle specie di *Acantholaimus*, in cui la parte caudale può addirittura superare in lunghezza le dimensioni del corpo dell'animale (Thiistle e Sherman, 1985).

Le osservazioni di Riemann (1974) su nematodi di ambienti sia profondi che subtidali, con stile di vita semisessile, sembrano sostenere l'ipotesi dell'importanza biologica della coda. La particolare morfologia della coda, di tipo "flagelliforme" (tipo I), viene utilizzata dall'animale per ancorarsi al substrato, grazie al muco prodotto dalle ghiandole caudali. Così facendo il nematode può allontanarsi dal punto in cui si è ancorato estendendo la coda e tornarvi quando necessario semplicemente arrotolandola. Riemann (1974) ipotizzò si trattasse di un adattamento che consente la sopravvivenza di questi animali negli spazi interstiziali di sedimenti fangosi e sabbiosi. In questi habitat la coda aiuterebbe gli animali a ritrarsi da quegli interstizi che mancano di una via d'uscita e che al contempo sono troppo stretti per consentire al nematode di girarsi per cambiare direzione.

Successivamente, le categorie sopra menzionate vennero ridotte a 4 da Thistle et al. (1995):

- Code corte, arrotondate aventi la parte terminale smussata, che corrispondono alla categoria A di Thistle & Sherman, (1985);
- Code clavate, conico-cilindriche, corrispondenti alle categorie B ed E di Thistle & Sherman (1985);
- Code coniche aventi però estremità appuntita e di lunghezza inferiore a cinque volte la lunghezza del corpo, corrispondente alle categorie D, F, H, J e K di Thistle & Sherman (1985);
- Code allungate, filiformi, di dimensioni superiori a 5 volte la lunghezza del corpo, corrispondenti alle categorie C, G e I di Thistle & Sherman, (1985);

La cuticola (Fig. 7) rappresenta un carattere morfologico, che molti studi hanno dimostrato avere una correlazione con la tipologia di habitat e le condizioni idrodinamiche, anche se fino a poco tempo fa in nessuno studio è stata proposta una suddivisione funzionale dei nematodi basata sulla morfologia della cuticola.

Recentemente invece Semprucci et al. (2018) hanno proposto una suddivisione delle cuticole in sei categorie a seguito di osservazioni compiute in microscopia ottica ed elettronica a scansione (Cesaroni et al., 2017). I sei tipi descritti sono:

- cuticola liscia,
- cuticola con *desmi*,
- cuticola rivestita di batteri,
- cuticola punteggiata o annulata con o senza differenziazione laterale,
- cuticola punteggiata o annulata con presenza di strutture longitudinali che si estendono per tutta la lunghezza del corpo,

- cuticola costituita da un'ampia annulazione e creste longitudinali.

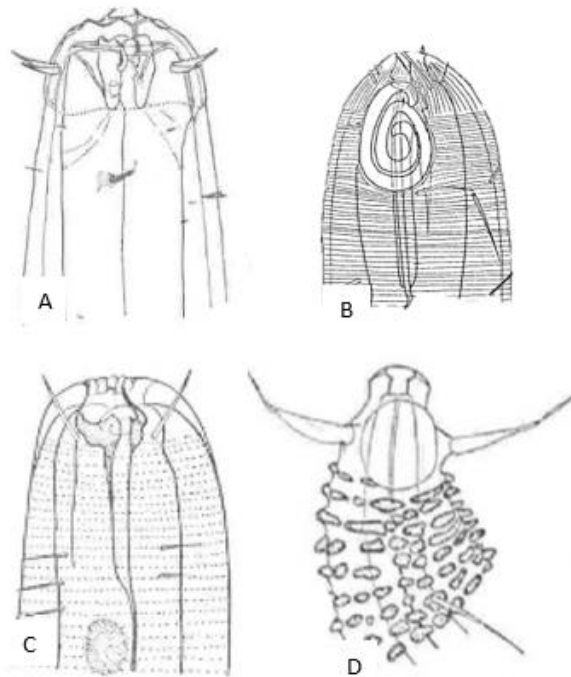


Figura 7. Esempi di morfologie cuticolari di nematodi: A) Cuticola liscia (fam. Enoplidae); B) Cuticola annulata (fam. Desmodoridae); C) Cuticola punteggiata (fam. Chromadoridae); D) Cuticola con presenza di desmi (fam. Desmoscolecidae) (Gerlach, 1963).

Lo studio evidenzia che le cuticole che presentano una marcata ornamentazione (ad esempio nelle famiglie Ceramonematidae e Monoposthiidae) sembrano essere associate a habitat con sabbie medie. L'ipotesi è che questa morfologia cuticolare, conferisca una minore resistenza meccanica, consentendo al nematode una maggiore flessibilità, che si traduce in una migliore capacità di spostamento all'interno degli interstizi del sedimento. Nelle sabbie medie sono state riscontrate anche specie della sottofamiglia Stilbonematidae, probabilmente perché i batteri che rivestono la loro cuticola necessitano di micro-habitat protetti per la loro sopravvivenza (Tchesunov et al., 2012). Invece, per quanto riguarda le cuticole lisce, gli autori hanno evidenziato una loro correlazione positiva con le sabbie grossolane, come precedentemente indicato da Wieser (1959).

Semprucci et al. (2018) hanno anche rilevato l'esistenza di una correlazione tra la tipologia di cuticola e le condizioni idrodinamiche. Le cuticole lisce sembrano infatti essere un vantaggio in ambienti caratterizzati da livelli di energia intermedi (in associazione a code di tipo conico-cilindrico), mentre le cuticole annulate o con ampie creste longitudinali appaiono più frequenti in ambienti con livelli di energia elevati in accordo con Vanreusel et al. (2010).

L'altro tratto morfologico per il quale ad oggi non esistono evidenze riguardo ad una relazione con l'habitat è l'anfidio. Gli anfidi sono i principali organi chemio-

sensoriali nei nematodi, utilizzati sia per la ricerca del cibo che di un possibile partner (Decramer et al., 2014). Sembra che i nematodi terrestri, vivendo in un ambiente ricco di sostanza organica dove gli stimoli chimici non devono percorrere delle lunghe distanze prima di essere captati dall'animale, abbiano anfi di poco sviluppati mentre quelli che vivono in ambienti di acqua dolce, dove la sostanza organica è molto diluita, possiedano anfi di più sviluppati in grado di captare anche il debole stimolo chimico. In ogni caso sono le specie di nematodi marini che mostrano la maggiore varietà di tipologie di anfi, forse in relazione alla maggiore eterogeneità di questi ambienti.

Allo stesso modo che per le cuticole, Semprucci et al., (2018), hanno proposto una suddivisione dei nematodi, utilizzando la morfologia degli anfi (Fig. 8) in otto classi morfologiche:

- indistinti,
- a fessura,
- a tasca,
- spirali
- a *loop*, circolare o allungato,
- circolari,
- vescicolari,
- a fessura longitudinale,

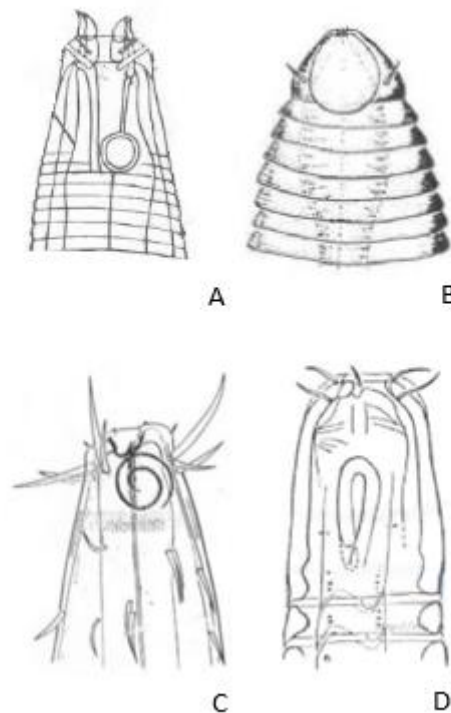


Figura 8. Morfologia dell'anfidio nei nematodi: A) anfidio circolare (fam. Xyalidae), B) anfidio a vescicola (fam. Desmoscolecidae), C) anfidio spiralato (fam. Comesomatidae), D) anfidio a loop (fam. Ceramonematidae) (Gerlach, 1963).

In accordo con tale ipotesi lo studio ha evidenziato che la tipologia di anfidio definita come indistinti è stata riscontrata in frammenti di coralli ricchi di *biofilm* di alghe e batteri.

1.3. ARCIPELAGO DELLE MALDIVE

L'Arcipelago delle Maldive (Fig. 9) è localizzato a Sud-Ovest dell'India, nell'Oceano Indiano, tra 7°06'30'' di latitudine Nord (Ihavandhippolhu Atoll) e 0°42'30'' latitudine Sud (Addu Atoll).

L'arcipelago si compone di 1990 isole, di cui solo 200 sono abitate in maniera permanente. Le isole occupano un'area complessiva di 90.000 Km² anche se la superficie emersa è di soli 298 Km²; tale valore non è costante nel tempo poiché si tratta di un ambiente altamente dinamico in cui continuamente si verificano fenomeni di erosione e formazione delle stesse (Godfrey, 1996).

L'arcipelago si compone di 26 atolli allineati tra loro in direzione Nord-Sud, ma l'allineamento si sdoppia nella parte centrale, creando così un mare interno definito *Maldive Inner Sea*, che raggiunge i 300-400 m di profondità a Sud e 500 m a Nord e quindi è meno profondo rispetto all'Oceano circostante (2.000-3.000 m) (Ciarapica & Passeri, 1995).

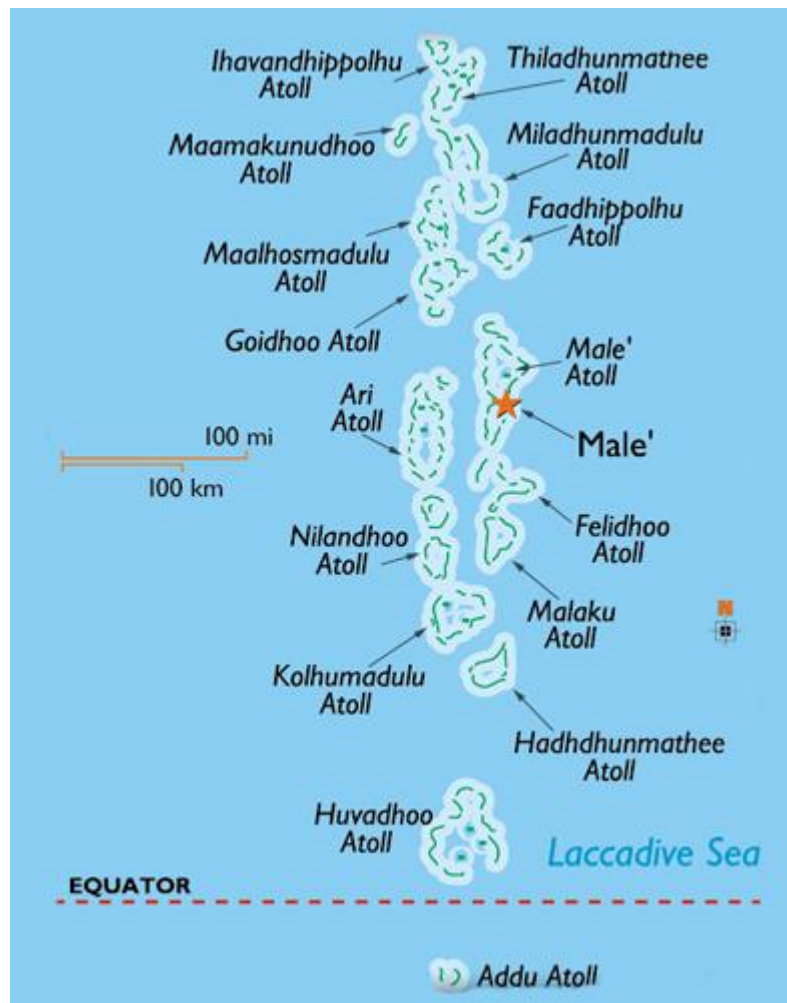


Figura 9. Mappa dell'Arcipelago delle Maldive.

Gli atolli, detti così per via della loro forma ad anello, hanno natura calcarea poiché si sono formati per deposizione, su vulcani oramai spenti, di concrezioni calcaree costituite essenzialmente da scheletri e gusci di diversi organismi quali Cnidari, Echinodermi, Foraminiferi, Alghe calcaree e Molluschi. Da un punto di vista delle dimensioni si possono distinguere: atolli veri e propri, di grandi dimensioni, con diametro di diversi chilometri, e *farhu* con diametri di diverse centinaia di metri. Indipendentemente dalle loro dimensioni essi si innalzano per 1-2 m in media sul livello del mare, tranne alcune eccezioni che raggiungono anche i 5 metri (Munch & Petersen, 1982, 1985).

La sabbia bianca di cui sono costituite le varie isole deriva dall'azione di erosione delle scogliere coralline compiuta sia dal mare che da alcune specie della macrofauna, quali pesci pappagallo e pesci balestra, che cibandosi dei polipi costruttori triturano e spolverizzano lo scheletro, restituendola appunto sotto forma di sabbia assieme alle feci. L'erosione osservata da Darwin già nel 1836 e poi confermata da Stoddart e Steers (1977) ha luogo soprattutto sul lato oceanico della scogliera corallina, mentre l'accrescimento si verifica soprattutto nella direzione

opposta, verso la laguna interna (Stoddart & Steers, 1977). Un ruolo fondamentale nel processo di erosione è da ascrivere all'innalzamento del livello del mare, verificatosi tra il medio e tardo Olocene (Stoddart & Steers, 1977) unitamente alle tempeste tropicali.

L'atollo si compone della scogliera corallina (*reef*) di forma circolare od ellittica, la quale racchiude una laguna (*inner reef*) avente profondità massima di alcune decine di metri; fanno eccezione alcune lagune, come quella dell'atollo di Suvadiva, dove si arriva ad una profondità massima di 80 m. Le scogliere sono interrotte da canali che consentono lo scambio di acqua tra l'oceano e la laguna, detti *pass* o *Kandu*.

Internamente, verso la laguna, il *reef* degrada in maniera omogenea, terminando con il substrato sabbioso, che ha pendenze contenute; mentre nel lato verso l'oceano invece il *reef* per i primi 10 m mostra una pendenza dolce (*reef flat*), poi precipita bruscamente in una scarpata (*outer reef slope*) (Fig. 10).

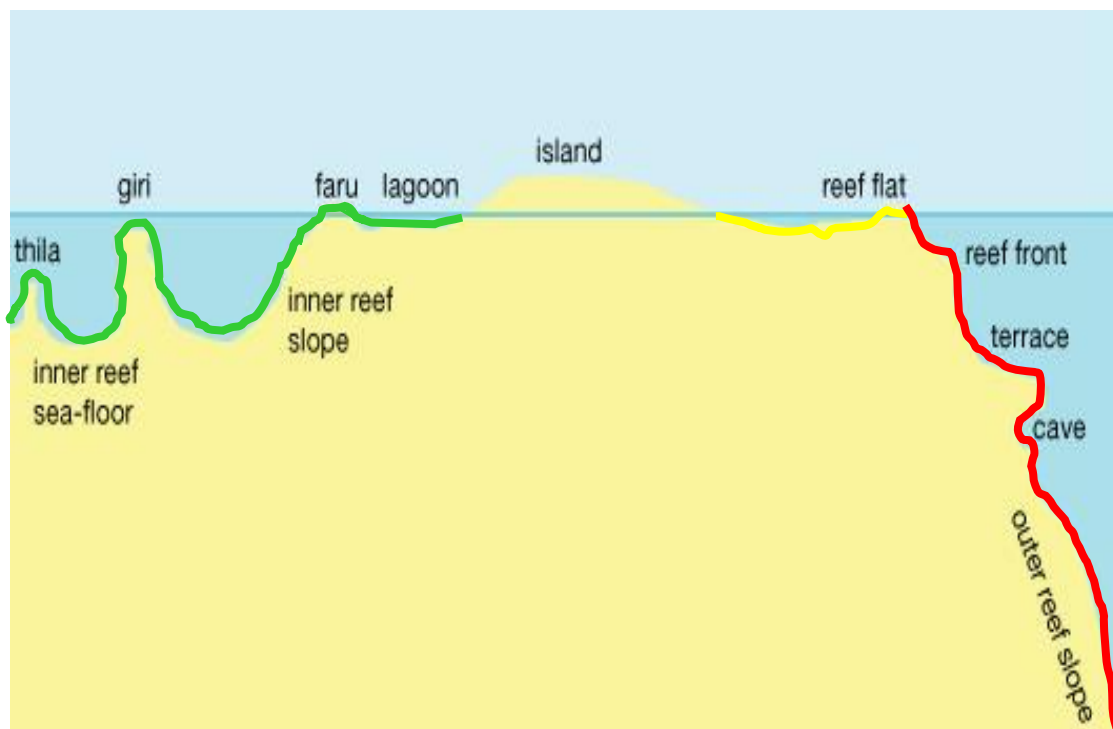


Figura 10. Sezione schematica delle strutture di un atollo. In verde le zone della laguna, in rosso il margine esterno della scogliera con pendenza evidente e in giallo il *reef* esterno che precede l'*outer reef slope*.

Le Maldive mostrano il tipico clima tropicale e sono interessate dall'alternarsi di due monsoni: quello secco di Nord-Est, tipico dei mesi invernali da dicembre a marzo, caratterizzato da piogge deboli e poco frequenti, e quello umido di Sud-Ovest, da aprile a novembre, durante il quale si possono verificare piogge torrenziali della durata di qualche ora e/o di giorni interi (Purdy & Bertram, 1993; Ciarapica & Passeri, 1995; Kench et al., 2006). Le temperature variano da un valore minimo di

26°C, a dicembre, il mese più freddo, ad un massimo di 31°C, ad aprile, mese più caldo.

La morfologia degli atolli provoca una deviazione delle correnti che si creano, e ciò determina l'instaurarsi di un modello di circolazione superficiale complesso (Purdy & Bertram, 1993). a cui va imputata la grande differenza di precipitazioni piovose tra la parte Nord e Sud dell'arcipelago (1.650 mm/anno al nord e 2.400 mm/anno al sud). La temperatura superficiale delle acque resta costante fino circa ai 20 m di profondità e si aggira sui 27-30 °C.

2. SCOPO DELLA RICERCA E LINEE GENERALI

Gli atolli maldiviani sono in continuo mutamento a causa degli effetti dovuti ai cambiamenti climatici e all'impatto delle attività umane. A seguito dello sbiancamento causato dal fenomeno del Niño del 1998 questi luoghi sono stati progressivamente monitorati poiché considerati ecosistemi vulnerabili. Tra le varie componenti che sono state studiate a partire dal 2005 vi è la meiofauna in quanto assume rilevanza nel funzionamento degli ecosistemi (Danovaro et al., 2008).

Scopo di questo studio è quello di approfondire le conoscenze riguardo la meiofauna di ambiente subtidale profondo che ad oggi è ancora poco conosciuta (Semprucci et al., 2013a). I dati raccolti fino ad ora sulle comunità di coralli che costituiscono i *reef* maldiviani hanno evidenziato una diversa zonazione, ovvero una suddivisione in zone diverse degli ecosistemi della scogliera corallina, come conseguenza della dissipazione dell'energia del moto ondoso e delle correnti soprattutto quando la massa d'acqua supera la discontinuità dei bordi degli atolli (Storr, 1964; Geister, 1977; Chappell, 1980; Grigg, 1998; Sheppard et al., 2005). Le comunità dei coralli risultano influenzate da diversi fattori tra cui posizionamento rispetto alle correnti (da qui in poi definito come habitat: *reef* interno vs esterno), profondità ed inclinazione del substrato (Lasagna et al., 2010; Jimenez et al., 2012; Cardini et al., 2012). Gli stessi fattori sono stati quindi presi in considerazione per valutare se la distribuzione spaziale della meiofauna e dei nematodi, in termini di densità diversità e struttura di comunità possa essere influenzata dagli stessi. Inoltre, dato che recenti studi hanno rilevato un significativo effetto di differenti fattori ambientali sulla diversità morfo-funzionale dei nematodi, i tratti morfo-funzionali dei rappresentanti di questa comunità sono stati presi in esame e valutati attraverso un'analisi uni- e multivariata.

3. MATERIALI E METODI

3.1. TECNICHE DI CAMPIONAMENTO, TRATTAMENTO DEI CAMPIONI E RILEVAMENTO DEI FATTORI ABIOTICI

I campioni analizzati nel corso di questo progetto sono stati raccolti durante una Crociera Scientifica che ha avuto luogo tra il 15 e il 20 maggio 2013.

I siti di prelievo sono localizzati lungo il *reef* esterno ed interno degli atolli di Malé Nord, Felidhoo e Malé Sud, e sono caratterizzati da diverse profondità, diverso grado di inclinazione e differenti tipologie di habitat (o posizionamento rispetto alle correnti) (Fig. 11).

Il campionamento è stato effettuato da un operatore subacqueo mediante un carotatore di *plexiglass*, con diametro di 2 cm, che è stato spinto nel sedimento per una profondità di 5 cm (Vincx, 1996).

Sono state campionate in totale 20 stazioni, opportunamente georeferenziate, e per ognuna di esse sono state raccolte tre repliche (rispettivamente identificate con le sigle R1, R2, R3) per un totale di 60 campioni (che sono stati indicati con le sigle che vanno da M1 a M20). Inoltre in ogni stazione è stato prelevato un campione per l'analisi granulometrica del sedimento (Tab. 1, vedi Appendice).

Una volta raccolto, ogni campione di sedimento viene portato in superficie e trasferito in un contenitore da 200 ml nel quale vengono immediatamente aggiunti 20 ml di una soluzione acquosa di cloruro di magnesio ($MgCl_2$) al 7%. Il campione viene quindi agitato delicatamente per qualche minuto; tale trattamento è essenziale poiché consente la narcotizzazione ed il rilassamento della meiofauna presente, favorendo così il distacco delle particelle di sedimento. Inoltre questa procedura evita o riduce fortemente il verificarsi di fenomeni di coartazione, frequenti negli animali a corpo molle, che ne renderebbero difficoltosa l'identificazione successiva. Dopo dieci minuti ai campioni viene aggiunta una soluzione al 10% di formalina neutralizzata, che permette la fissazione della fauna e quindi una sua ottimale conservazione fino al momento dell'analisi (Danovaro et al., 2003).

Tutti i campioni sono stati opportunamente etichettati e portati nel laboratorio di Zoologia, Ecologia e Biogeografia dell'Università di Urbino.

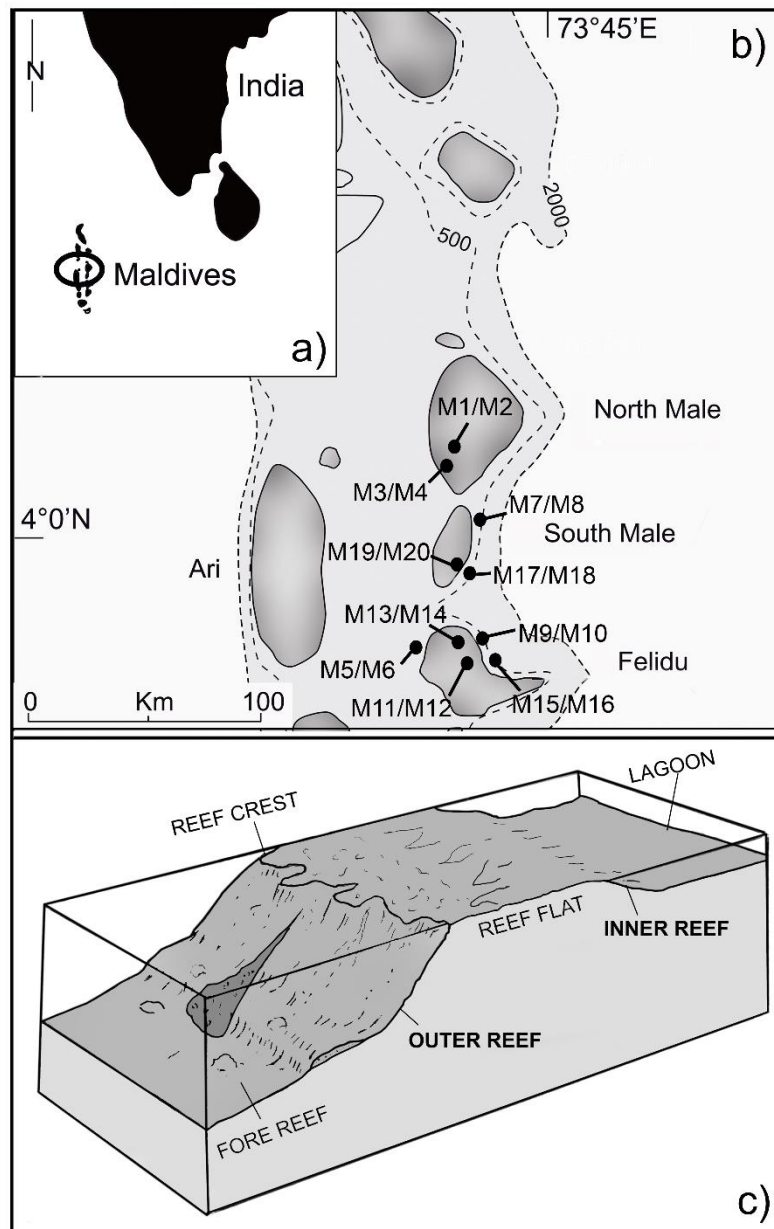


Figura 11. a) Posizione geografica dell'arcipelago delle Maldive e degli atolli campionati; b) posizione geografica delle stazioni di campionamento (indicate con la rispettiva sigla) negli atolli studiati; c) profilo schematicizzato di una scogliera corallina (reef). (Semprucci et al., 2018b).

3.2. ANALISI GRANULOMETRICHE DEI SEDIMENTI

Le analisi granulometriche condotte sui sedimenti sfruttano il principio della diffrazione, per cui le particelle sospese di sedimento quando vengono colpite da un fascio luminoso ne determinano lo *scattering* (Loizeau et al., 1994). Nel caso specifico è stato utilizzato un raggio laser monocromatico (Malvern Mastersizer 2000, laser HeeNe rosso, lunghezze d'onda 632 e 466 nm). Le misure vanno dagli 0.02 μm ai 2000 μm , con una percentuale di oscuramento che varia tra il 10 ed il 20

per cento. Si considera come frazione di argilla quella parte del sedimento i cui granuli hanno un diametro medio inferiore ai 3,9 μm , limo la frazione i cui granuli hanno un diametro compreso tra 3,9 μm e 63 μm e sabbia se i valori dei granuli sono superiori a 63 μm .

3.3. ESTRAZIONE, SMISTAMENTO (*SORTING*) E CONTEGGIO DEL *MEIOBENTHOS*

L'estrazione è il processo tramite il quale gli animali meiobentonici vengono separati dal sedimento, e la sua efficacia è molto importante per una corretta valutazione quantitativa e qualitativa della meiofauna presente. Il sedimento viene inizialmente fatto passare attraverso due setacci impilati, aventi maglie di diametro 500 μm e 45 μm rispettivamente (Danovaro et al., 2003) isolando così la frazione relativa alla meiofauna. Questa frazione viene abbondantemente sciacquata con acqua preventivamente filtrata in modo da evitare potenziali contaminazioni da parte di altri organismi: ciò permette di rimuovere il detrito più fine e la formalina in eccesso. Tutta la procedura di estrazione, data la presenza di formalina, viene effettuata sotto cappa.

La modalità di estrazione che viene attuata dipende dalla granulometria del sedimento: per quelli grossolani si procede mediante vorticazioni e decantazioni multiple, per quelli fangosi si adotta la centrifugazione in gradiente di silica-gel e, per i sedimenti sabbiosi l'estrazione in gradiente di silica-gel deve essere preceduta da una fase di estrazione manuale. Quest'ultima prevede alcuni passaggi aggiuntivi, ovvero al campione, posto in un *beker*, si aggiunge un litro di acqua filtrata e si procede alla vorticazione manuale, tramite una bacchetta di vetro, così da portare in sospensione il sedimento. Dopo qualche secondo necessario per la deposizione del sedimento più grossolano, si travasa il liquido in un filtro avente maglie di 45 μm . Queste fasi devono essere ripetute in serie per dieci volte al fine di ottenere un campione il più possibile privo di sedimento. Questa modalità di estrazione consente di avere una resa del 98% della fauna totale.

L'estrazione mediante centrifugazione (Fig. 12), secondo il protocollo di McIntyre e Warwick (1984), prevede che il campione, posto in provetta da centrifuga, venga portato in sospensione in una soluzione di silica-gel (*Ludox*). Si utilizzano provette Falcon di 50 ml di volume che vengono riempite per metà con il sedimento e per metà con *Ludox* HS-30 (densità 1,18 g/cm³). Le provette così allestite vengono chiuse e agitate manualmente così da portare in sospensione gli animali e poi centrifugate 3000 rpm per 10 minuti. Durante la centrifugazione il sedimento va a depositarsi sul fondo della provetta mentre la meiofauna, più leggera, resta all'interno del sovrantante. Quest'ultima viene recuperata tramite setacciatura con filtro da 45 μm , e successivo risciacquo così da eliminare l'eccesso di *Ludox*. Queste operazioni

devono essere ripetute per tre volte così da ottenere un campione il più possibile privo di sedimento: l'estrazione in centrifuga, così come quella manuale consente una resa del 98%.



Figura 12. Immissione in centrifuga dei campioni in provette per l'estrazione in gradiente di silica-gel.

Una volta estratta, la meiofauna viene conservata in formalina al 5% e colorata con Rosa Bengala al fine di facilitarne l'identificazione ed il conteggio nelle fasi successive.

Alla fase di estrazione fa seguito quella del conteggio e *sorting*, ovvero riconoscimento e smistamento nei diversi *taxa*.

A questo scopo il campione deve essere nuovamente sottoposto a ripetuti risciacqui attraverso un filtro da 30 μm , utilizzando acqua filtrata, così da eliminare tutta la formalina presente. Successivamente il campione viene travasato in una Cuvetta di Delfuss (Fig.13), cioè una vaschetta di *plexiglass*, suddivisa in 200 celle, che facilita il conteggio degli organismi effettuato utilizzando uno stereomicroscopio Leica G26 con *zoom* (25x-50x di ingrandimento) (Fig.13).



Figura 13. Stereomicroscopio Leica G26 (zoom 25x-50x) e Cuvetta di Delfuss utilizzata per la fase di conteggio e *sorting* della meiofauna.

Il conteggio degli animali viene effettuato partendo dalla prima cella in alto a sinistra e spostandosi orizzontalmente verso destra; arrivati all'ultima cella della riga, si passa alla prima cella della riga successiva spostandosi verso sinistra e così via per tutte le celle della cuvetta. Vengono contati solamente gli animali totalmente integri, oppure, nel caso siano spezzati, si considerano nel conteggio solamente se è stata rinvenuta la testa (o capo).

Gli animali per i quali non è stato possibile effettuare il riconoscimento allo stereomicroscopio con l'aiuto di un ago manicato vengono isolati e montati su vetrino portaoggetti allestendo così un preparato microscopico temporaneo che ne permetta l'osservazione e l'identificazione al microscopio ottico. Un totale di 100 nematodi, quando presenti, è stato prelevato nel corso di questa operazione per un approfondito studio sulla nematofauna.

Al termine della fase di conteggio e *sorting*, il campione è stato riposto nel suo contenitore originale codificato aggiungendo formalina per la conservazione in archivio.

3.4. TECNICHE DI STUDIO DEI NEMATODI

L'identificazione dei nematodi richiede lo studio di esemplari al microscopio ottico a forte ingrandimento, per la rilevazione di tutti i parametri morfologici in precedenza descritti, ovvero: cuticola, anfidio, coda, strutture boccale.

L'osservazione al microscopio può essere effettuata solo a seguito della realizzazione di preparati microscopici permanenti in glicerina. A questo scopo gli esemplari da osservare (100 per ogni campione, quando possibile) vengono prelevati dal campione

e trasferiti in una capsula in vetro contenente soluzione di glicerina al 5%, che deve essere mantenuta per 48 ore in stufa alla temperatura di 50 °C: durante questo periodo si verifica la totale evaporazione della componente acquosa della soluzione di glicerina, lasciando gli esemplari in glicerina pura senza causare coartamento.

Il vetrino portaoggetti da utilizzare per l'allestimento del preparato deve preventivamente essere trattato per creare su di esso una cornice di paraffina, al centro della quale verranno posti gli esemplari. La cornice viene realizzata utilizzando una sagoma di metallo, avente dimensioni di 15 x 15 mm e al centro di questa viene posta una goccia di glicerina pura, in cui sono trasferiti gli esemplari di nematodi. Per una buona riuscita del preparato i nematodi devono essere posizionati con le teste rivolte verso il centro della goccia. Il preparato viene coperto con un vetrino coprioggetto (24 x 40 mm) e sigillato appoggiando quest'ultimo per pochi secondi su di una piastra calda (55-60 °C). Ogni preparato comprende 10-20 animali. L'identificazione, almeno a livello di genere, degli esemplari così preparati è possibile attraverso la loro osservazione al microscopio a contrasto di fase e interferenziale secondo Normanski, utilizzando per lo più forti ingrandimenti (100x ad immersione).

Per l'identificazione si utilizzano soprattutto le guide di Platt e Warwick (1993, 1998), Warwick et al. (1998), la chiave online del database NeMys (Deprez et al., 2004), ed i lavori riguardanti i nematodi delle Maldive pubblicati da Gerlach.

3.5. APPLICAZIONE DELLA MICROSCOPIA ELETTRONICA A SCANSIONE NELLO STUDIO DELLA NEMATOFAUNA

La microscopia elettronica a scansione (Fig. 14) è una tecnica che permette di rilevare i fini caratteri morfologici esterni che contraddistinguono i diversi generi e le diverse specie di Nematodi.



Figura 14. Microscopio Elettronico a Scansione (SEM).

Questa tecnica prevede che i campioni vengano innanzitutto fissati. La fissazione è una fase cruciale della preparazione dei campioni per la buona riuscita dell'osservazione, in quanto consente di immobilizzare i componenti cellulari e tissutali in una condizione che rispecchi il più possibile quella *in vivo*, ma soprattutto protegge il campione da gli *stress* fisici e chimici della successiva fase di disidratazione.

Una fase di lavaggio del campione con una soluzione tampone (tampone fosfato o cacodilato) precede la fissazione che consiste in una pre-fissazione e in una post-fissazione. La pre-fissazione viene fatta immergendo i campioni in paraffina per 2-3 ore a 4°C, la quale forma legami stabili con le proteine, la post-fissazione sempre per 2-3 ore a 4°C in tetrossido d'osmio (OsO₄), che riesce ad interagire anche con i lipidi, oltre che con le proteine; la azione combinata dei due fissativi permette di stabilizzare il preparato in modo ottimale. Il campione deve essere completamente immerso nel fissativo, e per questo motivo il suo volume deve essere di almeno dieci volte superiore a quello del campione (Hayat, 1978).

La fase successiva di disidratazione consente di allontanare dalle cellule l'acqua in esse contenuta, cosa che consentirà poi l'osservazione successiva al microscopio elettronico in condizioni di alto vuoto. La disidratazione si esegue con una serie di passaggi successivi del campione in soluzioni acquose a concentrazioni di etanolo crescenti (20%, 50%, 70%, 80%, 90%, 95%, 100%) in ciascuna delle quali il campione permane per almeno dieci minuti.

Alla disidratazione fa seguito la fase di essiccazione al punto critico di CO₂ (*Critical Point Drying*, C.P.D) che viene attuata attraverso l'impiego di uno strumento *Critical Point Dryer* (Emitech, K850). Questo processo essicca il campione in modo controllato, facendo passare il liquido in cui esso si trova dalla fase liquida alla fase gassosa in modo graduale al punto critico di temperatura e pressione, senza cioè creare interfacce tra le due fasi e ciò consente di non distorcere la struttura del campione stesso. I campioni così essiccati vengono poi posati su appositi supporti di alluminio (*stub*), su cui viene fatto aderire del nastro biadesivo di dimensioni inferiori alla superficie dello *stub*. Inoltre, per favorire la conduzione di elettroni al campione, si circonda la circonferenza dello *stub* con materiale conduttivo rappresentato da colla d'argento. Il campione deve essere ora metallizzato, ovvero la sua superficie deve essere ricoperta da un sottile *film* di metallo (oro od oro-palladio), che garantisce un'ottimale interazione tra il campione ed il fascio di elettroni primario. La metallizzazione viene operata utilizzando lo strumento *Sputter Coater* (Emitech K550). A questo punto i campioni sono pronti per l'osservazione, che in questo studio è stata operata grazie all'impiego di un microscopio elettronico a scansione, modello Philips 515.

3.6. IDENTIFICAZIONE DEI TRATTI MORFO-FUNZIONALI

La classificazione a livello di genere è stata operata utilizzando le chiavi pittoriche di Platt e Warwick (1983, 1988), di Warwick et al. (1998) e il database NeMys (Guillini et al., 2016), quindi per ogni nematode osservato sono stati rilevati i tratti morfo-funzionali di ciascun individuo: struttura della cavità boccale e dell'anfidio, morfologia esterna della cuticola, della coda e il tipo di strategia di vita. Di questi tratti solo la morfologia della cavità boccale, della coda e le strategie di vita sono già stati, in letteratura, suddivisi in categorie. In particolare, la tipologia di cavità boccale è stata suddivisa da Wieser nelle seguenti quattro categorie: depositori selettivi (1A), depositori non selettivi (1B), pascolatori (2A) e predatori (2B) (Wieser, 1953) (Fig.6). Per quanto riguarda la forma della coda sono state distinte le 4 tipologie assegnate da Thistle et al. (1995) (corta/tondeggiate, allungata/filiforme, conica e clavata/conico-cilindrica). Infine per l'assegnazione ad un tipo di strategia di vita (classi c-p) è stata impiegata la classificazione di Bongers et al. (1991, 1995) che prevede che ad ogni nematode sia assegnato un valore definito all'interno di una scala da 1 a 5, nella quale il valore minimo è riferito a generi colonizzatori (a strategia 'r') e quello massimo a generi sensibili (a strategia 'k'). Qualora per un determinato genere non sia stata assegnata da Bongers una classe c-p precisa, si fa riferimento a quella della famiglia. Infine per quanto riguarda le cuticole e gli anfidi sono state utilizzate le categorie solo recentemente proposte da Semprucci et al., (2018a). In dettaglio le cuticole sono state distinte in sei categorie: liscia, con desmi, rivestita da batteri, punteggiata, annulata con o senza differenziazione laterale, punteggiata o annulata con strutture longitudinali che si estendono per tutta la lunghezza del corpo, con ampie annulazioni e creste longitudinali. Allo stesso modo gli anfidi sono stati distinti in otto classi: indistinto, a fessura, a tasca, spirale, a *loop*, circolare, vescicolare, a fessura longitudinale.

3.7. ANALISI STATISTICHE

I dati della meiofauna generale e dei nematodi sono stati trasformati con radice quarta ed è stata poi costruita una matrice di similarità basata sulla Bray Curtis Similarity. Per visualizzare possibili differenze tra la struttura di comunità dei diversi atolli, habitat (*reef* interno ed esterno), profondità ed inclinazione è stata utilizzata la tecnica multi variata di ordinamento *non metric Multi Dimensional Scaling* (nMDS). Per valutare la significatività delle differenze riscontrate è stata eseguita un'Analisi delle Similarità (ANOSIM).

Il *test* non parametrico di Kruskal-Wallis è stato applicato per testare le differenze delle misure univariate rilevate sulla comunità della meiofauna e dei nematodi, quali abbondanza, diversità ed equitabilità. Sono state considerate significative le differenze con valore di $p < 0,05$.

Per lo studio statistico dei tratti morfo-funzionali, questi sono stati analizzati con *test* sia univariati che multivariati. Nel primo caso è stato utilizzato il *test* di Kruskal-Wallis, mentre nel secondo è stata costruita una matrice di similarità (Bray Curtis Similarity), e in questo caso i dati non sono stati trasformati. Anche in questo caso, ANOSIM è stato utilizzato per testare le differenze dei tratti morfo-funzionali considerando sia i vari tratti separatamente che tutti contemporaneamente (vedi BTA, Biological Trait Analysis), come proposto da Schratzberger et al. (2007) e Semprucci et al. (2018a).

Sono anche stati calcolati gli indici di diversità. L'indice di diversità di Shannon e Wiener (H') (Shannon & Wiener, 1949) tiene conto del numero di specie presenti (nel caso della meiofauna si fa riferimento ai *taxa*) e di come gli individui si distribuiscono tra le diverse specie. Teoricamente questo indice può assumere qualsiasi valore compreso tra 0 e $+\infty$, e viene calcolato con la formula seguente:

$H' = -\sum_{j=1,s} [(n_j / N) \log_2 (n_j / N)]$ in cui N rappresenta il numero delle specie presenti, e n_j è il rapporto tra il numero di individui della specie ed il numero di individui totali del campione.

Indice di equiripartizione (*evenness*) o di Pielou (J) (Pielou, 1966), che tiene conto della distribuzione degli individui tra le varie specie (o *taxa*) che compongono la comunità. Questo indice può assumere valori compresi tra 0 e 1: se tutte le specie sono presenti con la stessa abbondanza il valore sarà pari ad 1, in caso contrario il valore sta a significare che una specie è più abbondante rispetto alle altre. L'Indice di Pielou viene calcolato dalla seguente formula:

$$J = H' / \log_2 S$$

in cui H' è il valore dell'Indice di Shannon-Wiener calcolato per quella comunità, mentre S rappresenta il numero delle specie. Si tratta quindi del rapporto tra la diversità osservata e quella massima teoricamente osservabile con quel determinato numero di specie.

Il calcolo degli indici e tutte le analisi multivariate sono stati eseguiti grazie al programma PRIMER 6 (Clarke and Gorley, 2006), mentre le analisi univariate sono state eseguite con il programma SPSS v.21.

4. RISULTATI

4.1. ANALISI GRANULOMETRICA

L'analisi condotta sul sedimento ha evidenziato che esso è costituito per il 98% da grani di carbonato di calcio, distribuiti all'interno delle classi limo e sabbia.

La componente argillosa è molto bassa, con una media di $2,7\% \pm 1,5$, e nel complesso perciò risulta essere inferiore al 7,5%.

Le stazioni che mostrano il maggiore contenuto di sabbia sono M3, M4, M9, M11, M14 e M20, tutte localizzate sul versante interno della scogliera. Invece un contenuto di limo relativamente più alto è stato riscontrato nelle stazioni M5, M8, M10, M15, M16 e M18, tutte localizzate sui versanti esterni della scogliera (Fig. 15).

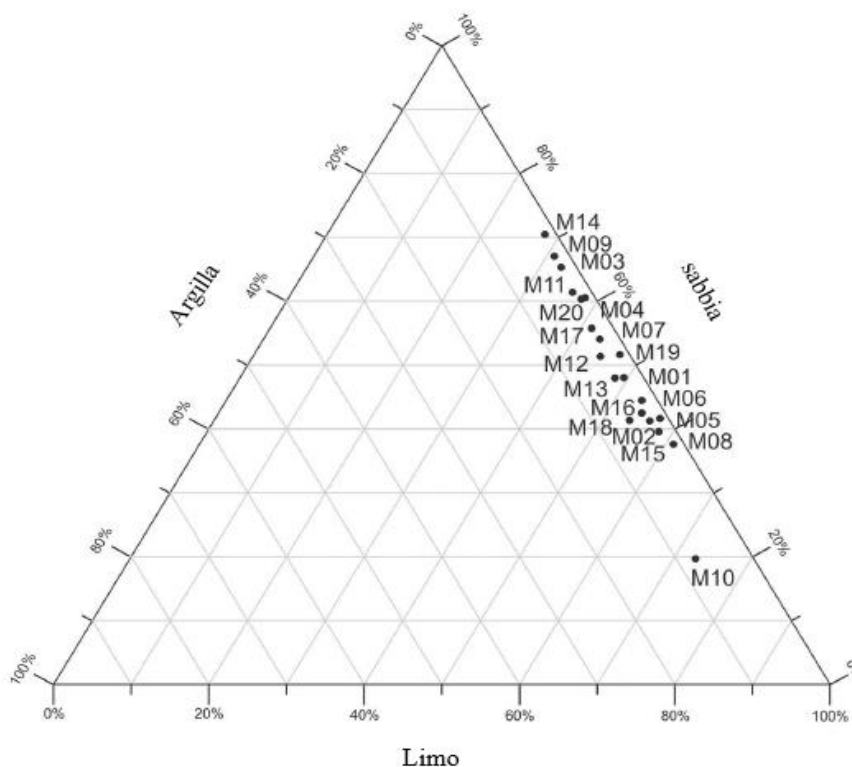


Figura 15. Diagramma ternario della distribuzione della granulometria del sedimento in ciascuna stazione (Semprucci et al., 2018b)

4.2. BIODIVERSITA' E STRUTTURA DI COMUNITA' DI AMBIENTE SUBTIDALE PROFONDO

Dalle attività di conteggio e *sorting* operate sui campioni provenienti dalle 20 stazioni considerate è stata rilevata un'abbondanza totale della meiofauna che variava da un valore minimo di 165 ± 83 ind. 10 cm^{-2} nella stazione M2, a un massimo di 1323 ± 746 ind. 10 cm^{-2} in M4. Entrambe le stazioni erano situate nei *reef* interni dell'Atollo di Malé Nord.

In totale sono stati rinvenuti ben 24 major *taxa*; tra questi il gruppo più abbondante è rappresentato dal *taxon* Nematoda, seguito in ordine di abbondanza da: Copepoda, dei quali è stata rilevata la presenza sia della forma adulta che di quella naupliare, Polychaeta, sia adulti che larve, Platyhelminthes, Gastrotricha, Oligochaeta, Halacaridae, Ostracoda, Tanaidacea, Bivalvia, Gastropoda, Tardigrada, Kinorhyncha, Isopoda, Cumacea, Amphipoda, Cnidaria, Thermosbenacea, Priapulida, Syncarida, Hexapoda (larve), Rotifera, Nemertea, Chaetognatha.

La distribuzione dei *taxa* nell'area di studio è risultata non uniforme: infatti solo Nematoda, Copepoda e Polychaeta erano presenti in tutte le stazioni, mentre Platyhelminthes, Oligochaeta, Gastrotricha, Tardigrada, Tanaidacea, Halacaridae e Ostracoda, meno presenti, sono stati comunque riscontrati in oltre la metà delle stazioni oggetto di studio. Infine Bivalvia, Gastropoda, Kinorhyncha, Isopoda, Cumacea, Amphipoda, Cnidaria, Thermosbenacea, Priapulida, Syncarida, Rotifera, Nemertea e Chaetognatha sono stati rinvenuti in meno della metà delle stazioni (Tab. 2, vedi Appendice).

La distribuzione dei *taxa* non è risultata uniforme neanche in termini di abbondanze. Il *taxon* maggiormente presente è stato quello dei Copepoda, che costituivano il 47% della meiofauna totale, seguiti da Nematoda (38%), Polychaeta (5%), mentre Ostracoda e Halacaridae rappresentavano complessivamente il 2%. Tutti gli altri *taxa* avevano un'abbondanza totale inferiore all'1%.

Anche la presenza dei singoli gruppi si è dimostrata molto varia tra le aree campionate: infatti i Copepoda hanno mostrato un'abbondanza del 18% nella stazione M1 ed una del 78% in M4. Allo stesso modo i Nematoda erano presenti con un'abbondanza del 15% nella stazione M18 e del 72% in M1. I Platyhelminthes rappresentavano il 6% in M17 ma erano totalmente assenti in M20, mentre i Polychaeta costituivano lo 0,7% in M1 ed il 17% in M17. Infine gli Halacaridae hanno mostrato abbondanze nel *range* da 0,3% in M19 a 4% in M1, e gli Ostracoda da 0,4% in M1 e M13 a 4% in M7 e M12.

L'Indice di diversità di Shannon-Wiener variava da un valore minimo di 1,5 rilevato nella stazione M1 ad un massimo di 2,7 nella stazione M17. L'indice di Pielou è variato da un minimo di 0,42 per la stazione M1 ad un massimo di 0,73 per la stazione M17 (Tab. 3, vedi Appendice). La ricchezza tassonomica passava da un valore 10 nelle stazioni M2, M3 e M14 ad un valore di 15 in M6.

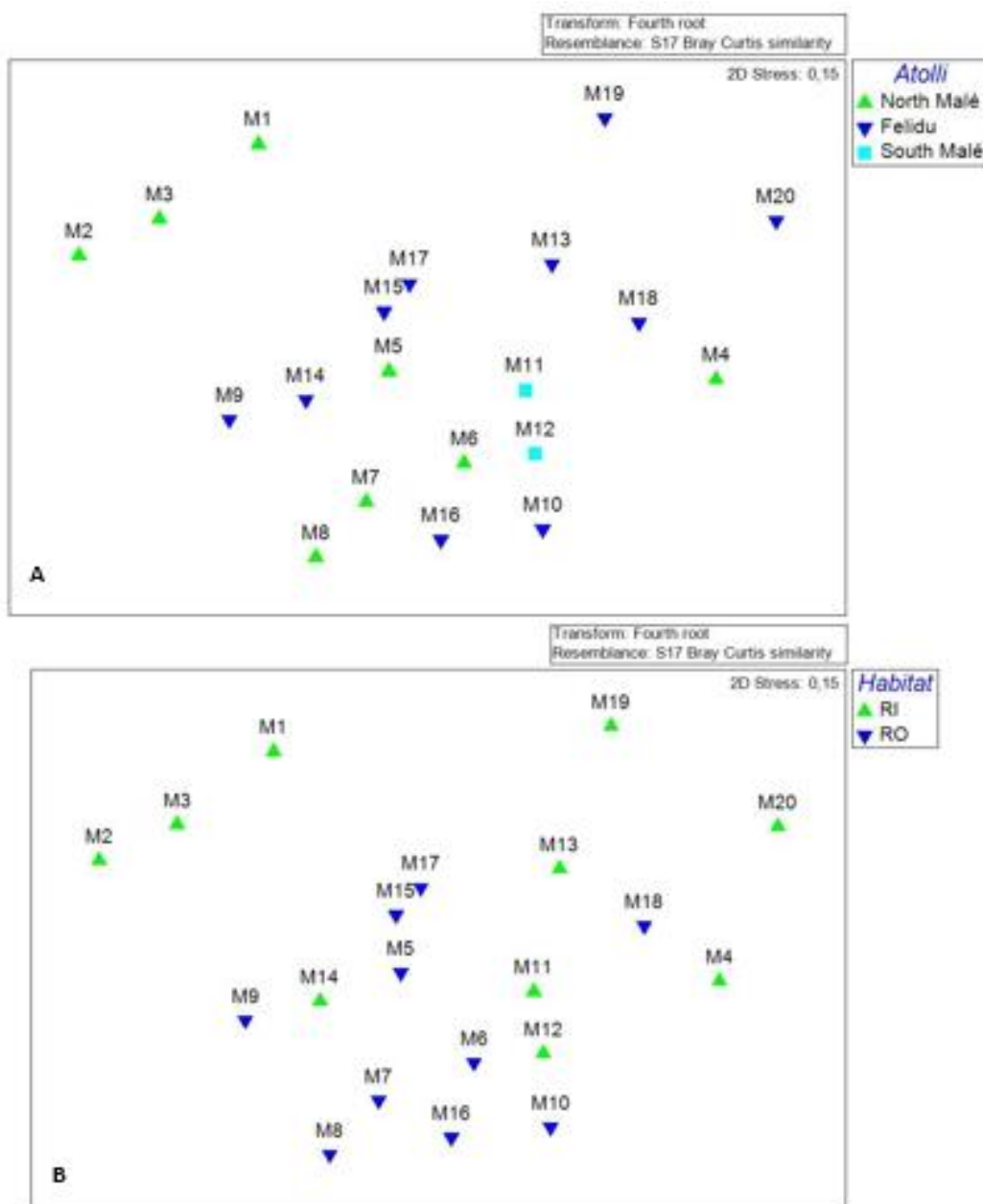


Figura 16. nMDS (Bray Curtis Similarity, trasformazione con radice quarta) effettuato sulle abbondanze dei *taxa* meiobentonici in ciascuna stazione in relazione al fattore (A) atollo e (B) habitat (RI, reef interno, RO, reef esterno)

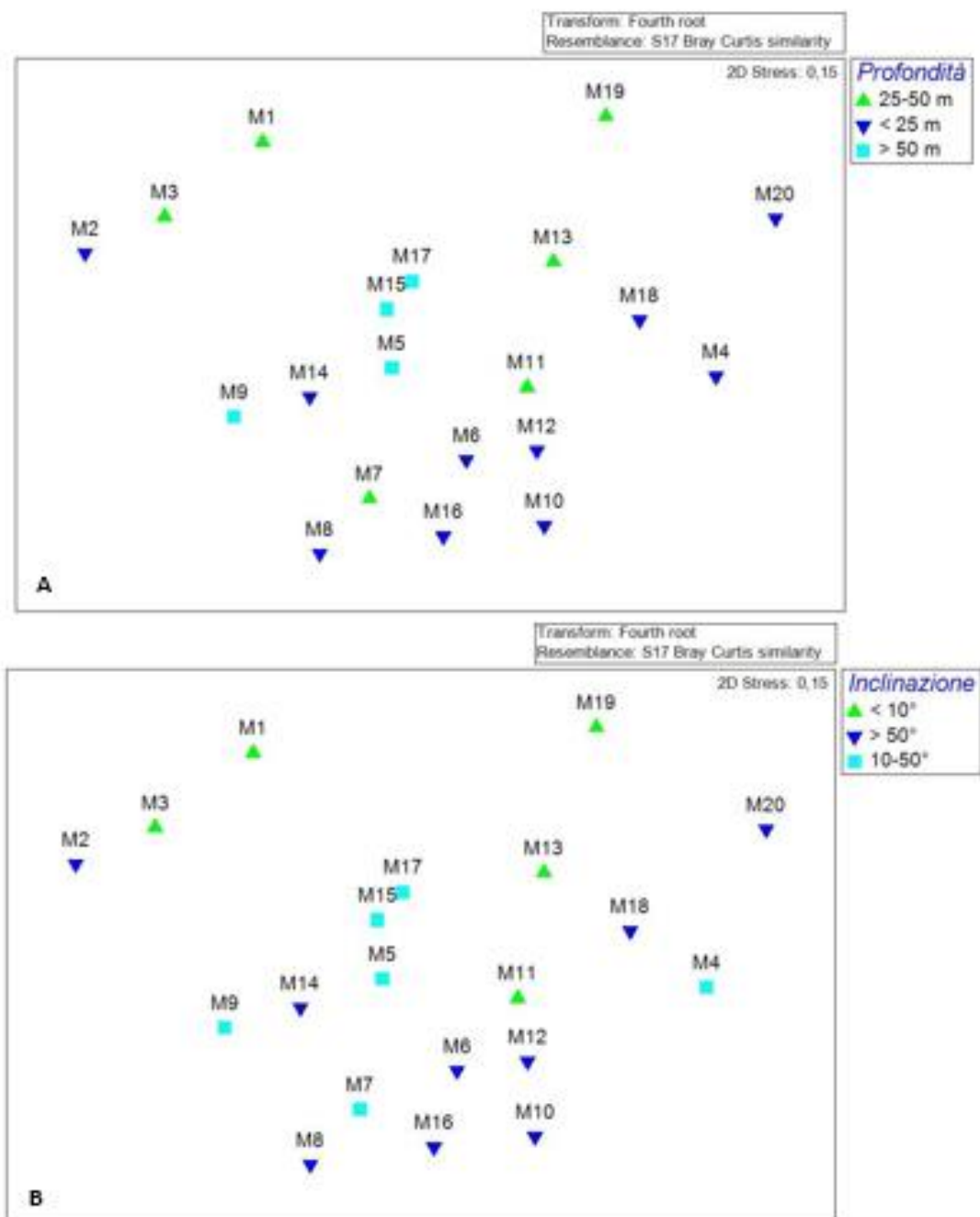


Figura 17. nMDS (Bray Curtis Similarity, trasformazione con radice quarta) effettuato sulle abbondanze dei *taxa* meiobentonici in relazione al fattore profondità (A) e inclinazione (B).

L'analisi nMDS (Bray Curtis *Similarity, fourth root trasformation*) è stata utilizzata per visualizzare le possibili differenze nella struttura di comunità della meiofauna generale tra le diverse stazioni (Fig. 16 e 17). Dato che questo strumento di ordinamento non ha permesso di visualizzare in maniera univoca i *trend* della meiofauna è stata effettuata anche un'analisi della similarità (ANOSIM) per verificare la presenza di eventuali variazioni significative della struttura di comunità in relazione ai vari fattori ambientali considerati.

In dettaglio, l'analisi ANOSIM non ha evidenziato significative differenze della struttura di comunità della meiofauna tra i tre atolli ($p > 0,05$) (Tab. 4, vedi Appendice), mentre ha rilevato significative differenze tra gli habitat caratterizzati da un diverso livello di esposizione (cioè *reef* interno *vs.* *reef* esterno) (R globale = 0,15; $p < 0,001$), profondità (R globale = 0,12; $p < 0,01$) e inclinazione (R globale = 0,11; $p < 0,05$).

I *taxa* della meiofauna che caratterizzavano maggiormente i *reef* esterni sono risultati Thermosbenacea, Nemertea, Platyhelminthes, Polychaeta (adulti e *nectochaetae*), Oligochaeta, Tanaidacea, e Cumacea, mentre i *reef* interni erano prevalentemente caratterizzati da Priapulida, Chaetognatha, Insecta (larve), Kinorhyncha, Nematoda, Copepoda (adulti e nauplii), Gastrotricha e Rotifera (Tab. 5, vedi Appendice).

Nei confronti a coppie si è evidenziato che il *range* di profondità 25-50m è apparso come quello che si differenziava maggiormente dalle altre profondità in termini di struttura di comunità (*pair-wise*: 25-50 m *vs.* < 25 m, $R = 0,12$ e $p < 0,01$; 25-50 m *vs.* > 50m, 0,18 e $p < 0,01$). Ciò è da ricondurre alla maggiore abbondanza di Kinorhyncha, Nematoda e Gastrotricha. Il *range* di profondità 25-50 m corrispondeva sempre all'inclinazione <10°, che è risultata quella più caratterizzata quanto a struttura di comunità per la preponderanza dei sopracitati *taxa* (*pair-wise*: < 10° *vs.* 10-50°, $R = 0,19$ e $p < 0,05$; <10° *vs.* > 50°, $R = 0,17$ e $p = 0,05$). Invece, ad inclinazioni maggiori di 50° Copepoda, Ostracoda, Tanaidacea e Cumacea sono risultati i gruppi dominanti (Tab. 5, vedi Appendice).

Il *test* di Kruskal-Wallis è stato utilizzato per verificare la presenza di eventuali differenze della diversità e della densità della meiofauna in relazione ai 4 fattori investigati. Solo la diversità della meiofauna è risultata significativamente differente tra *reef* interno *vs.* *reef* esterno e inclinazione (Kruskal-Wallis test, $p < 0,001$ e $p < 0,05$, rispettivamente), mentre i fattori atollo e profondità non hanno evidenziato nessuna differenza significativa.

4.3. BIODIVERSITÀ E STRUTTURA DEI NEMATODI IN AMBIENTE SUBTIDALE PROFONDO

Dall'analisi dei campioni sono stati individuati nel complesso 174 generi di Nematodi appartenenti a 37 famiglie (Tab. 6, vedi Appendice).

Il maggior numero di generi è stato riscontrato nelle seguenti famiglie: Desmodoridae (26 generi), Chromadoridae (19 generi), Xyalidae (13 generi), Cyatholaimidae (12 generi), Comesomatidae (9 generi), Linhomoidae, Oncholaimidae e Selachinematidae (8 generi ognuna), Draconematidae (6 generi), Ceramonematidae ed Enchelidiidae (5 generi) ed infine Axonolaimidae, Epsilonematidae, Leptolaimidae, Microlaimidae, Oxystomidae e Thoracostomopsidae (4 generi ognuna).

Le famiglie Aegialoalaimidae, Anoplostomatidae, Cyartonematidae, Haliplectidae, Ironidae, Leptosomatidae, Tarvaiaidae, Trefusiidae, Tripyloididae e Tubolamoididae sono rappresentate da un unico genere ognuna rispettivamente: *Aegialoalaimus*, *Anoplostoma*, *Cyartonema*, *Haliplectus*, *Thalassironus*, *Synonchus*, *Tarvaja*, *Rhabdocoma*, *Gairleanema* e *Tubolaimoides*. (Tab. 6, vedi Appendice)

Complessivamente la comunità era costituita prevalentemente da individui appartenenti alla famiglia Desmodoridae, che costituivano il 37% della comunità, seguiti da membri della famiglia Chromadoridae (11%). Le famiglie Xyalidae e Cyatholaimidae incidono sulla struttura della comunità con uguale percentuale: 5%. Le famiglie Comesomatidae, Linhomoidae ed Oncholaimidae costituivano ognuna il 3% della comunità, ed i generi della famiglia Selachinematidae il 2%. I risultati delle analisi nMDS applicate alla nematofauna, rinvenuta nelle diverse stazioni di raccolta, sono riportati nelle Figure 18 e 19.

L'ANOSIM effettuata sulla struttura di comunità non ha documentato significative differenze tra gli atolli ($p > 0,05$), mentre ha rilevato differenze tra le comunità dei *reef* interni e *reef* esterni (R globale = 0,24; $p < 0,001$). Quando la stessa analisi è stata applicata per confrontare la nematofauna tra le diverse profondità ha evidenziato significative differenze (R globale = 0,23; $p < 0,001$), ed in particolare nel confronto tra i *range* di profondità compresi tra i 25 – 50 m *vs.* > 50 m rispettivamente ($R = 0,44$; $p < 0,001$), ed in quelli tra < 25 m *vs.* > 50 m ($R = 0,25$; $p < 0,01$) e 25-50 m *vs.* < 25 m ($R = 0,13$; $p < 0,05$).

Le comunità risultavano significativamente differenti anche tra i tre intervalli di inclinazioni (R globale = 0,15; $p < 0,01$). In particolare, il confronto tra le inclinazioni <10° *vs.* 10-50° ha mostrato le differenze più significative ($R = 0,18$; $p < 0,01$) seguito dal confronto tra le inclinazioni < 10° *vs.* > 50° ($R = 0,20$; $p = 0,01$). Dalle analisi complessivamente effettuate sulla nematofauna emerge quindi una maggior influenza dei fattori habitat e profondità.

I *taxa* che caratterizzavano ciascun fattore sono riportati in Tabella 7, in Appendice.

L'analisi Kruskal Wallis non ha mostrato differenze significative nel numero di generi (ricchezza) né negli Indici di equitabilità e diversità ($p > 0,05$) tra gli atolli, mentre tutti e tre questi parametri della nematofauna sono risultati significativamente diversi nel confronto sia per tipologia di habitat (*reef* interno ed esterno) che per profondità e inclinazione (ricchezza, equitabilità e diversità: $p < 0,001$; $p < 0,001$; $p < 0,01$; $p < 0,001$, rispettivamente).

In dettaglio, i *reef* interni hanno mostrato un maggior numero di generi e un indice di equitabilità (indice di Pielou). Il *range* di profondità 25-50m ha mostrato il più elevato livello di ricchezza e diversità, mentre questi stessi parametri avevano valori più bassi a profondità maggiori di 50 m. L'indice di equitabilità è risultato più elevato a profondità >50 m, ma molto basso a <25m. Le inclinazioni inferiori a 10° hanno presentato la più elevata ricchezza tassonomica (numero di generi) ed anche il più alto indice di diversità (Shannon-Wiener), mentre l'indice di equitabilità più elevato è da riferirsi alla profondità di 10-50 m. (Tab.7, vedi Appendice).

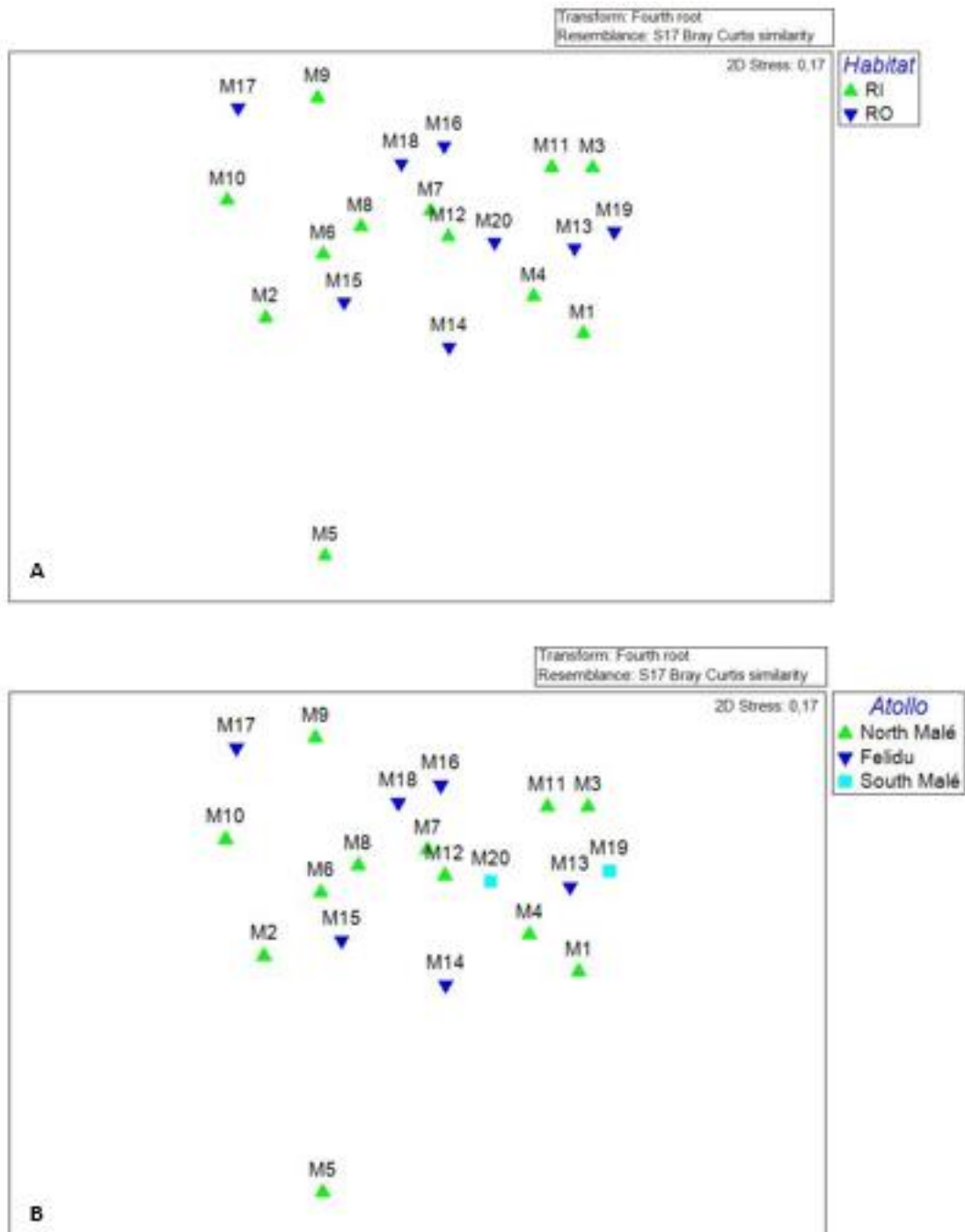


Figura 18. nMDS (Bray Curtis similarity, trasformazione con radice quarta) effettuato sulle abbondanze dei generi dei nematodi. I simboli rappresentano i fattori habitat (A) e atollo (B).

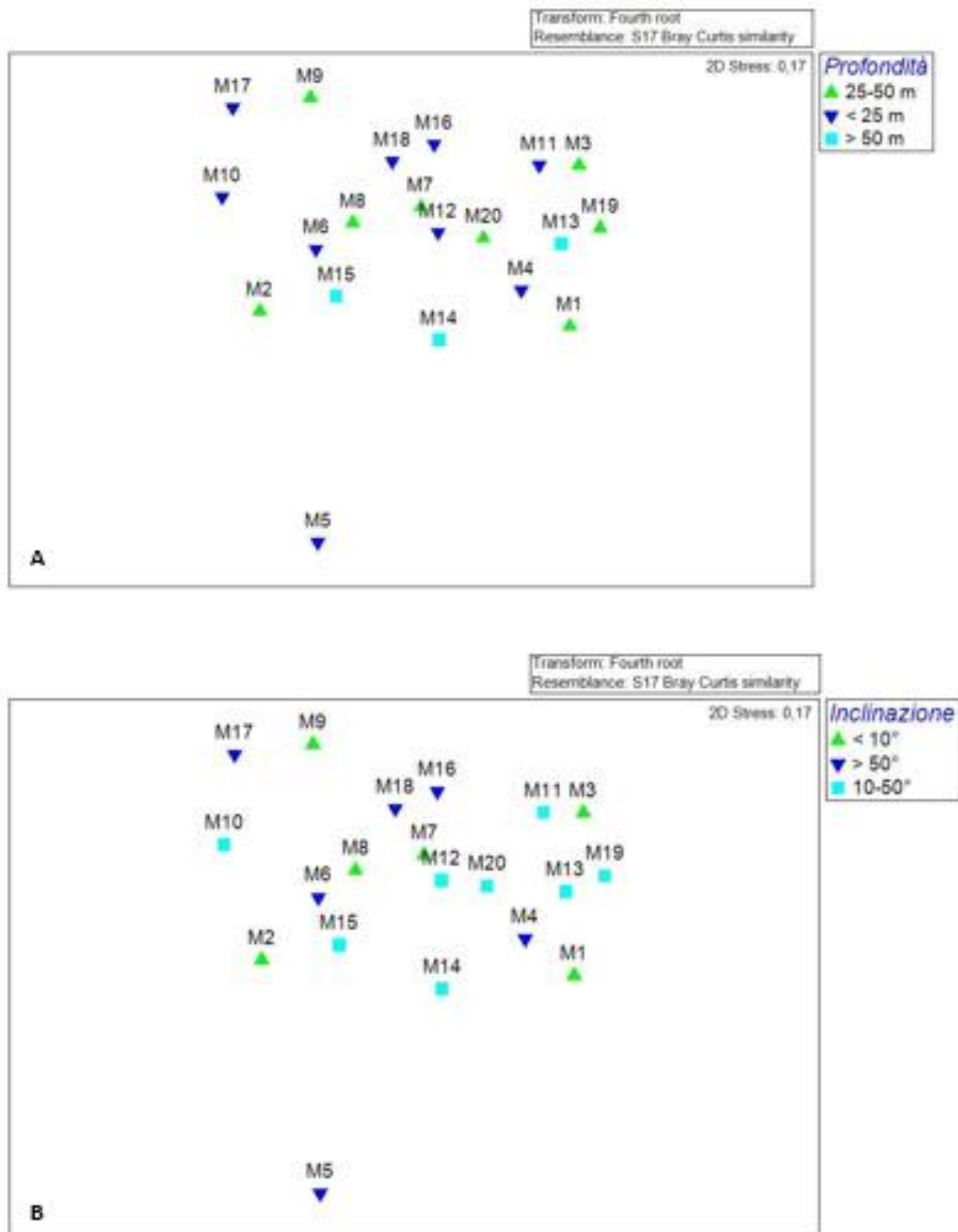


Figura 19 nMDS (Bray Curtis similarity, trasformazione con radice quarta) effettuato sulle abbondanze dei generi dei nematodi di ciascuna stazione in relazione al fattore profondità (A) e inclinazione (B).

4.4. TRATTI MORFO-FUNZIONALI DEI NEMATODI IN RELAZIONE ALL'AMBIENTE SUBTIDALE PROFONDO

Dall'analisi dei tratti morfo-funzionali dei generi dei Nematodi è emerso che la morfologia cuticolare più diffusa appartiene alla categoria delle cuticole punteggiate/annulate con o senza differenziazione laterale, che infatti caratterizza l'80% della comunità. Nell'8% dei nematodi si rinvenivano cuticole lisce, ed il restante 12% presenta cuticole con batteri, con ampie annulazioni e creste verticali, punteggiate o annulate con creste verticali e con desmi, presenti rispettivamente per il 4%, 3%, 3% e 2% (Fig. 20).

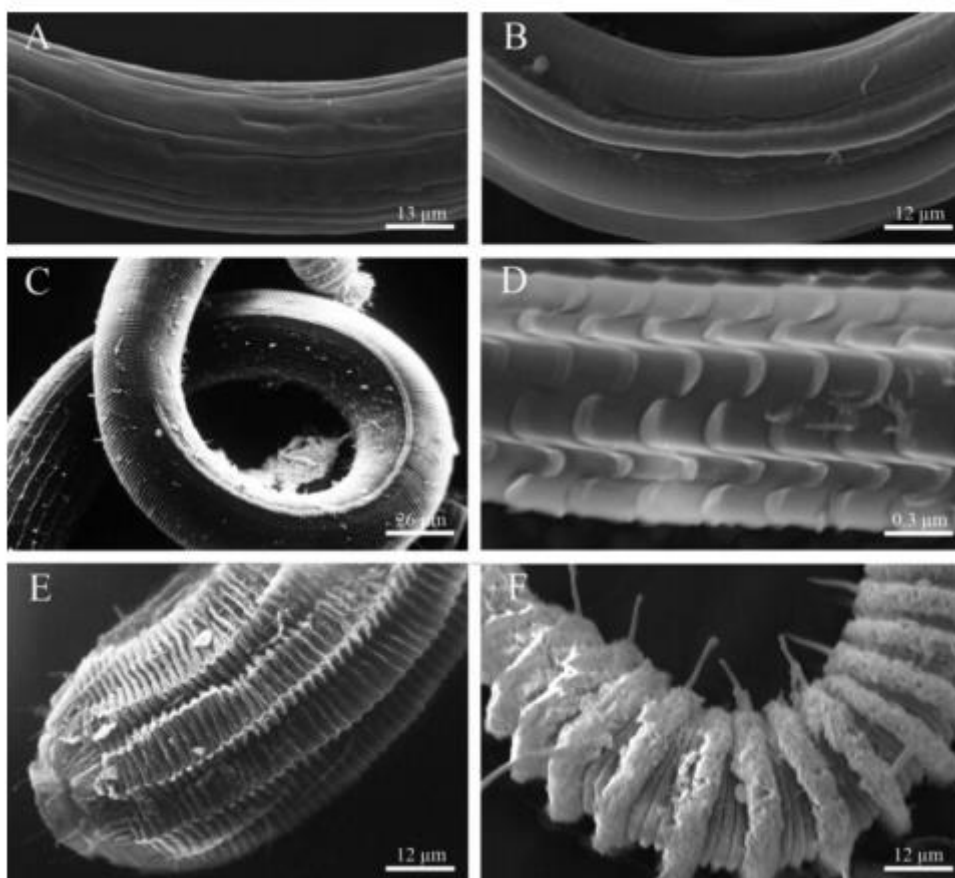


Figura 20. Esempi di morfologie cuticolari di nematodi: A) Cuticola liscia (fam. Oxystominidae), B,C) Cuticola annulata (fam. Leptolaimidae e Desmodoridae), D,E) Cuticola con ampie annulazioni e creste verticali (fam. Ceramonematidae e Selachinematidae), F) Cuticola con desmi (fam. Desmoscolecidae) (S.E.M.) (Cesaroni et al., 2017).

Anche il tipo di anfidio presente ha mostrato una distribuzione molto varia. La forma più diffusa negli esemplari esaminati è quella a *loop* (circa 42%), seguita dalla morfologia spirale (circa 21%), da quella circolare (16%) e quella a fessura (11%). Le morfologie di anfidio indistinto e a tasca sono risultate equamente distribuite nella

popolazione per il 4% ciascuna. Le morfologie a vescica e a fessura longitudinale sono apparse meno diffuse, 2% e 1% rispettivamente (Fig. 21).

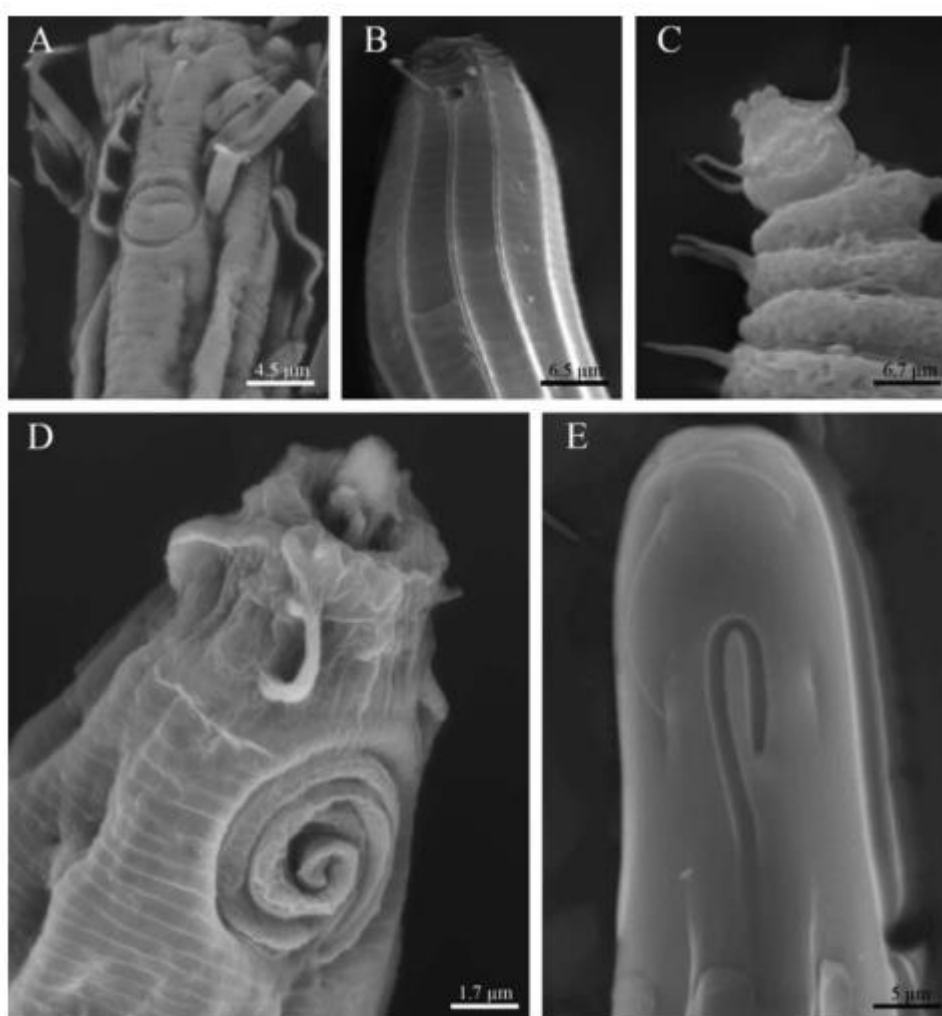


Figura 21. Esempi di tipologie di anfidio: A-B) Anfidio circolare (fam. Xyalidae e Monoposthiidae), C) anfidio vescicolare (fam. Desmoscoleidae), D) anfidio spiralato (fam. Comesomatidae), E) anfidio a loop Ceramonematidae) (S.E.M.) (Cesaroni et al., 2017).

L'analisi in base ai gruppi trofici ha evidenziato che la comunità era costituita prevalentemente da individui della categoria 2A (pascolatori), con il 54%. seguiti dai depositori selettivi (gruppo trofico 1A) con il 22%; meno numerosi sono risultati i predatori onnivori (2B), con il 14%, ed i depositori non selettivi (1B), con l'11%.

Per quanto riguarda la strategia di vita è emerso che il 57% della comunità apparteneva alla classe c-p 3, il 22% a c-p 2, il 20% a c-p 4 mentre le categorie c-p 5 e c-p 1 sono risultate molto meno presenti, con valori di 0,2% e 0,1% rispettivamente (Tab. 9, vedi Appendice).

Il *test* di Kruskal-Wallis non ha documentato significative differenze tra atolli per nessuno dei tratti morfo-funzionali analizzati. Invece, per quanto concerne l'habitat, sono risultati significativamente differenti i seguenti caratteri: gruppo trofico 1A

($p < 0,05$), gruppo trofico 2B ($p < 0,01$), cuticola con desmi ($p < 0,05$), cuticola con annulazione e batteri ($p < 0,05$), cuticola punteggiata o annulata con o senza differenziazione laterale ($p < 0,01$), anfidio a tasca ($p < 0,001$), anfidio a vescica ($p < 0,01$), coda conico-cilindrica ($p < 0,05$), coda corta ($p < 0,001$), classe c-p 3 ($p < 0,05$), classe c-p 4 ($p < 0,01$).

Lo stesso *test* Kruskal-Wallis applicato per verificare possibili differenze tra le profondità ha rivelato significative differenze solo tra cuticole con ampie annulazioni e creste verticali ($p < 0,01$), anfidio a tasca ($p < 0,001$), coda conica ($p < 0,05$), coda conica-cilindrica ($p < 0,05$), coda corta ($p < 0,001$), coda filiforme ($p < 0,05$) ed infine classe c-p 5 ($p < 0,001$).

I tratti morfo-funzionali che sono risultati significativamente differenti tra comunità di siti con diversa inclinazione erano: cuticola con punteggiatura o annulazione con strutture longitudinali ($p < 0,01$), cuticola con ampia annulazione e creste verticali ($p < 0,001$), anfidio a tasca ($p < 0,01$), coda coniche ($p < 0,05$), coda conica-cilindrica ($p < 0,05$), coda corta ($p < 0,01$), coda filiforme ($p < 0,05$) e classe C-p 3 ($p < 0,05$).

L'ANOSIM effettuata sui tratti morfo-funzionali non ha evidenziato significative variazioni dei tratti in rapporto ai fattori atollo, inclinazione e profondità, mentre sono state riscontrate significative differenze in relazione all'habitat. Il gruppo trofico e la classe c-p sono risultati significativamente diversi, soprattutto nel confronto tra *reef* interno ed esterno ($R = 0,12$; $p < 0,001$). Significative, seppur lievi, differenze sono state rilevate anche per i tratti coda ($R = 0,07$; $p < 0,05$), anfidio ($R = 0,08$; $p < 0,05$) e cuticola ($R = 0,07$; $p < 0,05$).

Quando tutti i tratti morfo-funzionali sono stati considerati contemporaneamente (BTA), questi sono risultati significativamente diversi solo tra i due habitat ($R = 0,14$; $p < 0,001$), mentre tutti gli altri fattori non hanno mostrato significative variazioni (Tab. 10, vedi Appendice).

5. DISCUSSIONE

Nello studio effettuato sono stati riscontrati ben 24 major *taxa*: questo dato di ricchezza è superiore al più alto rinvenuto fino ad oggi per la meiofauna tropicale (23 *taxa*) riportato da De Troch et al. (2008) in Kenya (Oceano Indiano). Questo risultato svela l'elevata diversità della comunità meiobentonica dei versanti interni ed esterni delle scogliere coralline maldiviane.

L'elevata biodiversità di questi ambienti subtidali profondi è emersa anche quando è stata confrontata sia con ambienti poco profondi come quelli delle piattaforme di retro-scogliera che con ambienti di laguna interna. Infatti, Semprucci et al. (2010, 2011) hanno documentato un numero complessivo di 20 e 17 *taxa* nelle piattaforme di retro-scogliera degli Atolli Malé e Ari, rispettivamente; mentre nei fondali delle lagune interne è stato riscontrato un numero complessivo di 15 *taxa* a Malé Sud (Semprucci et al., 2013b) e di 13 *taxa* nella laguna interna dell'atollo Suvadiva (Semprucci et al., 2014a).

L'intera comunità è stata analizzata da un punto di vista statistico in relazione a diversi fattori, quali la posizione geografica (atollo), l'habitat (*reef* interno o esterno), la profondità e l'inclinazione del versante del *reef*.

Le comunità meiobentoniche dei diversi atolli non presentano significative differenze, né in termini di struttura di comunità né in termini di diversità. Ciò conferma i risultati ottenuti da studi precedentemente condotti alle Maldive e riguardanti le comunità di meiofauna delle piattaforme di retro-scogliera. Infatti, anche in questo caso era stata riscontrata una significativa differenza a piccola scala (metri) ma non a grande scala (Kilometri). Ciò sarebbe da imputarsi alla maggiore competizione per la risorsa trofica o ad una maggior pressione predatoria a piccola scala (Semprucci et al., 2010a).

A conferma di queste osservazioni, questo trend è stato riscontrato anche in scogliere coralline dell'Oceano Pacifico, in cui sono stati indagati organismi sia animali che vegetali con dimensioni superiori a 2 mm (Schlacher et al., 1998).

Differenze significative tra le comunità sono state riscontrate invece nella comparazione tra le due tipologie di habitat considerate: *reef* interni e *reef* esterni. Ciò può essere determinato da differenti condizioni idrodinamiche che subendo una maggiore dissipazione attraverso il fronte del *reef* può determinare la creazione di una diversa zonazione degli habitat nell'ambito dell'ecosistema della barriera corallina (Storr, 1964; Geister, 1977; Chappell, 1980; Grigg, 1998; Sheppard et al., 2005). Generalmente moto ondo e correnti sono maggiori nei *reef* esterni che in quelli interni, anche se la presenza di bordi discontinui degli atolli può favorire la penetrazione del moto ondoso all'interno della laguna senza una significativa dissipazione di energia (Lasagna et al., 2010).

Studi effettuati fino ad oggi nell'arcipelago delle Maldive sulle comunità di coralli sottolineano anch'essi come il fattore habitat (*reef* interno vs esterno) sia quello che primariamente incide sulla distribuzione spaziale e sulla vitalità delle comunità (Jimenez et al., 2012; Nepote et al., 2016) nonché sul loro tasso di reclutamento (Lasagna et al., 2010; Cardini et al., 2012).

In condizioni normali, e soprattutto in ambienti terrestri, le diverse condizioni idrodinamiche sono generalmente riflesse da diverse caratteristiche sedimentologiche dei substrati. Alle Maldive, dove i sedimenti sono di origine carbonatica e non c'è alcun tipo di sedimento di origine terrigena, i parametri granulometrici non sono sempre e inequivocabilmente indicativi dell'intensità delle condizioni idrodinamiche (Semprucci et al., 2010a). Questo potrebbe spiegare la composizione dei sedimenti rilevata in questo studio. Infatti, nei versanti interni, dove generalmente c'è un minore idrodinamismo, sono stati ritrovati invece sedimenti complessivamente più grossolani rispetto ai versanti esterni dove le correnti oceaniche sono presumibilmente più intense.

I *major taxa* che caratterizzavano i versanti esterni erano soprattutto, Thermosbenacea, Nemertea, Platyhelminthes, Polychaeta, Oligochaeta, Tanaidacea e Cumacea.

Molto interessante è apparso il rinvenimento di Thermosbenacea, crostacei che fino a pochi anni fa sembravano essere esclusivi di acque sotterranee, ma che recenti studi hanno evidenziato anche in ambiente marino in associazione con praterie di fanerogame (Hose et al., 2015; Bianchelli et al., 2016). Nel campionamento effettuato in Maldive nel 2013, questo *taxon* è stato rinvenuto nel versante esterno di Kudadigharu Falhu ad una profondità di 20 m (stazione M16).

Per quanto concerne gli altri *taxa* osservati lungo i versanti esterni dei *reef*, Nemertea, Platyhelminthes, Polychaeta, Oligochaeta, Tanaidacea e Cumacea, si tratta di gruppi precedentemente rinvenuti in associazione con sedimenti sabbiosi (Frontalini et al., 2014). I versanti interni dei *reef* erano caratterizzati invece da una preponderanza di Copepoda e Nematoda, che sono notoriamente le due componenti principali della meiofauna in termini di abbondanza (si veda Giere, 2009).

I Nematoda sono di solito dominanti in sedimenti fini, con alte percentuali di limo e argilla, mentre i Copepoda lo sono nei sedimenti grossolani, e soprattutto in sedimenti carbonatici come quelli oggetto di questo studio (Sandulli et al., 2014; Semprucci et al., 2014a,b). La maggiore ricchezza dei Copepoda nella parte interna della scogliera potrebbe essere correlata anche ad una maggiore disponibilità in questo habitat di diatomee, che rappresentano un'importante risorsa trofica per i Copepoda Harpacticoida (Murrell & Fleeger 1989; De Troch et al., 2006; Armenteros et al., 2009). Tra gli altri gruppi abbondanti nei *reef* interni vi erano anche Priapulida, Kinorhyncha, Gastrotricha e Rotifera, tipici di ambienti interstiziali con

granulometrie medio-grossolane (Todaro & Shirley, 2003; Raes & Vanreusel 2005; McLachlan & Defeo, 2017).

Degno di nota è il ritrovamento di due non comuni *taxa* della meiofauna: i Syncarida e i Chaetognatha. La presenza dei Syncarida in ambienti marini è stata riportata solo recentemente: in passato questo gruppo era considerato esclusivo di habitat salmastri o acque sotterranee, ma sempre più frequentemente ne viene registrata la presenza in ambiente marino (si veda per esempio Camacho, 2003; De Troch et al., 2008). Diversa è la situazione del *taxon* Chaetognatha, che è stato considerato appartenente al meiobenthos solo recentemente quando Casanova e Perez, (2000) e Kapp e Giere (2005) trovarono rispettivamente le specie *Spadella boucheri* (sabbie coralligene, Okinawa, Giappone) e *S. interstitialis* (sabbie grossolane di natura silicea, Isola d'Elba, Italia). Questi nuovi rilevamenti mettono in evidenza quanto ancora poco si sappia della reale distribuzione di molti *taxa* meiobentonici e della loro effettiva presenza esclusiva in habitat specifici, e rimarcano quindi quanto siano ancora necessari studi estesi non solo ad un più ampio areale geografico, ma anche ad ambienti non ancora esplorati.

Il fattore profondità sembra influenzare in modo significativo solo la struttura della comunità meiobentonica, ma non la sua densità o diversità (Indice di Shannon-Wiener e Pielou). Inoltre, l'aumento dell'abbondanza della meiofauna totale, osservato lungo il gradiente di profondità da Albertelli et al. (1999) e Semprucci et al. (2015b) qui non è stato registrato. Di conseguenza, la struttura di comunità sembra essere la più sensibile nel rilevare i gradienti di profondità.

Nello specifico le differenze riscontrate in termini di struttura di comunità erano principalmente associate alla profondità 25-50 m che corrispondeva anche all'inclinazione di 10°. Infatti, va specificato che i *reef* esterni mostravano sempre un più alto grado di inclinazione anche alle maggiori profondità mentre l'inclinazione di 10° è stata rinvenuta solo nei *reef* interni.

Per quanto riguarda la composizione della fauna Nematoda sono stati riscontrati 174 generi appartenenti a 37 famiglie. Tali valori sono superiori a quelli riscontrati in studi precedenti condotti alle Maldive, sia in ambienti di retro-scogliera (123 generi e 24 famiglie in Semprucci et al., 2010a; 84 generi e 28 famiglie in Semprucci et al., 2011) sia in ambienti subtidali profondi (86 generi e 27 famiglie in Semprucci et al., 2013c; 64 generi e 22 famiglie in Semprucci et al., 2015b).

La ricchezza della nematofauna appare più elevata anche di quanto riportato da Raes and Vanreusel (2006) (136 generi e 18 famiglie) e da Raes et al. (2007) (149 generi e 35 famiglie).

Le famiglie Desmodoridae, Chromadoridae e Xyalidae sono risultate quelle più ricche di generi ed anche le più abbondanti nei campioni studiati. Gli esemplari di queste famiglie erano stati già ampiamente documentati come tipici componenti della nematofauna delle Maldive, sia in ambiente subtidale poco profondo (piattaforme di

retro-scogliera) che nei fondali più profondi delle lagune interne (Semprucci et al. 2010b, 2011, 2013c, 2015). Le famiglie Desmodoridae e Chromadoridae sono infatti tipiche di sedimenti medio-grossolani (Grelet, 1984; Boucher e Gourbault 1990; Renaud-Mornant, 1990; Tietjen, 1991; Boucher, 1997; Ndaro & Ólafsson, 1999; Kotta & Boucher, 2001) ed anche delle zone definite da Raes et al (2007) come aree di degradazione dei coralli. La famiglia Xyalidae, invece, seppure spesso correlata a sedimenti fini, comprende alcuni generi che risultano legati a sedimenti dalla granulometria estremamente eterogenea (Heip et al., 1985; Semprucci 2013).

Quando è stata analizzata statisticamente la struttura di comunità della nematofauna, è emerso chiaramente che essa seguiva lo stesso *pattern* documentato dalla struttura di comunità della meiofauna totale. Tuttavia il livello di significatività delle differenze tra le diverse comunità di nematodi in relazione ai fattori di analisi considerati è risultato più elevato di quanto rilevato per la comunità meiobentonica complessiva.

Il fattore che più ha contribuito a queste differenze è stato l'habitat: infatti si nota una preponderanza di famiglie quali Desmodoridae, Oncholaimidae, Linhomoidae nella parte interna del *reef* e di Draconematidae e Desmoscolecidae nella parte esterna del *reef*.

I Draconematidae in particolare sono una famiglia tipicamente epifaunale (Raes & Vanreusel, 2006; Raes et al., 2008), che vive sulla superficie di frammenti di coralli, un microhabitat meno protetto da correnti e moto ondoso rispetto a quello più superficiale in cui vivono le specie tipicamente infaunali. Spesso associati ai Draconematidae sono gli Epsilonematidae, che hanno caratteristiche ecologiche e morfologiche simili e che sono stati rinvenuti soprattutto a profondità minori. I nematodi di questa famiglia hanno un corpo di piccole dimensioni, spesso tozzo, che ha una cuticola esterna particolarmente ornamentata e che quindi conferisce una notevole resistenza. Draconematidae e Epsilonematidae sono anche dotati di setole ambulacrali nella parte ventrale del corpo che permettono di ancorarsi durante la locomozione a compasso (Netto et al. 1999a; Vanaverbeke et al. 2004; Raes e Vanreusel 2006; Raes et al. 2007; Semprucci et al. 2011).

L'altra famiglia che nel nostro studio è risultata discriminante non solo per le scarpate esterne dei *reef*, ma anche per le profondità più elevate è quella dei Desmoscolecidae definita in letteratura come un *sediment-dwelling taxon* (organismi in grado di penetrare negli strati più profondi). La famiglia Desmoscolecidae può essere dominante nei sedimenti fini di mare profondo (Vanreusel et al. 2010), ma può anche essere un gruppo importante nei sedimenti coralligeni (Semprucci et al., 2013c). Infatti, Raes e Vanreusel (2006) hanno documentato la loro presenza in questo tipo di sedimenti e in frammenti di coralli e spugne. Il ritrovamento di questo *taxon*, in entrambe le sopracitate tipologie di micro-habitat, ha portato alcuni autori a sviluppare l'ipotesi secondo la quale i coralli e i frammenti di spugne possano agire

come una trappola per sedimenti di granulometria più fine. Questi ultimi sarebbero i substrati a cui realmente si associano i Desmoscolecidae, spingendo gli autori a parlare di un “*sediment-dwelling background community*” in cui potrebbero rientrare non solo esponenti di questa famiglia, ma anche delle famiglie Selachinematidae, Chromadoridae, e Molgolaimidae.

I risultati dell’analisi multivariata evidenziano che anche la profondità ha un effetto nello strutturare la comunità di nematodi. Come sopra citato è in particolare, la famiglia dei Desmoscolecidae che è risultata più abbondante soprattutto a profondità maggiori di 50 m; infatti questo gruppo è tipico delle piane abissali e delle scarpate continentali (Soetaert, 1989; Soetaert and Heip 1995; Vanaverbeke et al., 1997; Vanhove et al., 2004; Nanajkar et al., 2011). Anche la famiglia Ceramonematidae era più rappresentata nei sedimenti raccolti da noi a maggiori profondità. Questo gruppo è spesso associato a sedimenti ghiaiosi dei *seamounts*, che sembrano favorire cuticole con ornamentazioni molto grossolane e ampie (Vanreusel et al., 2010).

L’inclinazione del versante del *reef*, sembra avere per i nematodi, come per la meiofauna generale, una rilevanza secondaria rispetto al gradiente di profondità o all’habitat. Infatti, alcune inclinazioni, in particolare quelle inferiori ai 10°, sono esclusivamente associate a profondità comprese tra 25 e 50 m, quindi le differenze riscontrate potrebbero essere in realtà frutto di un’influenza della profondità.

Alcuni tratti morfologici e funzionali dei Nematodi sono correlati ad importanti funzioni ecologiche. Tuttavia le relazioni tra le caratteristiche ambientali e la composizione delle comunità dei nematodi marini sono state generalmente discusse sulla base della presenza ed abbondanza di specifiche famiglie o generi, ma pochi autori hanno finora usato i tratti morfo-funzionali per spiegare le relazioni che legano i nematodi ai diversi habitat.

In questo studio sono stati considerati cinque tratti morfo-funzionali: morfologia della cuticola, forma della coda e dell’anfidio, struttura della cavità boccale e stile di vita.

La morfologia della cuticola e dell’anfidio sono state considerate solo in uno studio degli anni cinquanta (Wieser, 1959) ed in uno recentemente pubblicato da Semprucci et al. (2018a), mentre gli altri caratteri sono ampiamente utilizzati negli studi di ecologia marina (si veda Schratzberger et al., 2007 per una review).

La presenza significativa, nei *reef* esterni, di nematodi con cuticola munita di desmi è da mettere in relazione, come già evidenziato, all’abbondanza dei rappresentanti della famiglia Desmoscolecidae, che è tipica non solo di scarpate continentali (Soetaert 1989; Soetaert & Heip 1995; Vanaverbeke et al. 1997; Vanhove et al. 2004; Nanajkar et al. 2011), ma anche di sedimenti caratterizzati da un alto livello di eterogeneità come i substrati dei *reef* esterni (Raes & Vanreusel 2006).

Nei versanti interni dei *reef* è risultata invece maggiormente abbondante la cuticola rivestita da batteri, tipica dei membri della sottofamiglia Stilbonematinae (fam. Desmodoridae). Gli Stilbonematinae penetrano negli stati più profondi e anossici dei

sedimenti grazie alla relazione simbiotica con i batteri che rivestono la loro cuticola e che attuano un metabolismo anaerobio (sfruttando il solfuro presente) (Hentschel et al., 1999; Ott et al., 2004; Semprucci et al., 2018a). Alle Maldive e in generale in ambienti tropicali e subtropicali sono stati frequentemente riscontrati in sedimenti coralligeni (Gerlach 1963a,b; Boucher 1997; Riemann et al. 2003; Raes et al. 2007), che nonostante la loro granulometria medio-grossolana sono spesso stati associati ad un ricco *thiobios* (Riemann et al., 2003; Giere, 2009). E' stato inoltre rilevato che questa famiglia appare associata a un basso livello di *stress* idrodinamico (Tchesunov et al., 2012; Semprucci et al., 2011, 2018), che giustificherebbe la sua maggior presenza nei sedimenti delle scarpate interne probabilmente caratterizzate da correnti a bassa energia.

La profondità è un parametro che sembra incidere sulla minore o maggiore presenza di nematodi con una particolare morfologia cuticolare. Nello specifico, nematodi caratterizzati da marcate annulazioni e strutture longitudinali, tipica dei Ceramonematidae sono risultati più abbondanti all'aumentare della profondità.

Questa morfologia cuticolare è risultata significativamente più abbondante con l'aumento della profondità in accordo con trend sopra riportati per i Ceramonematidae. In letteratura questo tipo di cuticola è tipicamente riportata come adattamento a sedimenti esposti ed idrodinamicamente attivi, ma recenti indagini effettuate sui tratti morfo-funzionali della nematofauna delle piattaforme di retro-scogliera hanno evidenziato come questa tipologia di cuticola sia in realtà abbastanza versatile e possa conferire non solo resistenza, ma anche flessibilità al corpo dei nematodi per meglio muoversi in ambienti interstiziali (Semprucci et al., 2018a).

La grande varietà delle forme di anfidio osservate nei nematodi studiati conferma la notevole varietà di nicchie ecologiche presenti nelle sabbie medio-grossolane, ciò è in linea con la diversità tassonomica della comunità (Semprucci et al., 2018a).

Tra le tipologie di anfidi rilevati nell'area di studio, una che appariva significativa per discriminare l'habitat del *reef* esterno era l'anfidio a vescica che è tipico dei membri della famiglia Desmoscolecidae. Un altro degli anfidi risultati significativamente più abbondanti è quello con una morfologia a tasca, che è stato osservato nei nematodi rinvenuti lungo i *reef* interni e soprattutto a profondità intermedie (25-50 m). Non ci sono dati in letteratura in relazione a questa tipologia di anfidio e al suo legame con variabili ambientali, ma è possibile che anche questo anfidio, complessivamente poco sviluppato, sia da mettere in relazione alla minore azione delle correnti degli ambienti interni.

Il confronto tra comunità di nematodi di habitat diversi, effettuato sulla base di singoli tratti morfo-funzionali, ha mostrato una significativa differenza per quanto riguarda i gruppi trofici.

In particolare, i gruppi trofici 1A (deposivori selettivi) e 2B (predatori/onnivori) sono risultati quelli statisticamente significativi solo nel confronto tra gli habitat. La

preponderanza del gruppo trofico 1A nei *reef* esterni è da riferirsi alla presenza delle famiglie Draconematidae, Epsilonematidae, Desmocelecidae e Ceramonematidae, che erano tutte più abbondanti in questi versanti. Nonostante il gruppo 1A attui un depositivismo selettivo e sia normalmente correlato a sedimenti fini, in ambiente maldiviano è risultato spesso associato a sedimenti medio-grossolani, proprio per l'elevata frequenza di alcune delle sopracitate famiglie (Heip et al., 1985; Alongi, 1986; Ndaro & Ólafsson, 1999; Semprucci et al., 2010a, 2011).

Invece, la maggior abbondanza del gruppo trofico 2B (predatori/onnivori) nei *reef* interni è apparsa in linea con i dati noti per le piattaforme di retro-scogliera, in cui i rappresentanti di questo gruppo trofico erano associati a sabbie medie, probabilmente in relazione ad una maggior disponibilità di cibo rappresentato da un'elevata abbondanza di possibili prede rappresentate da organismi della meiofauna o giovani della macrofauna. A supporto di quest'ultima ipotesi vi sono le maggiori densità di organismi della meiofauna riscontrate nei *reef* interni.

Come documentato in tutte le tipologie di ambienti finora considerati nelle indagini condotte nell'arcipelago delle Maldive, il gruppo 2A (pascolatori) è apparso uniformemente distribuito in questi sedimenti carbonatici, che hanno un notevole livello di produzione primaria e una grande abbondanza di diatomee o *biofilm* algali, due importanti tipi di risorse trofiche per questo gruppo (Boucher 1997; Raes et al. 2007). La notevole presenza dei pascolatori nei *reef* interni va a sostenere le osservazioni sulle comunità della meiofauna generale, che riportano per questo habitat una maggiore abbondanza di copepodi, per i quali è noto uno regime trofico comparabile a quello dei nematodi del gruppo trofico 2A.

La forma della coda conica-cilindrica è risultata significativamente associata ai *reef* esterni che risultavano avere una maggior, seppur lieve, quantità di pelite. La correlazione di nematodi con coda conico-cilindrica e conica è stata documentata anche nelle piattaforme di retro-scogliera delle Maldive (Semprucci et al., 2018a), ed anche in dati relativi ad una baia del Mare dei Caraibi (Armenteros et al., 2009) ed nel mare del Nord (Schratzberger et al., 2007). Le code allungate sono state rilevate maggiormente nei *reef* interni e confermano come rilevato in Semprucci et al. (2018) che non c'è un legame con la frazione fine dei sedimenti soprattutto nei sedimenti maldiviani.

Per quanto riguarda le strategie di vita l'analisi statistica rivela una significativa associazione dei c-p 3 nel *reef* interno e di c-p 4 con il *reef* esterno. La significatività dei c-p 4 a nei *reef* esterni registrata in questo studio è in accordo con quanto riportato da Semprucci et al. (2018a) e conferma che i c-p non sono adatti a rilevare un disturbo fisico in quanto gli individui a strategia k (sensibili) aumentano significativamente nel *reef* esterno dove lo *stress* idrodinamico è maggiore. Questo contrasta con il modello di Bongers's secondo il quale le specie tolleranti dovrebbero aumentare anche in relazione al disturbo fisico (Bongers et al., 1991). Questo opposto andamento, come è stato rilevato anche in precedenza, è dovuta alle famiglie dei

Draconematidae, Epsilonmatidae e Desmoscolecidae che sono tutti c-p 4 di cui è nota la sensibilità a diverse tipologie di *stress* antropico (Semprucci et al., 2015b) ma, specialmente i primi due, risultano avere una forte tolleranza al disturbo idrodinamico.

Anche quando i tratti morfo-funzionali sono stati analizzati con l'analisi multivariata è stata confermata l'influenza primaria del fattore habitat non solo in termini di struttura di comunità, ma anche in termini di adattamenti.

E' inoltre evidente quanto ricchi e biodiversificati siano entrambi questi habitat perché, se i *reef* esterni mostravano una più elevata biodiversità per ciò che concerne la meiofauna generale, i *reef* interni si sono rivelati particolarmente ricchi per ciò che concerne la nematofauna. Sono quindi certamente habitat di grande rilevanza naturalistica e da monitorare per valutare i loro cambiamenti temporali anche perché gli effetti di possibili interazioni tra fattori naturali e antropogenici sono ancora poco conosciuti non solo per ciò che concerne i coralli, ma anche le comunità meiobentoboniche (Nepote et al. 2016; Semprucci et al., 2018a).

6. CONCLUSIONI

Il livello di ricchezza tassonomica rilevato in questo studio è uno dei più alti riscontrato fino ad oggi per la meiofauna tropicale ed appare elevato anche quando confrontato con dati precedentemente registrati alle Maldive.

L'analisi statistica delle densità ha messo in luce come l'esposizione sia il fattore ambientale che influenza maggiormente la meiofauna perché condiziona sia la sua struttura di comunità che la sua diversità

Ciò è legato al diverso effetto del moto ondoso e delle correnti tra i due fronti del *reef* che appare essere determinante anche per la distribuzione spaziale, la vitalità e il tasso di reclutamento delle comunità coralline. Tra i *taxa* meiobentonici trovati in questo studio è apparso di notevole importanza il rilevamento di gruppi come i Thermosbenacea e i Syncarida che, fino a non molto tempo fa, sono stati considerati gruppi esclusivi di acque sotterranee o salmastre. Questi nuovi ritrovamenti mettono in evidenza quanto ancora poco si sappia della reale distribuzione di molti gruppi appartenenti alla meiofauna e della loro ecologia e rimarkano quindi quanto siano fondamentali studi in ambienti ancora inesplorati.

Anche la nematofauna è apparsa particolarmente ricca in termini di numeri di generi, sia quando confrontata con gli studi precedentemente effettuati alle Maldive che con investigazioni effettuate in altre aree geografiche.

Le famiglie preponderanti, sia in termini di numeri di generi che di abbondanza, sono Desmodoridae, Chromadoridae e Xyalidae che sono componenti tipici della nematofauna delle Maldive, sia in ambiente subtidale poco profondo (piattaforme di retro-scogliera) che nei fondali più profondi delle lagune interne.

Dall'analisi statistica della comunità della nematofauna e dei suoi tratti morfo-funzionali, è emerso chiaramente che essi sono, come la meiofauna totale, maggiormente influenzati dal fattore habitat. Tra le famiglie di nematodi che caratterizzano i *reef* interni vi sono gli Oncholaimidae e Linhomoidae che sono spesso associati ad un livello di energia moderato mentre, in quelli esterni, sono presenti le famiglie dei Draconematidae e Desmoscolecidae che sono tipiche di ambienti ad elevata energia e maggiori profondità.

L'analisi uni- e multivariata ci ha permesso di rilevare interessanti relazioni tra i tratti morfo-funzionali e alcune caratteristiche ambientali anche e soprattutto per tratti come anfi e cuticole di cui in letteratura non sono presenti informazioni.

L'ambiente subtidale delle Maldive appare, data la sua elevata ricchezza e biodiversità, quindi di grande rilevanza naturalistica e proprio per questo merita di essere monitorato per valutare possibili cambiamenti delle comunità non solo per effetto di fattori naturali ma anche antropogenici.

7. BIBLIOGRAFIA

- Albertelli, G., Covazzi-Harriague, A., Danovaro, R., Fabiano, M., Frascchetti, S., Pusceddu, A. (1999). Differential responses of bacteria, meiofauna and macrofauna in a shelf area (Ligurian Sea, NW Mediterranean): role of food availability. *Journal of Sea Research*, 42:11-26.
- Alongi, D.M. (1986). Population structure and trophic composition of the free-living nematodes inhabiting carbonate sands of Davies Reef, Great Barrier Reef, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 37:609-619.
- Appeltans, W., Ahyong, S. T., Anderson, G., Angel, M. V., Artois, T., Bailly, N., ... & Błazewicz-Paszkowycz, M. (2012). The magnitude of global marine species diversity. *Current Biology*, 22: 2189-2202.
- Armenteros, M., Ruiz-Abierno, A., Fernandez-Garcés, R., Pérez-García, J.A., Díaz-Asencio, L., Vincx, M., Decraemer, W. (2009). Biodiversity patterns of free-living marine nematodes in a tropical bay: Cienfuegos, Caribbean Sea. *Estuary Coastal Shelf Science Journal*, 85:179-189.
- Balxter, M.L., De Ley, P., Garey, J.R., Liu, L.X., Scheldeman, P., Vierstraete, A., Vanfleteren, J.R., Mackey, L.Y., Dorris, M., Frisse, L.M., Vida, J.T., Thomas, W.K. (1998). A molecular evolutionary framework for the Phylum Nematoda. *Nature*, 392:71-75.
- Bianchelli, S., Buschi, E., Danovaro, R., Pusceddu, A. (2016). Biodiversity loss and turnover in alternative states in the Mediterranean Sea: a case study on meiofauna. *Scientific Reports*, 6:34544.
- Bongers, T. (1990). The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematodes species composition. *Oecologia*, 83:14-19.
- Bongers, T., Alkemade, R., Yeates, G.W. (1991). Interpretation of disturbance-induced maturity decrease in marine nematode assemblages by means of the maturity index. *Marine Ecology Progress Series*, 76:135-142.
- Bongers, T., Bongers M., (1998). Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology*, 10:239-251.

-
- Boucher, G. (1997). Structure and biodiversity of nematode assemblages in the SW lagoon of New Caledonia. *Coral Reefs*, 16:177-186.
 - Boucher, G., Gourbault, N. (1990). Sublittoral meiofauna and diversity of nematode assemblages off Guadeloupe Islands (French West Indies). *Bulletin of Marine Science*, 47:448-463.
 - Boufahja, F., Semprucci, F., Beyrem, H. (2016). An experimental protocol to select nematode species from an entire community using progressive sedimentary enrichment. *Ecological Indicators*, 60:292–309.
 - Camacho, A.I. (2003). Historical biogeography of *Hexabathynella*, a cosmopolitan genus of groundwater Syncarida (Crustacea, Bathynellacea, Parabathynellidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 78:457-466.
 - Cardini, U., Chiantore, M., Lasagna, R., Morri, C., Bianchi, C. N. (2012). Size-structure patterns of juvenile hard corals in the Maldives. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92:1335-1339.
 - Casanova, J. P., & Perez, Y. (2000). A dwarf *Spadella* (Chaetognatha) from Bora Bay (Miyako Island, Japan). *Cahiers de biologie marine*, 41:137-142.
 - Cesaroni, L., Guidi, L., Balsamo, M., Semprucci, F. (2017). Scanning electron microscopy in the taxonomical study of free-living marine nematodes. *Microscopie*, 28:31-38.
 - Chappell, J. (1980). Coral morphology, diversity and reef growth. *Nature*, 286: 249-252.
 - Ciarapica, G., Passeri, L. (1993). An overview of the Maldivian coral reefs in Felidu and North Male atoll (Indian Ocean): platform drowning by ecological crises. *Facies*, 28: 33-65.
 - Ciarapica, G., Passeri, L. (1995). Maldives, coral mountains. BE-MA, Milano.
 - Clarke, K.R., Gorley, R.N. (2006). PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
 - Cobb, N.A. (1914) Nematodes and their relationships, *USDA Yearb. Agric.* 1914: 457–490.

-
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs-high diversity of trees and corals is maintained only in a non-equilibrium state. *Science*, 199:1302-1310.
 - Coomans, A. (2002). Present status and future of nematode systematics. *Nematology*, 4:573-582.
 - Coull, B.C., Bell, S.S. (1979). Perspectives of marine meiofaunal ecology. In: Livingston, R. J. (Ed.). *Ecological processes in coastal and marine systems*. Springer, Boston, MA, pp. 189-216.
 - Coull, B.C. (1999). Role of meiofauna in estuarine soft bottom habitats. *Austral Ecology*, 2:327-343.
 - Danovaro, R., Bianchelli, S., Gambi, C., Mea, M., Zeppilli, D. (2009a). α -, β -, γ -, δ - and ϵ -diversity of deep-sea nematodes in canyons and open slopes of Northeast Atlantic and Mediterranean margins. *Marine Ecology Progress Series*, 396:197-209.
 - Danovaro, R., Della Croce, N., Eleftheriou, A., Fabiano, M., Papadopoulou, N., Smith, C., Tselepidis, A. (1995). Meiofauna of the deep Eastern Mediterranean Sea: distribution and abundance in relation to bacterial biomass, organic matter composition and other environmental factors. *Progress in Oceanography*, 36:329-341.
 - Danovaro, R., Dell'Anno, A., Martorano, D., Parodi, P., Marrale, N.D., Fabiano, M. (1999). Seasonal variation in the biochemical composition of deep-sea nematodes: bioenergetic and methodological considerations. *Marine Ecology Progress Series*, 179:273-283.
 - Danovaro, R., Gambi, C., Dell'Anno, A., Corinaldesi, C., Fraschetti, S., Vanreusel, A., Vincx, M., Gooday, A.J. (2008). Exponential decline of deep-sea ecosystem functioning linked to benthic biodiversity loss. *Current Biology*, 18:1-8.
 - Danovaro R., Gambi C., Mirto S., Sandulli R., Ceccherelli V.U. (2003). Meiofauna un manuale di metodologie di campionamento e studio del bentos marino mediterraneo. *Biologia Marina Mediterranea*, 10: 61-108.

-
- Danovaro, R., Tselepides, A., Otegui, A., Della Croce, N. (2000). Dynamics of meiofaunal assemblages on the continental shelf and deep-sea sediments of the Cretan Sea (NE Mediterranean): relationships with seasonal changes in food supply. *Progress in Oceanography*, 46:367-400.
 - Decho, A.W., Fleeger, J.W. (1988). Microscale dispersion of meiobenthic copepods in response to food-resource patchiness. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 118:229-243.
 - Decraemer W., Rho H.S. (2014). Order Desmoscolecida. In Schmidt-Rhaesa (Ed). *Handbook of Zoology*, vol 2 Nematoda. De Gruyter, Berlin, pp. 351-373.
 - Decramer, W., Coomans, A., Baldwin, J. (2014). Morphology of nematode. In: Schmidt-Rhaesa (Ed.), *Handbook of Zoology, Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera*. De Gruyter, Berlin, pp. 1-51.
 - Deprez, T., Vanden Berghe, E., Vincx, M. (2004). NeMys: a multidisciplinary biological information system. In: Vanden Berghe, E., Brown, M., Costello, M.J., Heip, C., Levitus, S., Pissierssens, P. (Eds). *Proceedings of "the colour of ocean data" Symposium, Brussels, 25-27th November 2002, IOC Workshop Report 188, UNESCO, Paris, pp. 57-63.*
 - De Troch, M., Houthoofd, L., Chepurnov, V., & Vanreusel, A. (2006). Does sediment grain size affect diatom grazing by harpacticoid copepods? *Marine Environmental Research*, 61: 265-277.
 - De Troch, M., Raes, M., Muthumbi, A., Gheerardyn, H., & Vanreusel, A. (2008). Spatial diversity of nematode and copepod genera of the coral degradation zone along the Kenyan coast, including a test for the use of higher-taxon surrogacy. *African Journal of Marine Science*, 30: 25-33.
 - Dickinson, W.R. (1999). Holocene sea-level record on Funafuti and potential impact of global warming on central Pacific atolls. *Quaternary Research*, 51:124-132.
 - Eckman, J., Thistle, D. (1988). Small-scale spatial pattern in meiobenthos in the San Diego Trough. *Deep Sea Research*, 35:1565-1578.

-
- Fonseca, G., Muthumbi, A., Vanreusel, A. (2007). Species richness of the genus *Molgolaimus* (Nematoda) from local to ocean scale along continental slopes. *Marine Ecology*, 28:446-459.
 - Fonseca, G., Fehrlauer-Ale, K. (2012). Three in one: fixing marine nematodes for ecological, molecular and morphological studies. *Limnology and Oceanography: Methods*, 10:516-523.
 - Frontalini, F., Semprucci, F., du Châtelet, E. A., Francescangeli, F., Margaritelli, G., Rettori, R., Spagnoli, F., Balsamo, M., Coccioni, R. (2014). Biodiversity trends of the meiofaunal and foraminiferal assemblages of Lake Varano (southern Italy). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 127:7-22.
 - Gallucci, F., Moens, T., Fonseca, G. (2009). Small-scale spatial patterns of meiobenthos in the Arctic deep sea. *Marine Biodiversity*, 39:9-25.
 - Gambi, C., Danovaro, R. (2006). A multiple scale analysis of metazoan meiofaunal distribution in the deep Mediterranean Sea. *Deep Sea Research Part I*, 53:1117-1134.
 - Geister, J. (1977). The influence of wave exposure on the ecological zonation of Caribbean coral reefs. *Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium*, 1: 23-29.
 - Gerlach, S., (1963a). Freilebende Meeresnematoden von den Malediven II. *Kieler Meeresforschungen*, 19:67-103.
 - Gerlach, S., (1963b). *Robbea tenax* sp. n., ein merkwürdiger mariner Nematode von den Maldiven. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*. 48:153–158.
 - Gheskiere, T., Hoste, E., Vanaverbeke, J., Vincx, M., Degraer, S. (2004). Horizontal zonation patterns and feeding structure of marine nematode assemblages on a macrotidal, ultra-dissipative sandy beach (De Panne, Belgium). *Journal of Sea Research*, 52:221-226.
 - Giere, O. (2009) *Meiobenthology: the microscopic motile fauna of aquatic sediments*. 2nd edition. Springer-Verlag, Berlin, pp. 1-527.

- Gingold, R., Mundo-Ocampo, M., Holovachov, O., Rocha-Olivares, A. (2010). The role of habitat heterogeneity in structuring the community of intertidal free-living marine nematodes. *Marine Biology*, 157:1741-1753.
- Godfrey, T. (1996). Dive Maldives. A guide to the Maldives Archipelago. Atoll (Ed.). Apollo Bay, Australia, pp. 1-180.
- Grelet, Y. (1984). Peuplements méiobenthiques et structure de la nématofaune du golfe d'Aqaba (Jordanie- mer Rouge). PhD. Thesis, University of Aix-Marseille, France, p140.
- Grigg, R. W. (1998). Holocene coral reef accretion in Hawaii: a function of wave exposure and sea level history. *Coral Reefs*, 17: 263-272.
- Gourbault, N., & Renaud-Mornant, J. (1990). Micro-Meiofaunal Community Structure and Nematode Diversity in a Lagoonal Ecosystem (Fangataufa, Eastern Tuamotu Archipelago). *Marine Ecology*, 11:173-189.
- Guarini, J.M., Blanchard, G.F., Gros, P., Harrison, S.J. (1997). Modelling the mud surface temperature on intertidal flats to investigate the spatio-temporal dynamics of the benthic microalgal photosynthetic capacity. *Marine Ecology Progress Series*, 153:25-36.
- Guerrini, A., Colangelo, M.A., Ceccherelli V.U., Baden S., Pihl L., Stromberg J.O., Svane I., Rosenberg R., Tiselius P. (1998). Recolonization patterns of meiobenthic communities in brackish vegetated and unvegetated habitats after induced hypoxia/anoxia. *Hydrobiologia*, 132:73-87.
- Hayat M.A, (1978). The Ecology of Marine Sediments. An introduction to the Structure and Function of Benthic Communities. Cambridge Studies in Modern Biology, Vol. 2. Cambridge University Press, Cambridge, 185 pp.
- Heip, C., Vincx, M., Vranken, G. (1985). The ecology of marine nematodes. *Oceanography and Marine Biology*, 23:399-489.
- Hentschel, U., Berger, E.C., Bright, M., Felbeck, H., Ott, J.A., 1999. Metabolism of nitrogen and sulphur in ectosymbiotic bacteria of marine nematodes (Nematoda, Stilbonematinae). *Marine Ecology Progress Series*, 183:149–158.

-
- Higgins, R.P., Thiel H., (1988). Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 1-488.
 - Hodda, M. (1990). Variation in estuarine littoral nematode populations over three spatial scales. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 30: 325-340.
 - Hogue, E.W. (1982). Sediment disturbance and the spatial distributions of shallow water meiobenthic nematodes on the open Oregon coast. *Journal of Marine Research*, 40:551-573.
 - Hose, G.C., Sreekanth, J., Barron, O., Pollino, C. (2015). Stygofauna in Australian groundwater systems: extent of knowledge. CSIRO, Australia, pp. 1-71.
 - Hugot J.P., Baujard P., Morand S. (2001). Biodiversity in helminths and nematodes as a field of study: an overview. *Nematology*, 3:199-208.
 - Hurlbert, S.H. (1971). The non concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52:577-586.
 - Iken, K., Brey, T., Wand, U., Voigt, J., Junghans, P. (2001). Food web structure of the benthic community at the Porcupine Abyssal Plain (NE Atlantic): a stable isotope analysis. *Progress in Oceanography*, 50:383-405.
 - Jensen, P. (1987a). Feeding ecology of free-living aquatic nematodes. *Marine Ecology Progress Series*, 35:187-196.
 - Jensen, P. (1987b). Differences in microhabitat, abundance, biomass and body size between oxybiotic and thiobiotic freeliving marine nematodes. *Oecologia*, 71:1432-1939.
 - Jimenez, H., Bigot, L., Bourmaud, C., Chabanet, P., Gravier-Bonnet, N., Hamel, M.A., Rilwan, Y. (2012). Multi-taxa coral reef community structure in relation to habitats in the Baa Atoll Man and Biosphere UNESCO Reserve (Maldives), and implications for its conservation. *Journal of Sea Research*, 72: 77-86.
 - Kapp, H., Giere, O. (2005). *Spadella interstitialis*, a meiobenthic Chaetognatha from Mediterranean calcareous sands. *Meiofauna Marina*, 14:109-114.

- Kench, P.S., Brander, R.W., Parnell, K.E., McLean R.F. (2006). Wave energy gradients across a Maldivian atoll: implications for islands geomorphology. *Geomorphology*, 81:1-17.
- Khan, T.M.A., Quadir, D.A., Murty, T.S., Kabir, A., Aktar, F., Sarker, M.A. (2002). Relative sea level changes in Maldives and vulnerability of land due to abnormal coastal inundation: *Marine Geodesy*, 25:133-143.
- Knowlton, N. (2000). Molecular genetic analyses of species boundaries in the sea. *Hydrobiologia*, 420:73-90.
- Kotta, J., Boucher, G. (2001). Interregional variation of free-living nematode assemblages in tropical coral sands. *Cahiers de Biologie Marine*, 42:315-326.
- Krieger, J., Giere, O., Dubilier, N. (2000). Localization of RubisCo and sulfur in endosymbiotic bacteria of the gutless marine oligochoete *Inanidrilus leukodermatus* (Anellida). *Marine Biology*, 137: 239-244.
- Lamshead, P.J.D. (1993). Recent developments in marine benthic biodiversity research. *Oceanis*, 19:5-24.
- Lasagna, R., Albertelli, G., Colantoni, P., Morri, C. Bianchi, C.N. (2010). Ecological stages of Maldivian reefs after the coral mass mortality of 1998. *Facies*, 56:1-11.
- Lee, M., Riveros, M. (2012). Latitudinal trends in the species richness of free-living marine nematode assemblages from exposed sandy beaches along the coast of Chile (18-42° S). *Marine Ecology*, 33:317-325.
- Loizeau, J.L., Arbouille, D., Santiago, S., Vernet, J.P. (1994). Evaluation of a wide range laser diffraction grain size analyser for use with sediments. *Sedimentology*, 41:353-361.
- Maria, T.F., Vanaverbeke, J., Esteves, A.M., De Troch, M., Vanreusel, A. (2012). The importance of biological interactions for vertical distribution of nematodes in a temperate ultra-dissipative sandy beach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 97:114-126.
- McIntyre, A.D., Warwick, R.M. (1984). Meiofauna techniques. In: Holme, N.A. & McIntyre, A.D. (Eds). *Methods for the study of marine benthos. Blackwell Scientific Publications, Oxford*, pp. 217-244.

-
- McLachlan, A., Defeo, O. (2017). The ecology of sandy shores. *Academic Press*, pp. 1-543
 - Moens, T., Vincx, M. (1997). Observation on the feeding ecology of estuarine nematodes. *Journal of the Marine Biological Association UK*, 77:211-227.
 - Munch-Petersen, N.F. (1982). The Maldives. History, Daily Life and Art handicraft. *Bulletin du CEMOCI*, 1(1/2).
 - Munch-Petersen, N.F. (1985). Man and reef in the Maldives. Continuity and change. *Proceedings 5th International Coral Reef Symposia*, (2):254.
 - Murrell, M.C., Fleeger, J.W. (1989). Meiofauna abundance on the Gulf of Mexico continental shelf affected by hypoxia. *Continental Shelf Research*, 9:1049-1062.
 - Nanajkar, M. Ingole, B. Chatteree, T. (2011). Spatial distribution of the nematodes in the subtidal community of the central west coast of India with emphasis on *Tershellia longicaudata* (Nematoda: Linhomoeidae). *Italian Journal of Zoology*, 78: 222-230.
 - Naseer, A., Hatcher, B.G. (2004). Inventory of the Maldives coral reefs using morphometrics generated from Landsat ETM+ imagery. *Coral Reefs*, 23:161-168.
 - -Ndaro, S. G., Olafsson, E. (1999). Soft-bottom fauna with emphasis on nematode assemblage structure in a tropical intertidal lagoon in Zanzibar, eastern Africa: I. Spatial variability. *Hydrobiologia*, 405:133-148.
 - Nepote, E., Bianchi, C.N., Chiantore, M., Morri, C., Montefalcone, M. (2016). *Pattern* and intensity of human impact on coral reefs depend on depth along the reef profile and on the descriptor adopted. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 178:86-91.
 - Netto, S.A., Attrill, M.J., Warwick, R.M. (1999a). Sublittoral meiofauna and macrofauna of Rocas Atoll (NE Brazil): indirect evidence of a topographically controlled front. *Marine Ecology Progress Series*, 179:175-186.

- Netto, S.A.; Warwick, R. M.; Attrill, M. J. (1999b). Meiobenthic and macrobenthic community structure in carbonate sediments of Rocas Atoll (North-east, Brazil). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 48: 39-50.
- Netto, S.A.; Attrill, M. J.; Warwick, R. M. (1999c) The effect of a natural water-movement related disturbance on the structure of meiofauna and macrofauna communities in the intertidal sand flat of Rocas Atoll (NE, Brazil). *Journal of Sea Research*, 42: 291-302.
- Nicholas, W.L., Hodda, M. (1999). Free-living nematodes of a temperate, high-energy sandy beach: faunal composition and variation over space and time. *Hydrobiologia*, 394:113-127.
- Ott, J., Bright, M., & Bulgheresi, S. (2004). Symbioses between marine nematodes and sulphur-oxidizing chemoautotrophic bacteria. *Symbiosis* 36:103-126.
- Pielou, E.C. (1966). The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13:131-144.
- Purdy, E.G., Bertram, G.T. (1993). Carbonate concepts from the Maldives, Indian Ocean. *Studies in Geology*, 34:1-56.
- Raes, M., & Vanreusel, A. (2005). The metazoan meiofauna associated with a cold-water coral degradation zone in the Porcupine Seabight (NE Atlantic). In: Freiwald A., Roberts J.M. (Eds.). Cold-water corals and ecosystems. Erlangen Earth Conference Series. *Springer Berlin Heidelberg*, pp. 821-847.
- Raes, M., Vanreusel, A. (2006). Microhabitat type determines the composition of nematode communities associated with sediment-clogged cold-water coral framework in the Porcupine Seabight (NE Atlantic). *Deep-Sea Research Part. I*, 53:1880-1894.
- Raes, M., De Troch, M., Ndaró, S.G.M., Muthumbi, A., Guilini, K., Vanreusel, A. (2007). The structuring role of microhabitat type in coral degradation zones: a case study with marine nematodes from Kenya and Zanzibar. *Coral Reefs*, 26:113-126.
- Renaud-Debyser, J. (1963). Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas. *Vie Milieu*, 15:1-157.

-
- Renaud-Mornant, J., Gourbault, N. (1984). Premières prospections meiofaunistiques en Guadeloupe II: Communautés des sables littoraux. *Hydrobiologia*, 118:113-118.
 - Riemann, F. (1974). On hemisessile nematodes with flagelliform tails living in marine soft bottoms and on microtubes found in deep sea sediments. *Mikrofauna Meeresbodens*, 40:1-15.
 - Riemann, F., Thiermann, F., Bock, L., 2003. *Leptonemella* species (Desmodoridae, Stilbonematinae), benthic marine nematodes with ectosymbiotic bacteria, from littoral sand of the North Sea island of Sylt: taxonomy and ecological aspects. *Helgoland Marine Research*, 57:118–131.
 - Sanders, H.L. (1968). Marine benthic diversity: a comparative study. *The American Naturalist*, 102:243-282.
 - Sandulli, R., Semprucci, F., Balsamo, M. (2014). Taxonomic and functional biodiversity variations of meiobenthic and nematode assemblages across an extreme environment: a study case in a Blue Hole cave. *Italian Journal of Zoology*, 81:508-516.
 - Schlacher, T.A., Newell, P., Clavier, J., Schlacher-Hoenlinger, M.A., Chevillon, C., Britton, J. (1998). Soft-sediment benthic community structure in a coral reef lagoon the prominence of spatial heterogeneity and 'spot endemism'. *Marine Ecology Progress Series*, 174:159-174.
 - Schmidt-Rhaesa, A. (2014). Handbook of Zoology. In Schmidt-Rhaesa (Ed). Nematoda. De Gruyter, Berlin, pp. (2): 351-373.
 - Schratzgerber, M., Warr, K., Rogers, S. I. (2007). Functional diversity of nematode community in the south-western North Sea. *Marine Environmental Research*, 63: 368-389.
 - Semprucci, F., Colantoni, P., Baldelli, G., Rocchi, M., Balsamo, M. (2010a). The distribution of meiofauna on back-reef sandy platforms in the Maldives (Indian Ocean). *Marine Ecology*, 31:592-607.
 - Semprucci F., Boi P., Manti A., Covazzi Harriague A., Rocchi M., Colantoni P., Papa S., Balsamo M. (2010b). Benthic communities along a littoral of the Central Adriatic Sea (Italy). *Helgoland Marine Research*, 64:101–115.

-
- Semprucci, F., Colantoni, P., Sbrocca, C., Baldelli, G., Rocchi, M., Balsamo, M. (2011). Meiofauna in sandy back-reef platforms differently exposed to the monsoons in the Maldives (Indian Ocean). *Journal of Marine Systems*, 87:208-215.
 - Semprucci, F., Balsamo, M. (2012). Free-living marine nematodes as bioindicators: past, present and future perspectives. *Environmental Research Journal*, 6:17-35.
 - Semprucci, F. (2013a). Marine nematodes from the shallow subtidal coast of the Adriatic Sea: species list and distribution. *International Journal of Biodiversity*, 2013:1-9.
 - Semprucci, F., Colantoni, P., Baldelli, G., Sbrocca, C., Rocchi, M., Balsamo, M. (2013b). Meiofauna associated with coral sediments in the Maldivian subtidal habitats (Indian Ocean). *Marine Biodiversity*, 43:189-198.
 - Semprucci, F., Colantoni, P., Baldelli, G., Sbrocca, C., Rocchi, M., Balsamo, M. (2013c). Meiofauna associated with coral sediment in the Maldivian subtidal habitats (Indian Ocean). *Marine Biodiversity*, 43:189-198.
 - Semprucci, F., Colantoni, P., Sbrocca, C., Baldelli, G., Balsamo, M. (2014a). Spatial patterns of distribution of meiofaunal and nematode assemblages in the Huvadhoo lagoon (Maldives Indian Ocean). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94:1377-1385.
 - Semprucci, F., Balsamo, M., Frontalini, F. (2014b). The nematode assemblage of a coastal lagoon (Lake Varano, Southern Italy): ecology and biodiversity patterns. *Scientia Marina*, 78:579-588.
 - Semprucci F., Sbrocca C., Rocchi M., Balsamo M. (2015a). Temporal changes of the meiofaunal assemblage as a tool for the assessment of the ecological quality status. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*. 95:247-254.
 - Semprucci, F., Losi, V., & Moreno, M. (2015b). A review of Italian research on free-living marine nematodes and the future perspectives on their use as Ecological Indicators (EcoInds). *Mediterranean Marine Science*.16:352-365.

-
- Semprucci, F., Cesaroni, L., Guidi, L., & Balsamo, M. (2018a). Do the morphological and functional traits of free-living marine nematodes mirror taxonomical diversity? *Marine Environmental Research*, 135:114-122.
 - Semprucci, F., Frontalini, F., Losi, V., du Châtelet, E. A., Cesaroni, L., Sandulli, R., Balsamo, M. (2018b). Biodiversity and distribution of the meiofaunal community in the reef slopes of the Maldivian archipelago (Indian Ocean). *Marine Environmental Research*. In press.
 - Shannon, C.E., Weaver, W. (1949). *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois, Urbana, Illinois.
 - Sheppard, C., Dixon, D.J., Gourlay, M., Sheppard, A., Payet, R. (2005). Coral mortality increases wave energy reaching shores protected by reef flats: examples from the Seychelles. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64:223-234.
 - Smol, N., Huys, R., Vincx, M. (1991). A 4-years' analysis of the meiofauna community of a dumping site for TiO₂-waste off the Dutch coast. *Chemistry and Ecology*, 5: 197-215.
 - Soetaert, K. (1989) The genus *Desmoscolex* (Nematoda, Desmoscolecidae) from a deep-sea transect off Calvi (Corsica, Mediterranean). *Hydrobiologia*, 185:127–143
 - Soetaert, K. Heip, C. (1995) Nematode assemblages of deep-sea and shelf break sites in the North Atlantic and Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 125:171–183
 - Steyaert, M., Garner, N., Gansbeke, D., Vincx, M. (1999). Nematode communities from the North Sea: environmental controls on species diversity and vertical distribution within the sediment. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79, 253–264.
 - Steyaert, M., Garner, N., Gansbeke, D., Vincx, M. (1999). Nematode communities from the North Sea: environmental controls on species diversity and vertical distribution within the sediment. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79, 253–264.
 - Steyaert, M., Vanaverbeke, J., Vanreusel, A., Barranguet, C., Lucas, M., Vincx, M. (2003). The importance of fine-scale, vertical profiles in

- characterizing nematode community structure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58:353-366.
- Stoddart, D.R., Steers, J.A. (1977). The nature and origin of coral reef islands. In: Jones, O.A., Endean, R. (Eds.), *Biology and Geology of Coral Reefs IV, Geology II*. Academic Press, London, pp. 59–105.
 - Storr, J. F. (1964). Ecology and oceanography of the coral-reef tract, Abaco Island, Bahamas (Vol. 79). The Geological Society of America. New York, pp. 1-91.
 - Tahseen, Q. (2012). Nematodes in aquatic environments: adaptations and survival strategies. *Biodiversity Journal*, 3:13-40.
 - Tchesunov, A.V., Ingels, J., Popova, E.V. (2012). Marine free-living nematodes associated with symbiotic bacteria in deep-sea canyons of north-east Atlantic Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92:1257-1271.
 - Thistle, D., Lamshead, P.J.D., Sherman, K.M. (1995). Nematode tail-shape groups respond to environmental differences in the deep sea. *Vie Milieu*, 45:107-115.
 - Thistle, D., Sherman, K.M. (1985). The nematode fauna of a deep-sea site exposed to strong near-bottom currents. *Deep-Sea Research*, 32:1077-1088.
 - Tietjen, J. H. (1991). Ecology of free-living nematodes from the continental shelf of the Central Great Barrier Reef Province. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 32:421-438.
 - Tita, G., Vincx, M., Desroisiers, G. (1999). Size spectra, body width and morphotypes of intertidal nematodes: an ecological interpretation. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79:1007-1015.
 - Todaro, M.A., Shirley, T.C. (2003). A new meiobenthic priapulid (Priapulida, Tubiluchidae) from a Mediterranean submarine cave. *Italian Journal of Zoology*, 70:79-87.
 - Vanaverbeke, J., Soetaert, K., Heip, C., Vanreusel, A. (1997). The metazoan meiobenthos along the continental slope of the Goban Spur (NE Atlantic). *Journal of Sea Research*, 38: 93-107.

- Vanaverbeke, J., Soetaert, K., Vincx, M. (2004). Changes in morphometric characteristics of nematodes communities during a spring phytoplankton bloom deposition. *Marine Ecology Progress Series*, 273: 139-146.
- Vanhove, S., Vermeeren, H., Vanreusel, A., 2004. Meiofauna towards the South Sandwich Trench (750–6300 m), focus on nematodes. *Deep-Sea Research*, Part II, 51:1665-1687.
- Vanreusel, A., Fonseca, G., Danovaro, R., Cristina da Silva, M., Esteves, A. M., Ferrero, T., Gad, G., Galtsova, V., Gambi, M. C., et al. (2010). The contribution of deep-sea macrohabitat heterogeneity to global nematode diversity. *Marine Ecology*, 31:6-20.
- Van Gaever, S., Raes, M., Pasotti, F., Vanreusel, A. (2010). Spatial scale and habitat-dependent diversity patterns in nematode communities in three seepage related sites along the Norwegian Sea margin. *Marine Ecology*, 31:66-77.
- Vincx, M. (1989). Free-living marine nematodes from the southern bight of the North Sea. *Academiae Analecta, Klasse Wetenschappen*, 51:39-70.
- Vincx, M. (1996). Meiofauna in marine and freshwater sediments. In: Hall G.S. (Ed). Methods for the examination of organismal diversity in soils and sediments. *CAB International Wallingfort UK*, pp.187-195.
- Warwick, R.M., Platt, H.M., Somerfield, P.J. (1998). Free-living Marine Nematodes. Part III. British Monhysterids. Synopses of the British fauna (New Series) 53. *Field Studies Council, Shrewsbury, UK*, pp. 1-296.
- Westheide, W. & Rieger, R. (2011). Zoologia sistemática. *Zanichelli, Bologna*, pp. 1-1011.
- Wetzel, M., Jensen P., Giere, O. (1995) - Oxygen/sulfide regime and nematode fauna associated with Arenicola-burrows: new insights in the thiobios case. *Marine Biology*, 124:301-312.
- Wetzel, M., Weber, A., Giere, O. (2002) - Recolonization of anoxic/sulfidic sediments by marine nematodes after experimental removal of macroalgal cover. *Marine Biology*, 141:679-689.
- Wieser, W. (1953). Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. *Arkiv för Zoology*, 4:439-484.

- Wieser, W. (1959). Free-living marine nematodes. IV. General part. Reports of the Lund University Chile expedition 1948-1949. *C.W.K. Gleerup, Lund*, pp. 1-111.
- Wieser, W. (1960). Benthic studies in Buzzards Bay. 2. The meiofauna. *Limnology and Oceanography*, 5:121-137.
- Wild, C., Rasheed, M., Jantzen, C., Cook, P., Stuck, U., Huettel, M., Boetius, A. (2005) Benthic metabolism and degradation of natural particulate organic matter carbonate and silicate reef sands of the northern Red Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 298:69–78.
- Windoffer, R., Jahn, A., Meyberg, F., Giere, O. (1999) - Sulphide-induced metal precipitation in the mantle edge of *Macoma baltica* (Bivalvia, Tellinidae) a means of detoxification. *Marine Ecology Progress Series*, 187:159-170.

Tabella 1. Stazioni di studio: sigla, località atollo, profondità, coordinate geografiche e inclinazione di ogni stazione.

Sigla	Località	Atollo	Profondità (m)	Coordinate	Inclinazione
M1	Vale Falhu (<i>reef</i> int)	Malé Nord	40	4°19.764'N 73°24.009'E	10°
M2	Vale Falhu (<i>reef</i> int)	Malé Nord	22	4°19.764'N 73°24.009'E	50°
M3	Jamal Tila (<i>reef</i> int)	Malé Nord	40	4°19.000'N 73°22.600'E	10°
M4	Jamal Tila (<i>reef</i> int)	Malé Nord	19	4°19.000'N 73°22.600'E	30°
M5	Polykey Falitu (<i>reef</i> est)	Felidhoo	58	3°36.364'N 73°30.465'E	35°
M6	Polykey Falitu (<i>reef</i> est)	Felidhoo	24	3°36.364'N 73°30.465'E	80°
M7	Fushitigarru Falhu (<i>reef</i> est)	Malé Sud	47	4°02.584'N 73°32.624'E	25°
M8	Fushitigarru Falhu (<i>reef</i> est)	Malé Sud	21	4°02.584'N 73°32.624'E	55°
M9	Masara Falhu (<i>reef</i> est)	Felidhoo	62,7	3°38.701'N 73°21.474'E	30°
M10	Masara Falhu (<i>reef</i> est)	Felidhoo	25	3°38.701'N 73°21.474'E	70°
M11	Ablogaa (<i>reef</i> int)	Felidhoo	37	3°36.387'N 73°26.877'E	10°
M12	Ablogaa (<i>reef</i> int)	Felidhoo	25	3°36.387'N 73°26.877'E	50°
M13	Giulia Falhu (<i>reef</i> int)	Felidhoo	35	3°37.466'N 73°27.154'E	10°
M14	Giulia Falhu (<i>reef</i> int)	Felidhoo	21	3°37.466'N 73°27.154'E	50°
M15	Kudadgharu Falhu (<i>reef</i> est)	Felidhoo	65	3°34.288'N 73°30.417'E	30°
M16	Kudadgharu Falhu (<i>reef</i> est)	Felidhoo	20	3°34.288'N 73°30.417'E	80°-90°
M17	Maadhoo Beyru (<i>reef</i> est)	Malé Sud	66	3°52.866'N 73°28.136'E	30°
M18	Maadhoo Beyru (<i>reef</i> est)	Malé Sud	22	3°52.866'N 73°28.136'E	70°
M19	Meio Ghiri (<i>reef</i> int)	Malé Sud	35	3°54.277'N 73°26.694'E	10°
M20	Meio Ghiri (<i>reef</i> int)	Malé Sud	20	3°54.277'N 73°26.694'E	50°

Tabella 2. Presenza (X) e assenza dei *taxa* meiobentonici rinvenuti per ciascuna stazione di campionamento.

<i>Taxon</i>	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12	M13	M14	M15	M16	M17	M18	M19	M20
Nematoda	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Copepoda	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Platyhelminthes	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Gastrotricha	X		X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Oligochaeta	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Polychaeta	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Bivalvia	X	X	X	X	X	X	X		X		X	X		X	X		X	X	X	X
Ostracoda	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Gastropoda		X		X		X	X	X	X	X	X	X		X				X		X
Tardigrada	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Kinorhyncha	X	X	X		X	X	X	X		X	X	X	X	X		X				
Halacaridae	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Isopoda					X	X	X	X	X	X	X	X			X	X	X			
Tanaidacea	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
Cumacea	X	X			X	X							X		X		X	X	X	X
Amphipoda						X		X						X						
Cnidaria									X											
Thermosbenacea												X				X				
Priapulida				X							X		X						X	X
Syncarida										X	X									
Hexapoda						X													X	X
Rotifera				X		X	X			X										X
Nemerteia										X						X				
Chaetognatha	X	X				X									X					

Tabella 3. Indici di diversità di Shannon-Wiener e di equitabilità di Pielou calcolati sui *taxa* della meiofauna rilevati in ciascuna stazione.

Stazioni	Shannon H'(log2)	Pielou J'
M1	1,5	0,4
M2	2,0	0,6
M3	1,5	0,4
M4	1,9	0,5
M5	2,4	0,7
M6	2,4	0,6
M7	2,3	0,6
M8	2,3	0,7
M9	2,2	0,6
M10	2,4	0,6
M11	2,1	0,6
M12	2,4	0,6
M13	1,8	0,5
M14	2	0,6
M15	2,5	0,7
M16	2,2	0,6
M17	2,7	0,7
M18	2,4	0,6
M19	1,9	0,5
M20	2	0,5

Tabella 4 Risultati dell'Analisi della Similarità (ANOSIM, *fourth root trasformation*) applicata sulla struttura di comunità della meiofauna e della nematofauna.

Struttura di comunità della Meiofauna <i>pair-wise</i>			
Atollo		p>0,05	-
Habitat	R=0,15	p<0,001	-
Profondità	R=0,12	p<0,01	25-50 m vs. < 25 m (R=0,12; p<0,01); 25-50 m vs. > 50m (0,18; p<0,01)
Inclinazione	R=0,11	p<0,05	< 10° vs. 10-50° (R=0,19; p<0,05); <10° vs. > 50° (R= 0,17; p=0,05);
Struttura di comunità dei Nematodi <i>pair-wise</i>			
Atollo		p>0,05	-
Habitat	R=0,24	p<0,001	-
Profondità	R=0,23	p<0,001	25-50 m vs. > 50 m (R=0,44; p<0,001); <25m vs. > 50m (0,25; p<0,01); 25-50 m vs. < 25 m (R=0,13; p<0,05)
Inclinazione	R = 0,15	p<0,01	< 10° vs. 10-50° (R=0,18; p<0,01); <10° vs. >50° (R= 0,20; p<0,01)

Tabella 5. Percentuali medie di presenza di ciascun *taxon* nella comunità meiobentonica per ciascun fattore ambientale considerato.

<i>Taxon</i>	Habitat		Profondità			Inclinazione		
	<i>Reef</i> interno	<i>Reef</i> esterno	<25m	25-50m	>50m	<10°	10 -50°	>50°
Nematoda	45,00	24,71	25,58	59,41	25,38	62,2	23,4	28,0
Copepoda	44,55	56,15	60,48	29,41	52,95	27,3	62,6	56,2
Platyhelminthes	1,37	2,68	1,84	1,55	3,11	1,6	1,6	2,2
Gastrotricha	1,08	0,64	0,59	1,30	1,34	1,4	0,9	0,5
Oligochaeta	0,26	0,27	0,26	0,27	0,28	0,3	0,2	0,3
Polychaeta	2,63	7,56	4,45	2,90	10,38	2,7	5,3	5,3
Bivalvia	0,11	0,34	0,19	0,08	0,64	0,1	0,2	0,2
Ostracoda	1,55	2,17	2,20	1,15	1,68	0,8	2,3	2,2
Gastropoda	0,05	0,10	0,08	0,04	0,06	0,0	0,1	0,1
Tardigrada	0,81	1,36	1,26	0,66	0,92	0,7	0,6	1,5
Kinoryncha	0,54	0,23	0,14	0,96	0,17	1,0	0,1	0,2
Halacaridae	1,57	2,18	1,77	1,76	2,13	1,5	1,9	2,0
Isopoda	0,02	0,32	0,11	0,16	0,14	0,0	0,3	0,1
Tanaidacea	0,13	0,58	0,33	0,19	0,50	0,1	0,3	0,4
Cumacea	0,15	0,62	0,49	0,10	0,25	0,1	0,1	0,6
Amphipoda	0,00	0,01	0,02	0,00	0,00	0,00	0,0	0,0
Cnidaria	0,00	0,01	0,00	0,00	0,03	0,00	0,0	0,0
Thermosbenacea	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,0	0,0
Priapulida	0,13	0,12	0,12	0,03	0,00	0,00	0,1	0,1
Syncarida	0,00	0,01	0,01	0,01	0,00	0,00	0,0	0,0
Hexapoda	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,00	0,0	0,0
Rotifera	0,03	0,05	0,05	0,01	0,00	0,00	0,1	0,0
Nemertea	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,0	0,0
Chaetognatha	0,01	0,02	0,02	0,01	0,03	0,00	0,0	0,0

Tabella 6 Presenza (X) e assenza delle famiglie e generi del *taxon* nematoda per ciascuna stazione di campionamento.

Famiglie	Generi	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12	M13	M14	M15	M16	M17	M18	M19	M20	Nr. Pres.
Aegialoalaimidae	<i>Aegialoalaimus</i>						x	x	x			x	x		x						x	7
Anticomidae	<i>Anticoma</i>													x						x		2
	<i>Odontoanticoma</i>			x																		1
Anoplostomatidae	<i>Anoplostoma</i>																x					1
Aponchidae	<i>Synonchiella</i>			x																		1
	<i>Synonema</i>	x		x	x															x		4
Axonolaimidae	<i>Ascolaimus</i>				x															x		2
	<i>Axonolaimus</i>					x					x					x	x	x				5
	<i>Odonthophora</i>				x	x						x		x						x	x	6
	<i>Parodontophora</i>	x			x									x							x	4
Ceramonematidae	<i>Ceramonema</i>	x		x	x		x	x		x				x		x	x	x		x	x	12
	<i>Dasynemoides</i>	x			x									x				x		x	x	6
	<i>Metadasynemella</i>	x											x		x					x		4
	<i>Metadasynemoides</i>							x				x	x	x								4
	<i>Pselionema</i>	x		x					x			x						x				5
Chromadoridae	<i>Actinonema</i>	x		x				x				x	x	x		x	x		x	x	x	11
	<i>Chromadora</i>	x																				1
	<i>Chromadorella</i>	x	x	x																x		4
	<i>Chromadorina</i>						x															1
	<i>Chromadorita</i>	x			x	x	x		x	x	x		x		x			x	x	x		12
	<i>Dichromadora</i>							x						x	x						x	4
	<i>Endeolophos</i>			x			x	x				x	x									5
	<i>Euchromadora</i>		x	x	x	x			x				x	x		x						8
	<i>Graphonema</i>					x						x	x	x	x						x	6
	<i>Innocuonema</i>				x																	1
	<i>Neochromadora</i>	x			x									x								3
	<i>Parapinnanema</i>			x								x	x	x							x	5
	<i>Ptycholaimellus</i>	x	x		x		x							x	x	x	x					8
	<i>Rhyps</i>			x										x						x	x	4

	<i>Spilophorella</i>	x		x	x	x	x							x	x	x	x	x	x		x	13						
	<i>Trochamus</i>			x													x		x			3						
	<i>Chromadoridae</i>	x																				1						
	<i>Chromadoridae</i> sp. A									x			x								x	3						
	<i>Chromadoridae</i> sp1	x																				1						
Comesomatidae	<i>Comesoma</i>			x								x		x					x			x	5					
	<i>Dorylaimopsis</i>	x																					1					
	<i>Laimella</i>	x				x																	4					
	<i>Paracomesoma</i>														x	x							2					
	<i>Paramesonchium</i>	x																					1					
	<i>Sabateria</i>			x					x	x			x		x	x							7					
	<i>Setosabateria</i>	x																					1					
	<i>Comesomatidae</i>									x													1					
	<i>Comesomatidae</i> sp. 2																						1					
Cyartonematidae	<i>Cyartonema</i>																						x	1				
Cyatholaimidae	<i>Acanthonchus</i>	x																						1				
	<i>Kraspedonema</i>	x											x			x							x	x	x	6		
	<i>Longicyatholaimus</i>					x							x	x	x								x	x	x	9		
	<i>Marylynnia</i>					x																			1			
	<i>Metacyatholaimus</i>	x																						x	x	3		
	<i>Nannolaimoides</i>																								x	1		
	<i>Paracyatholaimoides</i>																								x	2		
	<i>Paracyatholaimus</i>	x	x	x	x				x	x	x	x	x	x	x	x	x							x	x	x	17	
	<i>Paralongicyatholaimus</i>																									x	1	
	<i>Phyllolaimus</i>																									x	1	
	<i>Pomponema</i>					x																				x	3	
	<i>Cyatholaimidae</i>																									x	1	
Desmodoridae	<i>Acanthopharynx</i>	x			x	x	x	x	x	x			x	x	x	x										x	x	16
	<i>Adelphos</i>				x	x																					x	3
	<i>Bolbonema</i>	x																									x	2
	<i>Catanema</i>																										x	2
	<i>Chromaspirinia</i>	x			x	x																					x	14

	<i>Croconema</i>	x		x	x		x	x		x		x		x			x		x	x	x	12
	<i>Desmodora</i>	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x	x	x	x	x		x	x	x	17
	<i>Desmodorella</i>	x	x		x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	17
	<i>Echinodesmodora</i>		x	x					x	x						x	x	x		x	x	9
	<i>Eubostrichus</i>			x	x					x		x	x						x	x	x	8
	<i>Laxus</i>	x		x	x							x	x	x							x	7
	<i>Leptonemella</i>			x	x							x								x	x	5
	<i>Metachromadora</i>	x										x								x		3
	<i>Molgolaimus</i>			x	x																	2
	<i>Onyx</i>	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	16
	<i>Parabostrichus</i>			x													x				x	3
	<i>Paradesmodora</i>	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	19
	<i>Pseudochromadora</i>	x																				1
	<i>Pseudonchus</i>			x																		1
	<i>Robbea</i>		x							x	x									x	x	5
	<i>Squanema</i>				x															x		2
	<i>Stilbonema</i>	x		x																x	x	4
	<i>Stygodesmodora</i>						x					x		x								3
	<i>Zalonema</i>	x		x	x							x		x	x					x	x	8
	<i>Desmodoridae</i>						x														x	2
	<i>Desmodoridae sp. 2</i>				x																	1
Desmoscolecidae	<i>Desmoscolex</i>						x	x									x					3
	<i>Quadricoma</i>	x			x		x															3
	<i>Tricoma</i>	x	x			x	x	x	x				x			x	x	x	x		x	12
Diplopeltidae	<i>Araeolaimus</i>							x					x							x		3
	<i>Campylaimus</i>																			x		1
	<i>Morlaixia</i>			x	x																	2
	<i>Southerniella</i>			x									x			x				x		4
Draconematidae	<i>Apenodraconema</i>							x														1
	<i>Dracograllus</i>	x	x				x	x	x	x						x	x	x	x		x	13
	<i>Draconema</i>	x			x		x	x	x						x	x					x	8
	<i>Notochaetosoma</i>							x														1

	<i>Paradraconema</i>			x			x		x	x		x	x			x	x			x	9	
	<i>Draconematidae</i>						x									x				x	3	
Enchelidiidae	<i>Abelbolla</i>			x		x	x	x	x	x				x		x			x	x	x	11
	<i>Calyptronema</i>																		x			1
	<i>Eurystomina</i>	x			x							x		x						x	x	6
	<i>Paraeurystomina</i>	x																		x		2
	<i>Enchelididae</i> sp. 1	x						x														2
Epsilonematidae	<i>Bathyepsilon</i>	x																				1
	<i>Epsilonema</i>	x	x	x	x		x	x	x	x		x	x	x			x			x		13
	<i>Metepsilon</i>				x																	1
Ethmolaimidae	<i>Ethmolaimus</i>											x										1
	<i>Gomphonema</i>				x																	1
Haliplectidae	<i>Haliplectus</i>			x																		1
Ironidae	<i>Thalassironus</i>	x												x						x	x	4
Leptolaimidae	<i>Alaimella</i>				x										x					x	x	4
	<i>Antomicron</i>					x						x	x							x	x	5
	<i>Camacolaimus</i>					x																1
	<i>Procamacolaimus</i>				x																	1
Leptosomatidae	<i>Synonchus</i>											x										1
Linhomoidae	<i>Disconema</i>						x															1
	<i>Linhomoeus</i>	x													x							2
	<i>Megadesmolaimus</i>													x								1
	<i>Metalinhomoeus</i>													x			x			x	x	4
	<i>Paralinhomoeus</i>			x						x				x	x			x		x		6
	<i>Spirinia</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x					x	x	15
	<i>Terschellingia</i>	x		x										x	x	x				x		6
	<i>Linhomoidae</i> sp. 1	x																				1
Microlaimidae	<i>Aponema</i>			x																		1
	<i>Bolbolaimus</i>																x					1
	<i>Microlaimus</i>			x	x		x	x	x	x	x	x	x			x			x	x	x	13
	<i>Spirobolbolaimus</i>											x										1
Monhysteridae	<i>Diplolaimelloides</i>																x					1

	<i>Thoracostomopsidae</i> sp. 1	x											x									2
Trefusiidae	<i>Rhabdocoma</i>																			x		1
Tripyloididae	<i>Gairleanema</i>																				x	1
Tubolamoididae	<i>Tubolaimoides</i>																			x		1
Xyalidae	<i>Cobbia</i>			x	x								x	x	x	x			x	x	x	10
	<i>Daptonema</i>				x	x	x		x		x			x	x	x	x			x	x	11
	<i>Elzalia</i>				x																	1
	<i>Linhystera</i>				x															x		2
	<i>Paramonohystera</i>								x		x									x		4
	<i>Promonhystera</i>	x																			x	2
	<i>Rhynchonema</i>			x			x													x		4
	<i>Scaptrella</i>			x																x		3
	<i>Stylotheristus</i>				x															x		3
	<i>Theristus</i>						x	x	x		x		x		x	x	x			x	x	11
	<i>Trichotheristus</i>	x																				1
	<i>Xyala</i>																					1
	<i>Xyalidae</i> sp. 1						x															1
Tot		174	66	17	62	53	15	32	35	25	17	16	45	38	57	29	24	46	18	32	75	53

Tabella 7. I taxa caratterizzanti ciascun fattore

Genere	Habitat		Profondità			Inclinazione		
	Reef Interno	Reef Esterno	< 25 m	25-50 m	> 25 m	< 10°	10-50°	> 50°
<i>Abelbolla</i>	0,41	2,93	2,67	0,18	1,40	0,08	1,19	2,88
<i>Acanthonchus</i>	0,09	0,00	0,00	0,14	0,00	0,17	0,00	0,00
<i>Acanthopharynx</i>	2,88	5,18	2,27	4,36	7,94	4,52	6,33	2,23
<i>Actinonema</i>	1,65	1,03	1,86	1,11	0,36	1,20	0,36	2,07
<i>Adelphos</i>	0,17	0,00	0,04	0,21	0,00	0,25	0,07	0,00
<i>Adoncholaimus</i>	0,09	0,00	0,00	0,15	0,00	0,18	0,00	0,00
<i>Aegialoalaimus</i>	0,30	0,33	0,44	0,32	0,00	0,10	0,24	0,49
<i>Alaimella</i>	0,97	0,00	0,89	0,13	0,00	0,15	0,22	0,85
<i>Anoplostoma</i>	0,00	0,06	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07
<i>Anticoma</i>	0,56	0,00	0,00	0,93	0,00	1,12	0,00	0,00
<i>Antomicron</i>	0,75	0,49	0,42	0,75	0,93	0,89	0,62	0,46
<i>Apenodraconema</i>	0,00	0,05	0,00	0,08	0,00	0,00	0,08	0,00
<i>Aponema</i>	0,05	0,00	0,00	0,08	0,00	0,10	0,00	0,00
<i>Araeolaimus</i>	0,10	0,07	0,00	0,29	0,00	0,21	0,12	0,00
<i>Ascolaimus</i>	0,08	0,00	0,04	0,06	0,00	0,08	0,07	0,00
<i>Astomonema</i>	0,05	0,00	0,00	0,08	0,00	0,10	0,00	0,00
<i>Axonolaimus</i>	0,00	1,13	0,34	0,00	1,97	0,00	1,31	0,38
<i>Bathyepsilonema</i>	0,04	0,00	0,00	0,07	0,00	0,08	0,00	0,00
<i>Bolbolaimus</i>	0,00	0,06	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06
<i>Bolbonema</i>	0,04	0,26	0,26	0,07	0,00	0,08	0,00	0,29
<i>Calyptonema</i>	0,00	0,06	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06
<i>Camacolaimus</i>	0,00	0,37	0,00	0,00	0,93	0,00	0,62	0,00
<i>Campylaimus</i>	0,04	0,00	0,00	0,06	0,00	0,08	0,00	0,00
<i>Catanema</i>	0,09	0,00	0,05	0,06	0,00	0,08	0,09	0,00
<i>Ceramonema</i>	1,33	2,33	0,55	1,99	4,80	2,11	3,65	0,46
<i>Cheironchus</i>	0,66	0,06	0,22	0,82	0,00	0,98	0,00	0,25
<i>Chromadora</i>	0,19	0,00	0,00	0,31	0,00	0,37	0,00	0,00
<i>Chromadorella</i>	0,37	0,00	0,20	0,30	0,00	0,35	0,00	0,22
<i>Chromadoridae</i>	0,04	0,00	0,00	0,07	0,00	0,08	0,00	0,00
<i>Chromadoridae sp. A</i>	0,38	0,17	0,17	0,63	0,00	0,76	0,00	0,19
<i>Chromadorida sp1</i>	0,05	0,00	0,00	0,08	0,00	0,09	0,00	0,00
<i>Chromadorina</i>	0,00	0,29	0,29	0,00	0,00	0,00	0,00	0,32
<i>Chromadorita</i>	0,76	6,21	4,67	0,13	5,53	0,16	3,89	5,06
<i>Chromaspirinia</i>	4,95	3,06	3,69	4,08	4,69	4,48	5,22	2,93
<i>Cobbia</i>	3,27	0,26	2,47	1,77	0,00	2,12	0,23	2,59
<i>Comesoma</i>	0,62	0,26	0,31	0,94	0,00	1,13	0,00	0,35
<i>Comesomatidae</i>	0,00	0,05	0,00	0,08	0,00	0,00	0,08	0,00
<i>Comesomatidae sp. 2</i>	0,00	0,06	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07
<i>Crenopharynx</i>	0,05	0,06	0,06	0,08	0,00	0,10	0,00	0,06
<i>Croconema</i>	2,01	0,65	0,47	3,40	0,36	3,80	0,56	0,47
<i>Cyartonema</i>	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06
<i>Cyatholaimidae</i>	0,04	0,00	0,00	0,06	0,00	0,08	0,00	0,00
<i>Daptonema</i>	1,02	3,08	3,21	0,38	1,65	0,45	1,35	3,40
<i>Dasynemoides</i>	0,37	0,26	0,12	0,42	0,64	0,50	0,49	0,09
<i>Demonema</i>	0,14	0,00	0,00	0,24	0,00	0,29	0,00	0,00

<i>Desmodora</i>	3,07	3,97	2,28	3,97	5,93	4,10	4,65	2,44
<i>Desmodoridae</i>	0,06	0,04	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11
<i>Desmodoridae sp. 2</i>	0,04	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00
<i>Desmodorella</i>	2,11	6,75	5,40	1,72	6,07	1,19	5,05	5,82
<i>Desmoscolex</i>	0,00	0,51	0,39	0,20	0,00	0,00	0,20	0,44
<i>Dichromadora</i>	0,31	0,07	0,18	0,33	0,00	0,26	0,12	0,20
<i>Diplolaimelloides</i>	0,00	0,06	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07
<i>Disconema</i>	0,00	0,04	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05
<i>Dorylaimopsis</i>	0,19	0,00	0,00	0,31	0,00	0,37	0,00	0,00
<i>Dracograllus</i>	0,59	5,57	4,75	0,92	2,13	0,08	2,27	5,27
<i>Draconema</i>	0,81	1,04	1,31	0,18	1,09	0,08	1,26	1,18
<i>Draconematidae</i>	0,04	0,60	0,04	0,06	1,39	0,08	0,93	0,05
<i>Enchelididae sp. 1</i>	0,05	0,07	0,00	0,19	0,00	0,09	0,12	0,00
<i>Echinodesmodora</i>	0,71	1,52	0,90	0,24	2,97	0,29	1,98	1,00
<i>Elzalia</i>	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,09	0,00
<i>Endeolophos</i>	0,28	0,23	0,13	0,62	0,00	0,46	0,23	0,15
<i>Enoploides</i>	0,09	0,00	0,05	0,07	0,00	0,08	0,00	0,05
<i>Epacanthion</i>	1,33	0,06	1,05	0,57	0,00	0,69	0,00	1,16
<i>Epsilonema</i>	1,04	3,40	3,37	1,54	0,36	1,14	0,99	3,64
<i>Ethmolaimus</i>	0,29	0,00	0,00	0,48	0,00	0,57	0,00	0,00
<i>Eubostrichus</i>	0,52	0,42	0,70	0,39	0,00	0,47	0,13	0,69
<i>Euchromadora</i>	1,01	2,18	0,77	0,56	5,21	0,67	3,54	0,82
<i>Eurystomina</i>	0,39	0,00	0,23	0,27	0,00	0,32	0,09	0,20
<i>Filoncholaimus</i>	0,05	0,00	0,00	0,08	0,00	0,10	0,00	0,00
<i>Gairleanema</i>	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06
<i>Gammanema</i>	0,16	0,00	0,00	0,26	0,00	0,31	0,00	0,00
<i>Gomphonema</i>	0,10	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,16	0,00
<i>Graphonema</i>	1,01	0,74	0,60	0,69	1,85	0,83	1,23	0,66
<i>Halalaimus</i>	0,50	1,08	0,69	1,00	0,72	0,82	0,96	0,66
<i>Halichoanolaimus</i>	0,33	0,00	0,00	0,56	0,00	0,67	0,00	0,00
<i>Haliplectus</i>	0,06	0,00	0,00	0,09	0,00	0,11	0,00	0,00
<i>Innocuonema</i>	0,04	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00
<i>Kraspedonema</i>	0,52	0,06	0,15	0,70	0,00	0,84	0,00	0,17
<i>Laimella</i>	0,24	0,06	0,11	0,31	0,00	0,37	0,09	0,06
<i>Latronema</i>	0,75	0,42	0,11	1,06	1,04	1,27	0,69	0,12
<i>Laxus</i>	2,37	0,00	1,91	0,77	0,00	0,93	1,11	1,38
<i>Leptonemella</i>	0,49	0,00	0,28	0,35	0,00	0,42	0,33	0,09
<i>Linhystra</i>	0,04	0,09	0,13	0,00	0,00	0,00	0,07	0,09
<i>Linhomoeus</i>	0,11	0,00	0,07	0,07	0,00	0,08	0,00	0,07
<i>Linhomoidae sp. 1</i>	0,05	0,00	0,00	0,08	0,00	0,10	0,00	0,00
<i>Longicyatholaimus</i>	1,18	1,66	0,73	1,73	2,67	2,08	1,78	0,81
<i>Marylynnia</i>	0,05	0,00	0,00	0,08	0,00	0,10	0,00	0,00
<i>Megadesmolaimus</i>	0,03	0,00	0,00	0,05	0,00	0,07	0,00	0,00
<i>Meyersia</i>	0,04	0,00	0,00	0,07	0,00	0,08	0,00	0,00
<i>Mesacanthion</i>	0,64	0,96	0,72	0,53	1,39	0,54	1,45	0,50
<i>Metachromadora</i>	1,29	0,00	1,17	0,20	0,00	0,24	0,00	1,30
<i>Metacyatholaimus</i>	0,08	0,20	0,20	0,14	0,00	0,17	0,00	0,22
<i>Metadasynemella</i>	0,50	0,00	0,27	0,39	0,00	0,46	0,00	0,30
<i>Metadasynemoides</i>	0,48	0,07	0,05	0,84	0,00	0,87	0,12	0,05

<i>Metalinhomoeus</i>	0,40	0,06	0,12	0,58	0,00	0,69	0,00	0,13
<i>Metepsilonema</i>	0,04	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00
<i>Metoncholaimus</i>	0,05	0,00	0,00	0,08	0,00	0,09	0,00	0,00
<i>Microlaimus</i>	5,25	4,79	5,47	6,68	1,40	4,99	5,18	4,93
<i>Molgolaimus</i>	0,19	0,00	0,04	0,25	0,00	0,30	0,07	0,00
<i>Monoposthia</i>	0,47	0,43	0,52	0,64	0,00	0,77	0,00	0,57
<i>Morlaixia</i>	0,10	0,00	0,04	0,09	0,00	0,11	0,07	0,00
<i>Nannolaimoides</i>	0,04	0,00	0,00	0,07	0,00	0,08	0,00	0,00
<i>Nemanema</i>	0,04	0,06	0,06	0,07	0,00	0,08	0,00	0,06
<i>Nematode sp. 1</i>	0,17	0,00	0,17	0,00	0,00	0,00	0,29	0,00
<i>Neochromadora</i>	0,27	0,00	0,09	0,29	0,00	0,35	0,16	0,00
<i>Notochaetosoma</i>	0,00	0,07	0,00	0,12	0,00	0,00	0,12	0,00
<i>Odontoanticoma</i>	0,06	0,00	0,00	0,10	0,00	0,12	0,00	0,00
<i>Odontophora</i>	0,86	0,37	0,27	0,98	0,93	1,18	0,77	0,20
<i>Oncholaimidae sp. 1</i>	0,09	0,00	0,00	0,15	0,00	0,18	0,00	0,00
<i>Oncholaimellus</i>	1,02	0,05	0,43	1,07	0,00	1,19	0,65	0,09
<i>Oncholaimus</i>	0,13	0,18	0,18	0,21	0,00	0,25	0,00	0,19
<i>Onyx</i>	3,31	2,80	3,68	3,03	1,52	3,44	1,64	3,78
<i>Oxystomina</i>	0,12	0,00	0,00	0,20	0,00	0,24	0,00	0,00
<i>Oxystominidae sp. 1</i>	0,11	0,00	0,00	0,18	0,00	0,22	0,00	0,00
<i>Parabostriachus</i>	0,16	0,06	0,11	0,18	0,00	0,21	0,00	0,12
<i>Paracyatholaimoides</i>	0,23	0,00	0,20	0,06	0,00	0,08	0,00	0,22
<i>Paracyatholaimus</i>	1,82	4,17	2,36	3,03	4,51	1,41	5,13	2,44
<i>Paracomesoma</i>	0,97	0,00	0,92	0,08	0,00	0,09	0,00	1,02
<i>Paradesmodora</i>	10,62	6,19	9,66	7,57	6,51	8,25	6,29	9,90
<i>Paradraconema</i>	0,28	2,78	1,80	0,26	2,79	0,31	1,86	1,99
<i>Paralinhomoeus</i>	0,27	0,91	0,13	0,23	2,27	0,28	1,51	0,15
<i>Paramesonchium</i>	0,05	0,00	0,00	0,08	0,00	0,09	0,00	0,00
<i>Parapinnanema</i>	1,14	0,00	0,60	0,90	0,00	1,08	0,00	0,67
<i>Paralongicyatholaimus</i>	0,00	0,37	0,00	0,00	0,93	0,00	0,62	0,00
<i>Paramonohystera</i>	0,13	0,91	0,91	0,21	0,00	0,25	0,00	1,01
<i>Paraeurystomina</i>	0,08	0,00	0,00	0,14	0,00	0,16	0,00	0,00
<i>Parodontophora</i>	0,19	0,00	0,10	0,16	0,00	0,19	0,07	0,06
<i>Phanoderma</i>	0,00	0,21	0,00	0,00	0,52	0,00	0,35	0,00
<i>Phyllolaimus</i>	0,00	0,06	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06
<i>Pomponema</i>	0,19	0,00	0,00	0,32	0,00	0,39	0,00	0,00
<i>Procamacolaimus</i>	0,09	0,00	0,09	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00
<i>Promonhystera</i>	0,14	0,00	0,00	0,23	0,00	0,28	0,00	0,00
<i>Pselionema</i>	0,20	0,35	0,00	0,33	0,88	0,39	0,59	0,00
<i>Pseudochromadora</i>	0,05	0,00	0,00	0,08	0,00	0,10	0,00	0,00
<i>Pseudonchus</i>	0,15	0,00	0,00	0,25	0,00	0,30	0,00	0,00
<i>Ptycholaimellus</i>	1,10	0,39	0,80	0,91	0,36	1,09	0,73	0,57
<i>Quadricoma</i>	0,10	0,04	0,10	0,08	0,00	0,10	0,09	0,05
<i>Richtersia</i>	0,34	0,00	0,18	0,28	0,00	0,33	0,00	0,19
<i>Rhabdocoma</i>	0,04	0,00	0,00	0,06	0,00	0,08	0,00	0,00
<i>Rhynema</i>	0,76	0,73	0,22	1,19	1,39	1,43	0,93	0,24
<i>Rhips</i>	0,50	0,00	0,06	0,73	0,00	0,88	0,00	0,06
<i>Rhynchonema</i>	0,14	0,30	0,30	0,23	0,00	0,27	0,00	0,34
<i>Robbea</i>	0,37	0,26	0,55	0,13	0,00	0,16	0,00	0,61

<i>Sabateria</i>	1,13	1,85	0,80	3,62	0,00	2,13	1,85	0,89
<i>Scaptrella</i>	0,10	0,21	0,00	0,16	0,52	0,20	0,35	0,00
<i>Selachinematidae sp. 1</i>	0,00	1,11	0,00	1,85	0,00	0,00	1,85	0,00
<i>Setosabateria</i>	0,14	0,00	0,00	0,23	0,00	0,27	0,00	0,00
<i>Siphonolaimus</i>	0,04	0,00	0,00	0,06	0,00	0,08	0,00	0,00
<i>Synonchiella</i>	0,05	0,00	0,00	0,08	0,00	0,10	0,00	0,00
<i>Synonchium</i>	0,06	0,00	0,00	0,10	0,00	0,12	0,00	0,00
<i>Synonchus</i>	0,04	0,00	0,00	0,07	0,00	0,08	0,00	0,00
<i>Synonema</i>	0,33	0,00	0,08	0,41	0,00	0,49	0,13	0,00
<i>Southerniella</i>	0,33	0,06	0,06	0,55	0,00	0,66	0,00	0,07
<i>Spilophorella</i>	1,59	2,13	1,50	1,37	3,49	1,65	2,57	1,50
<i>Spirinia</i>	3,52	1,10	2,69	2,04	1,77	2,22	2,46	2,26
<i>Spirobolbolaimus</i>	0,09	0,00	0,00	0,15	0,00	0,18	0,00	0,00
<i>Squanema</i>	0,21	0,00	0,13	0,13	0,00	0,16	0,22	0,00
<i>Stilbonema</i>	0,34	0,00	0,11	0,39	0,00	0,46	0,00	0,12
<i>Stygodesmodora</i>	0,09	0,26	0,00	0,58	0,00	0,19	0,43	0,00
<i>Stylotheristus</i>	0,08	0,06	0,10	0,06	0,00	0,08	0,07	0,06
<i>Tarvaja</i>	0,17	0,00	0,04	0,21	0,00	0,25	0,07	0,00
<i>Terschellingia</i>	0,31	0,21	0,07	0,42	0,52	0,50	0,35	0,07
<i>Thalassironus</i>	0,43	0,00	0,09	0,55	0,00	0,66	0,00	0,11
<i>Thalassomonhystera</i>	0,00	0,06	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07
<i>Theristus</i>	0,41	0,99	1,08	0,31	0,36	0,23	0,36	1,20
<i>Thoracostomopsidae</i> <i>sp.1</i>	0,09	0,00	0,05	0,07	0,00	0,08	0,00	0,05
<i>Trochamus</i>	0,06	0,17	0,17	0,10	0,00	0,12	0,00	0,19
<i>Trichotheristus</i>	0,13	0,00	0,00	0,22	0,00	0,26	0,00	0,00
<i>Tricoma</i>	0,44	3,16	1,64	0,44	4,25	0,19	3,11	1,82
<i>Tubolaimoides</i>	0,04	0,00	0,00	0,06	0,00	0,08	0,00	0,00
<i>Viscosia</i>	1,97	1,44	2,04	1,59	1,04	1,49	1,99	1,63
<i>Xyala</i>	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06
<i>Xyalidae sp. 1</i>	0,00	0,04	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05
<i>Zalonema</i>	2,85	0,00	0,41	4,06	0,00	4,88	0,34	0,23

Tabella 9. Tratti morfo-funzionali dei nematodi in relazione ad ogni fattore considerato

Adattamenti morfo- funzionali	Habitat		Profondità			Inclinazione			
	Reef Interno	Reef Esterno	< 25 m	25-50 m	> 50 m	< 10°	10-50°	> 50°	
Cuticole									
Liscia	8,39	7,57	8,71	8,70	5,08	8,66	7,58	7,87	
Desmi	0,58	3,77	2,13	0,86	4,25	0,37	3,48	2,31	
Annulata+batteri	5,24	2,66	4,38	3,54	3,49	4,25	3,96	3,77	
Punteggiata od Annulata con o senza diff. Lat	76,25	81,41	78,51	79,63	78,43	78,43	78,29	79,41	
Punteggiata od annulata + strutture longit.	3,34	1,57	1,97	3,29	2,43	3,95	1,84	2,04	
Ampia anulazione e creste verticali	2,87	3,01	0,98	3,96	6,32	4,34	4,85	0,89	
Code									
Conica	18,26	16,99	16,91	21,21	14,05	22,27	14,18	17,34	
Conico- cilindrica	72,88	80,80	76,85	71,79	84,39	72,15	80,87	76,75	
Corta	5,15	2,16	2,78	6,51	1,56	5,07	4,66	2,20	
Allungata	0,38	0,05	0,13	0,50	0,00	0,50	0,30	0,00	
Anfidi									
Loop	44,86	36,56	36,93	44,59	44,33	48,03	40,81	36,58	
Circolare	15,68	16,55	19,34	15,13	9,52	14,57	12,33	19,50	
Spirale	18,85	21,45	19,72	23,92	15,58	20,37	20,30	19,94	
Indistinto	4,08	3,58	3,70	3,00	5,40	3,51	4,46	3,59	
A tasca	5,24	2,11	3,08	6,41	1,04	6,53	3,28	2,35	
A vescica	0,54	3,72	2,13	0,71	4,25	0,29	3,39	2,31	
A fessura	6,75	14,52	10,96	5,05	18,22	5,68	13,86	11,25	
A fessura longitudinale	0,50	1,08	0,69	1,00	0,72	0,82	0,96	0,66	
Cavità boccale									
1A	16,96	25,57	22,59	17,24	23,99	16,79	22,88	22,68	
1B	9,68	11,55	10,77	11,14	9,47	10,68	10,29	10,80	
2A	52,69	53,25	51,90	54,62	53,18	55,53	50,93	52,91	
2B	17,33	9,63	11,42	17,00	13,37	17,01	15,90	9,91	
Classi C-p									
1	0,00	0,12	0,12	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	
2	21,15	22,96	21,47	24,71	19,55	21,15	23,50	21,60	
3	61,70	50,37	51,27	60,83	60,74	66,21	56,17	50,29	
4	13,72	26,29	23,81	13,87	19,71	12,46	19,90	24,28	
5	0,09	0,26	0,00	0,58	0,00	0,19	0,43	0,00	

Tabella 8. Indici di diversità di Shannon (S) e di equitabilità di Pielou (J) rilevati per ciascuna stazione e riferiti ai generi di nematodi.

Stazione	S	J'	H'(log2)
M1	33,67	0,90	4,57
M2	6,67	0,58	1,90
M3	28,67	0,92	4,41
M4	29,33	0,91	4,42
M5	5,00	0,97	2,03
M6	18,00	0,87	3,56
M7	14,67	0,90	3,01
M8	11,33	0,94	2,97
M9	8,00	0,95	2,71
M10	7,33	0,93	2,48
M11	22,67	0,93	3,89
M12	19,67	0,89	3,77
M13	33,67	0,91	4,63
M14	13,67	0,90	3,30
M15	10,33	0,98	3,18
M16	23,67	0,88	4,03
M17	7,67	0,97	2,50
M18	13,33	0,87	3,01
M19	38,67	0,92	4,85
M20	25,67	0,88	4,08

Tabella 10. Risultati dell'Analisi della Similarità (ANOSIM, *fourth root trasformation*) applicata sulla struttura di comunità della meiofauna e della nematofauna

	Gruppo trofico		Anfidio		Cuticola		Coda		Classe C-p		BTA	
Atolli		p>0,05		p>0,05		p>0,05		p>0,05		p>0,05		p>0,05
Habitat	R=0,12	p<0,001	R=0,08	p<0,05	R=0,07	p<0,05	R=0,07	p<0,05	R=0,12	p<0,001	R=0,14	p<0,001
Profondità		p>0,05		p>0,05		p>0,05		p>0,05		p>0,05		p>0,05
Inclinazioni		p>0,05		p>0,05		p>0,05		p>0,05		p>0,05		p>0,05