

Research Article

Diversidad y distinción taxonómica de la macrofauna en fondos blandos de la plataforma norte y suroccidental cubana

Gema Hidalgo¹, Wilmer Toledo² & Alejandro Granados-Barba³

¹Posgrado en Ecología y Pesquerías, Universidad Veracruzana, Independencia 30
Col. Centro, 94290, Boca del Río, Veracruz, México

²Instituto de Oceanología, Ira. 18406 entre 184 y 186, Playa, La Habana, Cuba

³Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana, Hidalgo 617
Col. Río Jamapa, 94290, Boca del Río, Veracruz, México

Corresponding author: Gema Hidalgo (gemahidrod@gmail.com)

RESUMEN. Se evaluó la diversidad de la macrofauna en fondos blandos de la plataforma marina cubana norte y suroccidental. Se utilizaron índices de variación taxonómica que aportan una nueva dimensión en la interpretación de la diversidad de las comunidades, que son independientes del tipo de hábitat y del esfuerzo de muestreo, y tienen respuesta monotónica ante las perturbaciones del ambiente. La heterogeneidad de taxones fue significativamente mayor en los biotopos areno-fangoso con vegetación, arenoso con vegetación y arenoso con vegetación sobre fondo duro. La diversidad por biotopos reflejó un gradiente de menor a mayor tamaño de partícula y de ausencia a presencia de vegetación. La distinción taxonómica promedio (Δ^+) esperada en estas zonas de la plataforma cubana es de 92,5, con límites de confianza de 95% entre 76,7 y 100. Las estaciones con distinción taxonómica promedio <92,5 y fuera del límite de confianza inferior, se pueden considerar con condiciones ambientales de deterioro o que favorecen la diversidad de algún grupo en particular. Los grupos dominantes en esta fracción del bentos son crustáceos y poliquetos, como ocurre en otras regiones tropicales y templadas. Estos resultados sirven de base para la evaluación y monitoreo ambiental del macrozoobentos como componente clave del funcionamiento de ecosistemas marinos en fondos blandos de Cuba.

Palabras clave: macrozoobentos, diversidad, distinción taxonómica, fondos blandos, Cuba.

Macrofaunal diversity and taxonomic distinctness in soft bottoms of the northern and southwestern Cuban shelf

ABSTRACT. Diversity of macrofaunal groups in soft bottoms of the northern and southwestern Cuban shelf was assessed using taxonomic indices that depend on community structure, are independent of habitat type and sampling effort, and have a monotonic response to environmental disturbances. Taxa heterogeneity was significantly higher in sandy-muddy with vegetation, sandy with vegetation, and sandy with vegetation on hard bottom substrates. Biotopes diversity showed a gradient from smaller to greater particle size and from absence to presence of vegetation. Average taxonomic distinctness expected in these zones of the Cuban marine shelf is 92.5 with 95% confidence limits between 76.7 and 100. Sites with average taxonomic distinctness lower than 92.5 and outside the estimated confident limits can be considered environmentally deteriorated or favoring diversity of some particular groups. Dominant groups in this benthos fraction are crustaceans and polychaetes, which is consistent with studies in other tropical and temperate regions. These results constitute a baseline for environmental assessment and monitoring of macrofauna in Cuban soft bottoms, as a key component for marine ecosystems functioning.

Keywords: macrofauna, diversity, taxonomic distinctness, soft bottoms, Cuba.

INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre comunidades de la macrofauna bentónica a nivel mundial son numerosos y diversos;

entre éstos, se ha destacado su uso como bioindicadores de contaminación y perturbaciones ambientales (Covazzi-Harriague *et al.*, 2007; Pires-Vanin *et al.*, 2011), así como de la degradación de hábitats provoca-

dos por actividades antrópicas como la minería (Savage *et al.*, 2001), dragado (Chessa *et al.*, 2007), eutrofización (Ferreira *et al.*, 2011), actividades turísticas, portuarias, descargas residuales urbanas e industriales, y derrames de petróleo (Uhrin & Holmquist, 2003; Muniz *et al.*, 2013; Pires-Vanin *et al.*, 2013; Souza *et al.*, 2013).

En otro ámbito, se ha evaluado también la complejidad estructural del hábitat y su influencia sobre el macrozoobentos (Attril *et al.*, 2000; Arocena, 2007), mientras que Biles *et al.* (2002), Norling *et al.* (2007), Lloret & Marín (2011) y Kristensen *et al.* (2014) analizaron la actividad bioperturbadora de estos organismos y su relación con la funcionalidad del ecosistema, estructura de comunidades y flujo de nutrientes en el sedimento. Otro aspecto común es destacar la importancia de la macrofauna asociada a especies de interés económico, *e.g.*, con relación a fondos de pesca de camarón (Scelzo *et al.*, 2002; Valdés *et al.*, 2011), bancos ostrícolas (Susan-Tepetlan & Aldana-Aranda, 2007; Hernández-Ávila *et al.*, 2013) y nidos de *Malacanthus plumieri* (Gutiérrez-Salcedo *et al.*, 2007).

En Cuba, la importancia ecológica y económica de las comunidades bentónicas ha sido reconocida desde la década de los 70' en varios estudios (Armenteros *et al.*, 2007; Arias-Schreiber *et al.*, 2008; Ocaña *et al.*, 2012). No obstante, no hay trabajos integradores sobre atributos de las comunidades de la macrofauna en fondos blandos de la plataforma marina cubana. Los estudios realizados son dispersos, y no tienen homogeneidad en cuanto a métodos de muestreo pues responden a diferentes objetivos.

La diversidad bentónica es un indicador ampliamente utilizado, entre otros componentes del ecosistema, para evaluar la integridad ecológica en aguas marinas (Borja *et al.*, 2009), y generalmente se hace a través del uso de índices que tienen diferentes consideraciones para su aplicación. Los índices de diversidad "tradicionales" tienen problemas con la dependencia del tamaño de muestra, y al momento de diferenciar las variaciones ambientales naturales de aquellas inducidas por acciones humanas (Mouillot *et al.*, 2005). Al depender del esfuerzo de muestreo, estos índices subestiman la riqueza taxonómica real, por lo que se han propuesto herramientas tales como los índices de diversidad basados en la distancia taxonómica, definida por el número de nodos o longitud de la vía entre especies en el árbol o jerarquía taxonómica linneana (Warwick & Clarke 1995, 2001; Clarke & Warwick 1998, 2001a), como medida de su relación filogenética y presumiblemente funcional (Ricotta, 2005; Ricotta & Szeidl, 2006).

Los índices de diversidad taxonómica se han estado valorando en diferentes ambientes (*e.g.*, rocosos y dulceacuícolas) (Terlizzi *et al.*, 2005; Heino *et al.*, 2007), regiones y latitudes (*e.g.*, polares, templadas y tropicales) (Conlan *et al.*, 2004; Miranda *et al.*, 2005; Nicholas & Trueman, 2005; Włodarska-Kowalczyk *et al.*, 2005; Leonard *et al.*, 2006), siendo una herramienta potencialmente útil para evaluar la diversidad en fondos blandos de distintas zonas de la plataforma insular cubana. El uso de los índices mencionados contribuye a la comprensión de la estructura y distribución de las comunidades para el monitoreo de los cambios en la calidad ecológica de los hábitats. En consecuencia, el propósito del presente estudio es comparar la abundancia de la macrofauna en diferentes biotopos sedimentarios de la plataforma marina cubana, y analizar su diversidad mediante el uso de diferentes índices ecológicos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño de la investigación

Se analizó la diversidad taxonómica de la macrofauna en fondos blandos someros de la costa norte y suroccidental de Cuba (<20 m de profundidad). A partir de la literatura, bases de datos y mapas temáticos elaborados entre 1975 y 2009, se obtuvo datos de abundancia provenientes de 270 estaciones localizadas en diferentes zonas de la plataforma insular, y distribuidas como sigue: 22 en el archipiélago Los Colorados, Pinar del Río, zona noroccidental (Ibarzábal, 1982), 3 en Canasí, al Este de La Habana, zona noroccidental (Martínez-Daranas & Hidalgo, 2003), 74 en el Archipiélago Sabana Camagüey, zona norcentral (Jiménez & Ibarzábal, 1982; Sánchez-Noda *et al.*, 2006), 19 en Moa, Holguín, zona nororiental (Hidalgo, 2004; Hidalgo & Busutil, 2008), 152 en el Golfo de Batabanó, zona suroccidental (Ibarzábal, 1990, 1993; Arias-Schreiber *et al.*, 2008; Hidalgo & Areces, 2009).

Los biotopos de las 270 estaciones se clasificaron, utilizando la información de mapas temáticos y/o descripciones de los tipos de fondo en la literatura consultada, de acuerdo al tamaño predominante de partículas de sedimento y a la presencia de vegetación acuática sumergida (algas y/o pastos marinos): F: fango (sedimentos finos, con predominio de limos y arcillas), FV: fango con vegetación, AF: areno-fangoso, AFV: areno-fangoso con vegetación, A: arena (donde el diámetro medio de partículas es >0.063 mm), AV: arenoso con vegetación, R: capa de sedimento sobre fondo rocoso, RV: capa de sedimento con vegetación sobre fondo rocoso.

El equipo utilizado para la toma de muestras en los trabajos analizados varió, incluyendo dragas de gravedad, nucleadores y draga de succión operada mediante buceo autónomo. Este último, sugerido por Thomassin (1978), se utilizó en 81 de las 270 estaciones analizadas (Fig. 1), recogiendo el sedimento en un área efectiva de 0.1 m² y 10 cm de profundidad, hacia un saco recolector de 0.5 mm de abertura de malla.

Se usó una manga cónica adosada al tubo de succión y al cilindro que delimita el área de muestreo, según lo recomendado por Ibarzábal (1987), para retener organismos de la fauna que escapan con facilidad durante la colecta.

En todos los casos las muestras se fijaron en solución de formaldehído al 4%, neutralizado con tetraborato de sodio, y se obtuvo la macrofauna retenida en el tamiz de 500 µm, para su cuantificación e identificación hasta la menor resolución taxonómica posible.

Análisis de datos

Se utilizaron índices de diversidad univariados, tanto clásicos como taxonómicos. Para hacer el análisis mediante los índices clásicos, se consideraron solo las abundancias directamente comparables de individuos provenientes de las 81 estaciones muestreadas con draga succionadora.

Se determinó la diversidad (H') de Shannon & Weaver (1949) y la equidad (J') de Pielou (1966).

Al utilizar diferentes fuentes de información sobre abundancia de la macrofauna bentónica en zonas del archipiélago cubano, obtenidas con distintos objetivos, el nivel taxonómico al que se realizó la identificación dentro de cada grupo no fue parejo, llegando algunos hasta especies, como poliquetos con 86 en el Golfo de Batabanó (Arias-Schreiber *et al.*, 2008) y 98 en el Archipiélago Sabana Camagüey (Ibarzábal, 2007), mientras que otros aparecen solo hasta taxones superiores. Por tal motivo, para uniformar protocolos y homogeneizar los grados de precisión y exactitud del análisis, en el presente estudio se analizó el nivel taxonómico de clases de macrofauna, incluyendo 26 en total.

Adicionalmente, para los crustáceos de la clase Malacostraca, dada su representatividad y variabilidad taxonómica, se consideró la clasificación hasta órdenes, incluyendo 11 órdenes, lo que hizo un total de 36 grupos analizados. Se compararon los índices de diversidad (H') y equidad (J') entre biotopos, mediante análisis de varianzas y pruebas de comparación de medias *post-hoc* (Zar, 1999). En el caso de los datos no paramétricos se utilizó el análisis de varianza de

Kruskal-Wallis. Ambas pruebas estadísticas se realizaron con un nivel de significación de 0,05 utilizando el programa Statistica 7.0 (StatSoft, Inc. 2004).

Para el total de las 270 estaciones analizadas, cuyas muestras se tomaron con diferentes equipos, se obtuvo los siguientes índices: diversidad taxonómica (Δ), distinción taxonómica promedio (Δ^+) y variación de la distinción taxonómica (Λ^+), propuestos por Warwick & Clarke (1995). Para el procesamiento de los datos se utilizó el programa Primer 6.0.2 (Clarke & Gorley, 2006).

Diversidad taxonómica:

$$\Delta = \frac{[\sum \sum_{i < j} \omega_{ij} x_i x_j]}{\left[\frac{N(N-1)}{2} \right]}$$

ω_{ij} es la distancia taxonómica entre todos los pares de especies i, j ; $N = \sum_i x_i$ el número total de individuos de la muestra, y se utilizaron además las siguientes expresiones:

Distinción taxonómica promedio:

$$\Delta^+ = \frac{[\sum \sum_{i < j} \omega_{ij}]}{\left[\frac{S(S-1)}{2} \right]}$$

Variación de la distinción taxonómica:

$$\Lambda^+ = \frac{[\sum \sum_{i < j} (\omega_{ij} - \Delta^+)^2]}{\left[\frac{S(S-1)}{2} \right]}$$

S = es el número de especies de la muestra

Para analizar la variabilidad regional de estos índices, se elaboró una tabla comparativa de los valores de Δ , Δ^+ y Λ^+ de la macrofauna en las zonas estudiadas. Los índices de diversidad taxonómicos tienen la ventaja de tener respuesta monótonica y ser independientes del tipo de hábitat, del tamaño de muestra y de la presencia de especies raras. No obstante, se vuelven imprecisos cuando se dispone de escasas estaciones de muestreo (Clarke & Warwick, 2001b). Por ello, al haber solo tres estaciones próximas a Canasí, al noreste de La Habana, no se consideró en la tabla de índices por zona.

RESULTADOS

Abundancia e índices de diversidad

La abundancia media (ind m⁻²) por biotopo varió entre 364,1 y 1470,9, siendo >1000 ind m⁻² en el arenofangoso con vegetación y arenoso con vegetación, con predominio de poliquetos (Tabla 1). Este grupo constituyó el 31,8% de la densidad total, seguido por anfípodos (9,8%), nemátodos (9,2%), ostrácodos (8,7%), tanaidáceos (8,2%), misidáceos (4,5%), cumá-

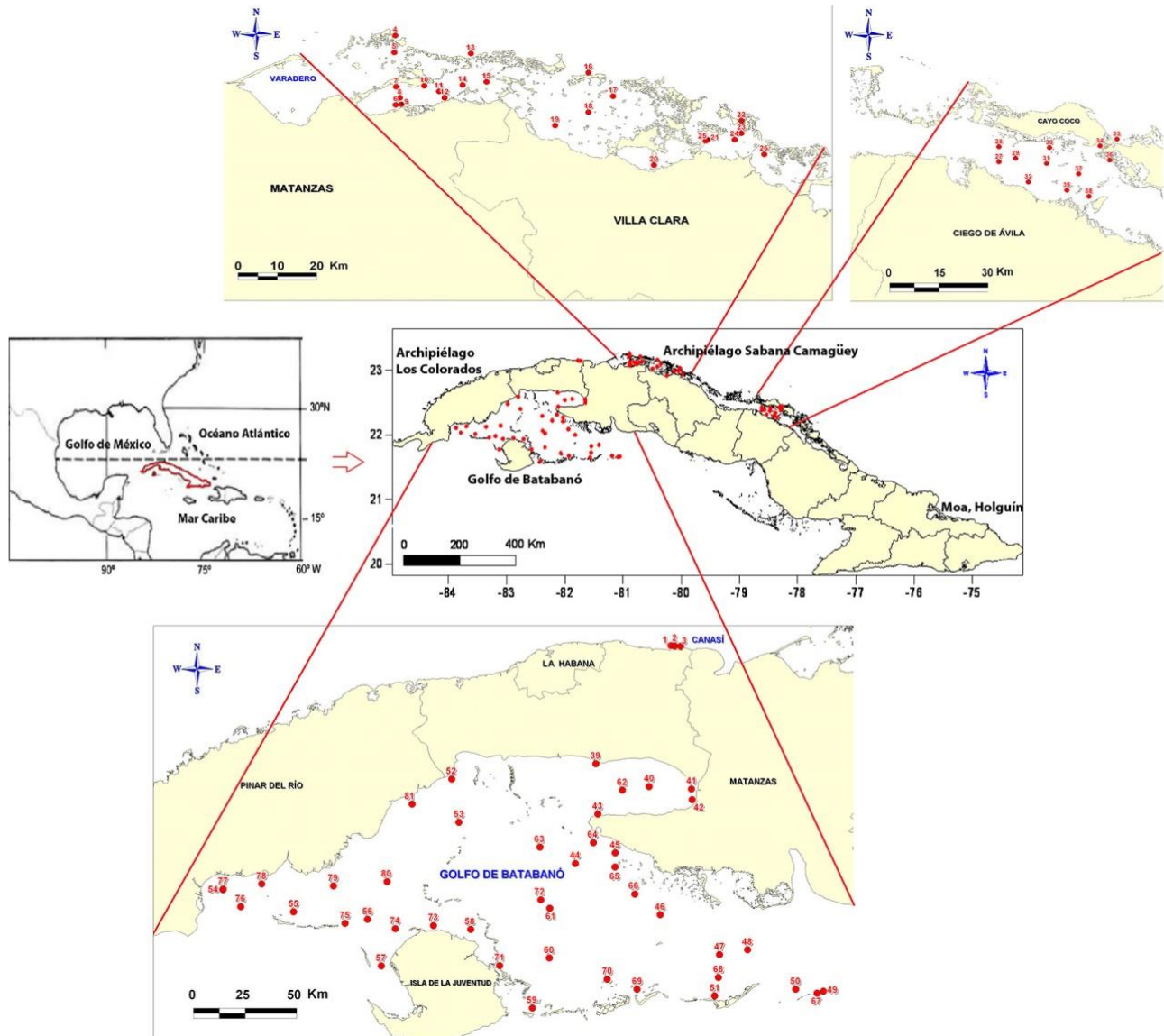


Figura 1. Mapa del área de estudio con las 81 estaciones muestreadas con draga succionadora (puntos rojos), ubicadas frente a Canasí (3), en el Archipiélago Sabana Camagüey (35) y Golfo de Batabanó (43).

ceos (4,1%), bivalvos (4,0%), decápodos (2,8%), gastrópodos (2,7%), isópodos (2,5%) y otros grupos menores.

El índice de diversidad (H') fue significativamente mayor en el biotopo de sedimento con vegetación sobre fondo rocoso (RV). Este se diferenció significativamente de los demás biotopos, excepto del arenofangoso con vegetación (AFV) y del arenoso con vegetación (AV) (Fig. 2). Los biotopos de fango (F) y sedimento con vegetación sobre fondo rocoso (RV) mostraron las mayores diferencias significativas. En cuanto a la equidad (J'), no hubo diferencias significativas entre biotopos (Fig. 3).

La diversidad taxonómica (Δ) de los 14 filos identificados varió por zonas geográficas entre 58,4 y 75,9, y la distinción taxonómica promedio (Δ^+), entre 84,5 y 92,4 (Tabla 2). La mayor variación de la distinción taxonómica (Δ^+) se observó en el Golfo de Batabanó y el Archipiélago Sabana-Camagüey.

La distinción taxonómica promedio (Δ^+) esperada en estas zonas de la plataforma cubana fue de 92,5; con límites de confianza del 95% entre 76,7 y 100 (Fig. 4). Fuera del límite de confianza se encontraron 13 estaciones con diferentes biotopos y números de taxones. La zona de mayor precisión del estadístico se encontró entre 10 y 20 taxones.

Tabla 1. Abundancia media (ind m⁻²) y error estándar de los grupos más abundantes (>5%) y total por biotopos; entre paréntesis se indica el número de estaciones. F: fango, FV: fango con vegetación, AF: areno-fangoso, AFV: areno-fangoso con vegetación, A: arena, AV: arenoso con vegetación, R: capa de sedimento sobre fondo rocoso, RV: capa de sedimento con vegetación sobre fondo rocoso.

Grupo	F(16)	AF(5)	A(7)	R(6)	FV(13)	AFV(21)	AV(10)	RV(3)
Polychaeta	62,4±13,4	59,9±17,1	210,9±33,7	261,7±122,6	131,4±39	538,6±159,6	349±159,1	166,7±61,8
Amphipoda	25,5±11,5	65±35,1	27,3±16,2	35±26,3	82,5±24,6	186,2±57,4	93,7±29,8	36,7±13,8
Nematoda	29,4±18,3	6,7±6,6	32,4±17,3	106,7±40,5	25,4±15,4	79,4±24,7	188±134	47,8±33,4
Ostracoda	24,4±13,8	9,3±6,4	29,5±14,9	20,0±6,4	23,6±11,5	180,6±73,2	104±42,5	98,9±14,4
Tanaidacea	70,9±47,6	15,6±7,2	19,7±12,5	173,9±137,7	20,2±4,1	76,4±22	51,8±11,2	33,3±10,7
Total	369,9±104,3	461,1±330,9	517,4±111	703±159	364,1±105,7	1470,9±383	1037,1±379,3	668,9±127,4

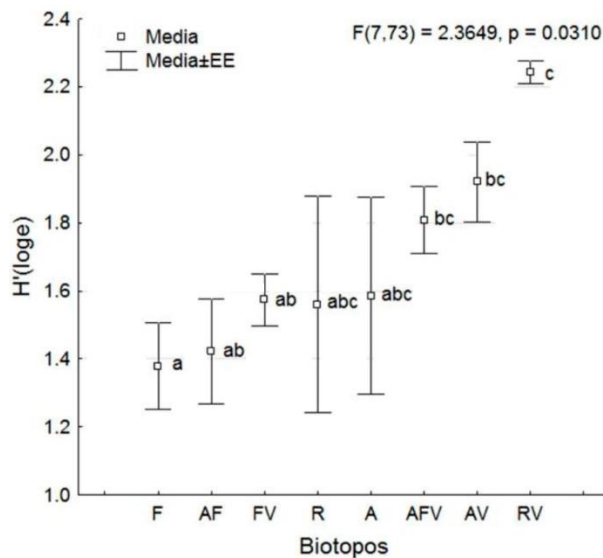


Figura 2. Valores del índice de diversidad de Shannon-Weaver por biotopos (media ± error estándar). F: fango, AF: areno-fangoso, FV: fango con vegetación, R: capa de sedimento sobre fondo rocoso, A: arena, AFV: areno-fangoso con vegetación, AV: arenoso con vegetación y RV: capa de sedimento con vegetación sobre fondo rocoso. $F(7,73) = 2,3649$; $P = 0,031$. Las letras a, b y c indican diferencias significativas con $P < 0,05$.

DISCUSIÓN

Se encontraron diferencias claras en las comunidades en cuanto a su composición y abundancia, según el tipo de biotopo, mediante los valores del índice de diversidad de Shannon-Weaver. La complejidad de hábitats, dada por el mayor tamaño de partículas de los sedimentos y la presencia de vegetación, influyó en la diversidad de grupos que se obtuvo en los biotopos RV, AV y AFV. Los factores y mecanismos que explican la relación entre la complejidad estructural de los hábitats y los patrones ecológicos de la macrofauna han sido analizados por varios autores (e.g., Hewitt *et al.*, 2005; Hauser *et al.*, 2006; Cortés *et al.*, 2012), demostrando

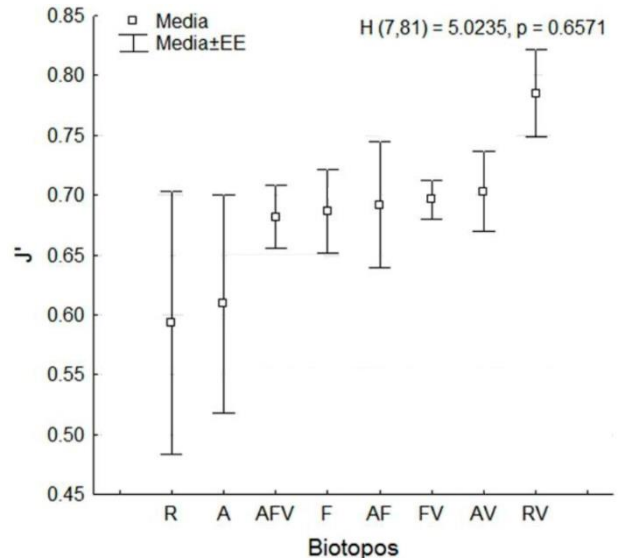


Figura 3. Valores del índice de equidad de Pielou por biotopos (media ± error estándar). R: capa de sedimento sobre fondo rocoso, A: arena, AFV: areno-fangoso con vegetación, F: fango, AF: areno-fangoso, FV: fangoso con vegetación, AV: arenoso con vegetación y RV: capa de sedimento con vegetación sobre fondo rocoso. $H(7,81) = 5,0235$; $P = 0,6571$.

la importancia que tiene, tanto el incremento en superficie disponible para la fauna, como la configuración espacial y rugosidad del hábitat en sí, formando una variedad de microhábitats que favorecen la mayor riqueza de organismos. En el presente estudio esto parece haber influido positivamente en las abundancias de poliquetos y ostrácodos en particular.

Los grupos dominantes en los biotopos (poliquetos, crustáceos), se encuentran comúnmente con mayor diversidad en esta fracción del bentos. Esto se ha evidenciado en diferentes regiones tropicales (Eklöf *et al.*, 2005; Gutiérrez-Salcedo *et al.*, 2007; Díaz-Díaz *et al.*, 2013), subtropicales (Pires-Vanin *et al.*, 2011, 2013) y templadas (Ríos *et al.*, 2003; Moreira & Troncoso, 2007). En el biotopo de sedimento con vege-

Tabla 2. Índices de diversidad taxonómicos en cinco zonas de la plataforma insular cubana. (Diversidad taxonómica Δ , distinción taxonómica promedio Δ^+ , variación de la distinción taxonómica Λ^+).

Zonas	Δ	Δ^+	Λ^+
Archipiélago Sabana-Camagüey	58.4	90.1	332.3
Moa	63.8	89.5	284.3
Archipiélago Los Colorados	65.1	92.4	278.7
Golfo de Batabanó	70.1	84.5	376.9
Canasí	75.9	92.1	286.7

tación sobre fondo rocoso (RV) se puede encontrar mayor diversidad, ya que generalmente en este tipo de fondo el macrofitobentos se encuentra en parches, lo que contribuye a la heterogeneidad de nichos y recursos, y crea un efecto de borde que proporciona mayor superficie de intercambio entre comunidades (Hewitt *et al.*, 2002; Bouma *et al.*, 2009). Estas condiciones deben favorecer la equidad entre grupos, que fue mayor en este biotopo, aun cuando no hubo diferencias significativas.

Los fondos arenosos y areno-fangosos con vegetación (AV y AFV) también fueron propicios para el desarrollo de grupos como poliquetos y anfípodos. En estos biotopos, además de la complejidad estructural del hábitat, influye una mayor disponibilidad de alimento, a partir de la trama creada por las estructuras vegetales en deposición y la retención de partículas que contribuyen al detrito. Otros autores (Neira & Palma, 2007; Pires-Vanin *et al.*, 2013; Jordana *et al.*, 2015) también observaron que el porcentaje de arena y contenido de materia orgánica son los principales factores ambientales que determinan la composición de la macrofauna en fondos blandos. En los biotopos fangosos y desprovistos de vegetación, la menor complejidad estructural del hábitat, baja disponibilidad de oxígeno y poca estabilidad de los sedimentos, deben haber influido en su menor diversidad.

La distinción taxonómica promedio (Δ^+) de las comunidades analizadas en el Archipiélago Sabana-Camagüey (ASC) y Moa fue muy similar, cercana a 90; sin embargo, en el ASC hubo mayor variación de la distinción taxonómica (Λ^+), lo que indica que en Moa la mayoría de los grupos pertenecen a pocos taxones superiores. Esto evidencia las condiciones a que se encuentra expuesta esta zona marina, con la influencia de efluentes y residuos sólidos asociados a procesos minero-metalúrgicos que se desarrollan en la región, así como de aportes fluviales provenientes de actividades urbana y portuaria (Rodríguez & Acero, 2006; Cervantes *et al.*, 2009, 2011).

Entre los principales problemas ambientales generados por dichas actividades, se encuentra la resus-

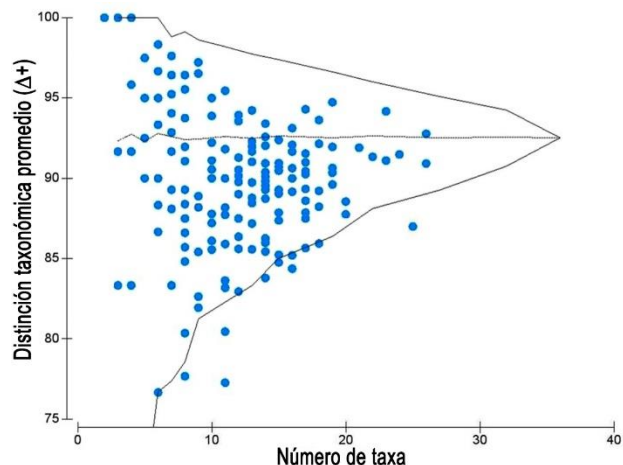


Figura 4. Distinción taxonómica promedio (Δ^+) de la macrofauna en fondos blandos de las zonas estudiadas de la plataforma marina cubana, con límites de confianza del 95%.

pensión de sedimentos, modificaciones del relieve submarino y alteraciones de la dinámica de los sedimentos, ingreso de contaminantes químicos tóxicos e incremento en la concentración de nutrientes (Rodríguez, 2006; Rodríguez & Acero, 2006). Todos estos fenómenos provocan diferentes grados de impacto e inciden en general sobre la estructura de las biocenosis. La menor variación de la distinción taxonómica donde el impacto de la contaminación es mayor, ha sido referida por Warwick *et al.* (2002) al comparar dos zonas costeras en el Reino Unido. Además, Tweedley *et al.* (2015) encontraron correlaciones significativas de la distinción taxonómica promedio (Δ^+) y de la variación de la distinción taxonómica (Λ^+) con concentraciones de siete metales pesados, por lo que consideran estos índices apropiados como indicadores de perturbaciones antropogénicas, y que permiten plantear condiciones regionales de referencia.

En el Archipiélago Los Colorados, se encontró la estructura más diversa de las comunidades analizadas ($\Delta^+ = 92,4$), lo que podría indicar mejor calidad de hábitats, pues esta área ha tenido menor grado de perturbación humana. Es también notable que los menores valores de diversidad taxonómica ($\Delta = 58,4$ y $\Delta = 63,8$) se registraron en zonas con mayor carga contaminante por la influencia de actividades industriales y urbanas, en algunas bahías interiores del Archipiélago Sabana-Camagüey (Montalvo-Estévez *et al.*, 2013) y Moa (Cervantes *et al.*, 2011).

En el Golfo de Batabanó, aunque se observó la menor distinción taxonómica promedio, la variación de la distinción taxonómica fue la mayor encontrada. Esto puede estar relacionado con diferencias en las estructuras tróficas en los biotopos, que influyen

notablemente en este estadístico; la reducción en la diversidad trófica conlleva una reducción en la distinción taxonómica, aunque no necesariamente en la riqueza de especies (Warwick & Clarke, 1998). Según Mackie *et al.* (2005), en la Isla de Seychelles los valores de Δ^+ fueron inferiores a los del mar de Irlanda (zona templada) y de una estación en Hong Kong (zona subtropical). Sin embargo, un análisis estructural detallado de las jerarquías taxonómicas mostró que Seychelles e Irlanda tuvieron igual número de entidades taxonómicas superiores, a niveles de familia a orden, pero en Seychelles hubo mayor número de especies dentro de algunas familias en particular, lo que resultó en una reducción relativa de Δ^+ , que representa la distancia taxonómica promedio ponderada entre cada par de especies de la muestra, y en un incremento relativo de su variación Λ^+ .

Los valores de Δ entre 58,4 y 70,1 al excluir las estaciones de Canasí, fueron intermedios entre los encontrados por Warwick *et al.* (2002) en el Reino Unido (20-80), lo que pudiera deberse, además de las variaciones que se deducen *a priori* a partir de la diferencia latitudinal, al grado de resolución taxonómica y a las escalas espaciales analizadas, así como a diferencias en las condiciones de perturbación y degradación de los hábitats. Este índice es altamente dependiente de la distribución de abundancia de los taxones y, por tanto, sigue muy de cerca los cambios de H' . En ese sentido, es notable que en el presente estudio los valores de H' también fueron intermedios a los encontrados en el Reino Unido (0,5-2,5), tanto por Warwick *et al.* (2002), como por Chainho *et al.* (2010).

Las estaciones analizadas en la plataforma cubana que se encontraron por debajo de los límites de confianza de la distinción taxonómica promedio (Δ^+), y con alto número de taxones, tienen mayor número de grupos inferiores pertenecientes a una misma categoría superior, lo que indica un ambiente más favorable para el desarrollo y diversidad dentro de ese taxón, como es en este caso Crustacea. No extraña entonces que la tendencia general de H' y J' no coincida con la de este índice (Δ^+), pero sí más con la de los índices diversidad taxonómica (Δ) y variación de la distinción taxonómica Λ^+ , siendo mayores como promedio en el Golfo de Batabanó ($H' = 2,40$ y $J' = 0,69$) que en el Archipiélago Sabana-Camagüey ($H' = 2,27$ y $J' = 0,63$).

El conocimiento actual sobre ecología de la macrofauna en hábitats tropicales es limitado comparado con el de zonas templadas y subtropicales (Helguera *et al.*, 2011). En estos ambientes, dicha fracción del bentos alcanza una alta diversidad, incluso dentro de algunos taxones superiores como Polychaeta (Hernández-Alcántara *et al.*, 2014). De ahí que el trabajo con niveles taxonómicos superiores a especie, o con grupos en particular, se ha considerado con fines prácticos en algunos estudios de evaluación de

impactos y biomonitoreo de la calidad ambiental, para optimizar el tiempo operacional y la relación costo/beneficio (Muniz & Pires-Vanin, 2005; Musco *et al.*, 2009).

En ocasiones se ha utilizado un enfoque de metanálisis a nivel de phylum, para comparar la severidad del estrés de las comunidades por perturbaciones antropogénicas en amplias regiones, pues las variaciones por causas naturales son menos evidentes a nivel de grandes grupos que de especies (Warwick & Clarke, 1993; Venturini *et al.*, 2004; Somerfield *et al.*, 2006). También se ha encontrado que el nivel taxonómico de familia es, en general, suficiente para evaluar los efectos de la contaminación en ambientes de sustratos blandos, sublitorales y estuarinos (Domínguez-Castanedo *et al.*, 2007; Marrero *et al.*, 2013).

Al no contar con información homogénea de las abundancias hasta nivel de familias o especies de todos los grupos macrobentónicos en las zonas de estudio, el presente trabajo constituye un análisis general de la diversidad hasta grandes grupos, que aporta por primera vez un valor esperado de distinción taxonómica promedio (Δ^+) de la macrofauna y sus límites de confianza en la plataforma cubana, como base o referencia para la prospección y monitoreo de estas comunidades, mediante el uso de estos índices de diversidad que no dependen del tipo de hábitat ni del tamaño de muestra, y para la descripción de los patrones detallados de especies en cada zona.

CONCLUSIONES

- Los biotopos con mayor diversidad de la macrofauna en fondos blandos de las zonas estudiadas de la plataforma cubana fueron areno-fangoso con vegetación (AFV), arenoso con vegetación (AV) y sedimento con vegetación sobre fondo rocoso (RV), reflejando un gradiente de menor a mayor tamaño de partícula y de ausencia a presencia de vegetación.
- Las estaciones con distinción taxonómica promedio de la macrofauna menor que 92,5 y por fuera del límite de confianza inferior estimado, se pueden considerar con condiciones ambientales de deterioro, o que favorecen la diversidad de algún taxón en particular.
- Los grupos dominantes de la macrofauna en fondos blandos de las zonas de estudio fueron poliquetos y crustáceos, lo que coincide con lo encontrado por otros autores en regiones tropicales y templadas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Rosa del Valle y Macario Esquivel por su contribución en la búsqueda bibliográfica, al

Consejo Científico del Departamento de Bentos del Instituto de Oceanología por las sugerencias en la elaboración del presente trabajo, a la Secretaría de Relaciones Exteriores del Gobierno de México y al Posgrado en Ecología y Pesquerías de la Universidad Veracruzana por su apoyo en la fase final del manuscrito, así como a los revisores anónimos y editores por sus comentarios y propuestas para mejorar el mismo.

REFERENCIAS

- Arias-Schreiber, M., M. Wolff, M. Cano, B. Martínez-Daranas, Z. Marcos, G. Hidalgo, S. Castellanos, R. del Valle, M. Abreu, J.C. Martínez, J. Díaz & A. Areces. 2008. Changes in benthic assemblages of the Gulf of Batabanó (Cuba) results from cruises undertaken during 1981-85 and 2003-04. *Pan-Am. J. Aquat. Sci.*, 3(1): 49-60.
- Armenteros, M., J.P. Williams, G. Hidalgo & G. González-Sansón. 2007. Community structure of meio- and macrofauna in seagrass meadows and mangroves from NW shelf of Cuba (Gulf of Mexico). *Rev. Invest. Mar.*, 28(2): 139-150.
- Arocena, R. 2007. Effects of submerged aquatic vegetation on macrozoobentos in a coastal lagoon of the southwestern Atlantic. *Int. Rev. Hydrobiol.*, 92(1): 33-47.
- Biles, C.L., D.M. Paterson, R.B. Ford, M. Solan & D.G. Raffaelli. 2002. Bioturbation, ecosystem functioning and community structure. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 6(6): 999-1005.
- Borja, A., A. Ranasinghe & S.B. Weisberg. 2009. Assessing ecological integrity in marine waters, using multiple indices and ecosystem components: challenges for the future. *Mar. Pollut. Bull.*, 59: 1-4.
- Bouma, T.J., V. Ortells & T. Ysebaert. 2009. Comparing biodiversity effects among ecosystem engineers of contrasting strength: macrofauna diversity in *Zostera noltii* and *Spartina anglica* vegetations. *Helgoland Mar. Res.*, 63: 3-18.
- Cervantes, Y., Y. Almaguer, A. Pierra, G. Orozco & H.J. Gursky. 2009. Variación de la dinámica erosiva y acumulativa en Cayo Moa Grande, Bahía de Moa, Cuba. Período 1972-2007. *Min. Geol.*, 25(4): 1-16.
- Cervantes, Y., Y. Almaguer, A. Pierra, G. Orozco & H.J. Gursky. 2011. Metales traza en sedimentos de la bahía de Cayo Moa (Cuba): evaluación preliminar de la contaminación. *Min. Geol.*, 27(4): 1-19.
- Chainho, P., G. Silva, M.F. Lane, J.L. Costa, T. Pereira, C. Azeda, P.R. Almeida, I. Metelo & M.J. Costa. 2010. Long-term trends in intertidal and subtidal benthic communities in response to water quality improvement measures. *Estuar. Coasts*, 33: 1314-1326. doi: 10.1007/s 12237-010-9321-2.
- Chessa, L.A., M. Scardi, S. Serra, A. Pais, P. Lanera, N. Plastina, L.M. Valiante & D. Vinci. 2007. Small-scale perturbation on soft bottom macrozoobenthos after mechanical cleaning operations in a Central-Western Mediterranean lagoon. *Transit. Waters Bull.*, 2: 9-19.
- Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2006. Primer v6: User manual/tutorial. PRIMER-E Ltd., Plymouth, 190 pp.
- Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *J. Appl. Ecol.*, 35: 523-531.
- Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 2001a. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 216: 265-278.
- Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 2001b. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER-E Ltd, Plymouth, 176 pp.
- Conlan, K.E., S.L. Kim, H.L. Lenihan & J.S. Oliver. 2004. Benthic changes during 10 years of organic enrichment by McMurdo Station, Antarctica. *Mar. Pollut. Bull.*, 49: 43-60.
- Cortés, F.A., O.D. Solano & J.A. Ruiz-López. 2012. Variación espacio-temporal de la fauna macrobentónica asociada a fondos blandos y su relación con factores ambientales en el Parque Nacional Natural Gorgona, Pacífico colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 41(2): 323-353.
- Covazzi-Harriague, A., C. Misic, M. Petrillo & G. Albertelli. 2007. Stressors affecting the macrobenthic community in Rapallo Harbour (Ligurian Sea, Italy). *Sci. Mar.*, 71(4): 705-714.
- Díaz-Díaz, O., I. Liñero-Arana, L. Troccoli & M. Jiménez-Prieto. 2013. Estructura comunitaria de la macrofauna bentónica de Caño Mánamo. *Bol. Inst. Oceanogr. Ven.*, 52(1): 131-143.
- Domínguez-Castanedo, N., R. Rojas-López, V. Solís-Weiss, P. Hernández-Alcántara & A. Granados-Barba. 2007. The use of higher taxa to assess the benthic conditions in the southern Gulf of Mexico. *Mar. Ecol.*, 28(Suppl. 1): 161-168.
- Eklöf, J.S., M. de la Torre-Castro, L. Adelsköld, N.S. Jiddawi & N. Kautsky. 2005. Differences in macrofaunal and seagrass assemblages in seagrass beds with and without seaweed farms. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 63: 385-396.
- Ferreira, J.G., J.H. Andersen, A. Borja, S.B. Bricker, J. Camp & M.C. Silva. 2011. Overview of eutrophication indicators to assess environmental status within the

- European Marine Strategy Framework Directive. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 93(2): 117-131.
- Gutiérrez-Salcedo, J.M., M.I. Aguilar-Pérez, A. Bermúdez, N.H. Campos & G.R. Navas. 2007. Estructura de la macrofauna de invertebrados presente en los nidos del pez *Malacanthus plumieri* (Bloch, 1786) (Perciformes: Malacanthidae) en la bahía de Nenguange, Parque Nacional Natural Tayrona, Mar Caribe colombiano. *Caldasia*, 29(2): 309-328.
- Hauser, A., M.J. Attrill & P.A. Cotton. 2006. Effects of habitat complexity on the diversity and abundance of macrofauna colonising artificial kelp holdfasts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 325: 93-100.
- Heino, J., H. Mykra, H. Hämäläinen, J. Aroviita & T. Muotka. 2007. Responses of taxonomic distinctness and species diversity indices to anthropogenic impacts and natural environmental gradients in stream macroinvertebrates. *Freshwater Biol.*, 52: 1846-1861.
- Helguera, Y., L. Díaz-Asencio, R. Fernández-Garcés, M. Gómez-Batista, A. Guillén, M. Díaz-Asencio & M. Armenteros. 2011. Distribution patterns of macrofaunal polychaete assemblages in a polluted semi-enclosed bay: Cienfuegos, Caribbean Sea. *Mar. Biol. Res.*, 7: 757-768.
- Hernández-Alcántara, P., J.D. Cortés-Solano, N.M. Medina-Cantú, A.L. Avilés-Díaz & V. Solís-Weiss. 2014. Polychaete diversity in the estuarine habitats of Términos Lagoon, Southern Gulf of Mexico. *Mem. Mus. Victoria*, 71: 97-107.
- Hernández-Ávila, I., A. Tagliafico & N. Rago. 2013. Composición y estructura de la macrofauna asociada con agregaciones de dos especies de bivalvos en Isla de Cubagua, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 61(2): 669-682.
- Hewitt, J.E., S.F. Thrush, P. Legendre, V.J. Cummings & A. Norkko. 2002. Integrating heterogeneity across spatial scales: interactions between *Atrina zelandica* and benthic macrofauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 239: 115-128.
- Hewitt, J.E., S.F. Thrush, J. Halliday & C. Duffy. 2005. The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. *Ecology*, 86: 1619-1626.
- Hidalgo, G. 2004. Características de la biota marina. In: J. Rodríguez-Rubio (ed.). Tercer monitoreo ambiental de la explotación del yacimiento de cienos carbonatados en la Bahía de Cayo Moa Grande. OC-270733-328, pp. 42-50.
- Hidalgo, G. & L. Busutil. 2008. Biota marina. In: M.C. Martínez (ed.). Estudio de impacto ambiental: emisario del licor de desecho y las colas en aguas profundas. Empresa Mixta Moa Nickel, S.A. Pedro Sotillo Alba. C-2007-A-43, pp. 118-130.
- Hidalgo, G. & A. Areces. 2009. Estimación cualitativa y cuantitativa del macrozoobentos en la macrolaguna del Golfo de Batabanó, Cuba. *Rev. Cub. Invest. Pesq.*, 26(1): 73-78.
- Ibarzábal, D.R. 1982. Evaluación cuantitativa del bentos en la región noroccidental de la plataforma de Cuba. *Cienc. Biol.*, 8: 57-80.
- Ibarzábal, D.R. 1987. Mejoras en el muestreo de macrobentos con el equipo de succión. *Rev. Invest. Inst. Oceanol.*, 67: 1-8.
- Ibarzábal, D.R. 1990. Características de la macroinfauna de la macrolaguna del Golfo de Batabanó. In: P. Alcolado (ed.). El bentos de la macrolaguna del Golfo de Batabanó. Academia, La Habana, pp. 113-128.
- Ibarzábal, D.R. 2007. (CD-ROM). Anélidos-Filo Annelida. Poliquetos-Clase Polychaeta. In: R. Claro (ed.). La biodiversidad marina de Cuba. Diversidad de organismos, Instituto de Oceanología, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, La Habana, pp. 62-67.
- Jiménez, C. & D.R. Ibarzábal. 1982. Evaluación cuantitativa del mesobentos en la plataforma nororiental de Cuba. *Cienc. Biol.*, 8: 53-69.
- Jordana, E., S. Pinedo & E. Ballesteros. 2015. Macrobenthic assemblages, sediment characteristics and heavy metal concentrations in soft-bottom Ebre Delta bays (NW Mediterranean). *Environ. Monit. Assess.*, 187. doi: 10.1007/s10661-015-4315-y.
- Kristensen, E., M. Delefosse, C.O. Quintana, M.R. Flindt & T. Valdemarsen. 2014. Influence of benthic macrofauna community shifts on ecosystem functioning in shallow estuaries. *Front. Mar. Sci.*, 1:41. doi: 10.3389/fmars.2014.00041.
- Leonard, D.R.P., K.R. Clarke, P.J. Somerfield & R.M. Warwick. 2006. The application of an indicator based on taxonomic distinctness for UK marine biodiversity assessments. *J. Environ. Manage.*, 78: 52-62.
- Lloret, J. & A. Marín. 2011. The contribution of benthic macrofauna to the nutrient filter in coastal lagoons. *Mar. Pollut. Bull.*, 62: 2732-2740.
- Mackie, A.S.Y., P. Graham-Oliver, T. Darbyshire & K. Mortimer. 2005. Shallow marine benthic invertebrates of the Seychelles Plateau: high diversity in a tropical oligotrophic environment. *Phil. Trans. Roy. Soc. London A*, 363: 203-228.
- Marrero, A., N. Venturini, L. Burone, F. García-Rodríguez, E. Brugnoli, M. Rodríguez & P. Muniz. 2013. Testing taxonomic sufficiency in subtidal benthic communities of an anthropized coastal zone: Río de la Plata (Uruguay). *IJESER*, 4(3): 29-45.
- Martínez-Daranas, B. & G. Hidalgo. 2003. Fauna marina. In: J. Rodríguez-Rubio (ed.). Solicitud de licencia ambiental del proyecto construcción y operación de un emisario submarino para la disposición de aguas de capa tratadas Sherritt International (Cuba) Oil and Gas Limited. C-2003-A-32, pp. 24-35.

- Miranda, J.R., D. Mouillot, D.F. Hernandez, A.S. Lopez, T.D. Chi & L.A. Perez. 2005. Changes in four complementary facets of fish diversity in a tropical coastal lagoon after 18 years: a functional interpretation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 304: 1-13.
- Montalvo-Estévez, J.F., I.A. García-Ramil, E. Perigó-Arnaud, O.C. Albuquerque-Brook & N. García-García. 2013. Calidad química del agua y sedimento en las bahías del Archipiélago Sabana-Camagüey. *Rev. Cub. Quím.*, 25(2): 123-133.
- Moreira, J. & J.S. Troncoso. 2007. Inventario de la macrofauna bentónica de sedimentos submareales de la Ensenada de Baiona (Galicia, Península Ibérica). *Nova Act. Cient. Compostelana (Biología)*, 16: 101-128.
- Mouillot, D., S. Gaillard, C. Aliaume, M. Verlaque, T. Blesher, M. Troussellier & D.C. Thang. 2005. Ability of taxonomic diversity indices to discriminate coastal lagoon environments based on macrophyte communities. *Ecol. Indic.*, 5(1): 1-17.
- Muniz, P. & A.M.S. Pires-Vanin. 2005. More about taxonomic sufficiency: a case study using polychaete communities in a subtropical bay moderately affected by urban sewage. *Ocean Sci. J.*, 40: 127-143.
- Muniz, P., A.M.S. Pires-Vanin & N. Venturini. 2013. Vertical distribution patterns of macrofauna in a subtropical near-shore coastal area affected by urban sewage. *Mar. Ecol.*, 34: 233-250.
- Musco, L., A. Terlizzi, M. Licciano & A. Giangrande. 2009. Taxonomic structure and the effectiveness of surrogates in environmental monitoring: a lesson from polychaetes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 383: 199-210.
- Neira, K. & M. Palma. 2007. Estructura la macrofauna en ambientes óxicos de Bahía Coliumo, Región del Bio-Bio, Chile Central. *Gayana*, 71(2): 156-169.
- Nicholas, W.L. & J.W.H. Trueman. 2005. Biodiversity of marine nematodes in Australian sandy beaches from tropical and temperate regions. *Biodivers. Conserv.*, 14: 823-883.
- Norling, K., R. Rosenberg, S. Hulth, A. Grémare & E. Bonsdorff. 2007. Importance of functional biodiversity and species-specific traits of benthic fauna for ecosystem functions in marine sediment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 332: 11-23.
- Ocaña, F.A., Y. Apín, Y. Cala, A. Vega, A. Fernández & E. Córdova. 2012. Distribución espacial de los macroinvertebrados de playas arenosas de Cuba oriental. *Rev. Invest. Mar.*, 32(1): 30-37.
- Pielou, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.*, 13: 131-144.
- Pires-Vanin, A.M.S., P. Muniz & F.C. De Léo. 2011. Benthic macrofauna structure in the northeast area of Todos os Santos Bay, Bahia State, Brazil: patterns of spatial and seasonal distribution. *Braz. J. Oceanogr.*, 59(1): 27-42.
- Pires-Vanin, A.M.S., E. Arasaki & P. Muniz. 2013. Spatial pattern of benthic macrofauna in a sub-tropical shelf, São Sebastião Channel, Southeastern Brazil. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 41(1): 42-56.
- Ricotta, C. 2005. Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheor.*, 53: 29-38.
- Ricotta, C. & L. Szeidl. 2006. Towards a unifying approach to diversity measures: bridging the gap between the Shannon entropy and Rao's quadratic index. *Theor. Popul. Biol.*, 70: 237-243.
- Ríos, C., E. Mutschke & E. Morrison. 2003. Biodiversidad bentónica sublitoral en el estrecho de Magallanes, Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 38(1): 1-12.
- Rodríguez, R. 2006. Hydrogeotechnical characterization of a metallurgical waste. *Can. Geotech. J.*, 43: 1042-1060.
- Rodríguez, R. & P. Acero. 2006. Impacto y riesgo ambiental de las actividades minero-metalúrgicas. In: R. Rodríguez & A. García-Cortés (eds.). *Los residuos minero-metalúrgicos en el medio ambiente*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, pp. 377-394.
- Sánchez-Noda, R., R. del Valle, M. Cano, J.C. Martínez, M.E. Chávez, Z. Marcos *et al.* 2006. (CD-ROM). Sistema de información para la biodiversidad de la fauna en las áreas protegidas del Archipiélago Sabana-Camagüey. Proyecto PNUD/GEF CUB/98/G32, La Habana.
- Savage, C., J.G. Field & R.M. Warwick. 2001. Comparative meta-analysis of the impact of offshore marine mining on macrobenthic communities versus organic pollution studies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 221: 265-275.
- Scelzo, M.A., J. Martínez-Arca & N.M. Lucero. 2002. Diversidad, densidad y biomasa de la macrofauna componente de los fondos de pesca "Camarón-Langostino", frente a Mar del Plata, Argentina (1998-1999). *Rev. Invest. Des. Pesq.*, 15: 43-65.
- Shannon, C.E. & W. Weaver. 1949. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Illinois, 117 pp.
- Somerfield, P.J., M. Atkins, S.G. Bolam, K.R. Clarke, E. Garnacho, H.L. Rees, R. Smith & R.M. Warwick. 2006. Relative impacts at sites of dredged-material relocation in the coastal environment: a phylum-level meta-analysis approach. *Mar. Biol.*, 148: 1231-1240.
- Souza, F.M., K.M. Brauko, P.C. Lana, P. Muniz & M.G. Camargo. 2013. The effect of urban sewage on benthic macrofauna: a multiple spatial scale approach. *Mar. Pollut. Bull.*, 67: 234-240.

- StatSoft, Inc. 2004. Statistica (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.
- Susan-Tepetlan, P.V. & D. Aldana-Aranda. 2007. Macrofauna bentónica asociada a bancos ostrícolas en las lagunas costeras Carmen, Machona y Mecoaacán, Tabasco, México. *Rev. Biol. Trop.*, 56(1): 127-137.
- Terlizzi, A., D. Scuderi, S. Fraschetti & M.J. Anderson. 2005. Quantifying effects of pollution on biodiversity: a case study of highly diverse molluscan assemblages in the Mediterranean. *Mar. Biol.*, 148: 293-305.
- Thomassin, B.A. 1978. Soft-bottom communities. In: D.R. Stoddart & R.E. Johannes (eds.). *Coral reefs: research methods*. UNESCO, Paris, pp. 263-298.
- Tweedley, J.R., R.M. Warwick & I.C. Potter. 2015. Can biotic indicators distinguish between natural and anthropogenic environmental stress in estuaries?. *J. Sea Res.*, 102: 10-21. doi: 10.1016/j.seares.2015.04.001.
- Uhrin, A.V. & J.G. Holmquist. 2003. Effects of propeller scarring on macrofaunal use of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 250: 61-70.
- Valdés, E., V. Villafuerte, H. Domínguez & A. Pérez. 2011. Variabilidad temporal de la fauna acompañante del camarón *Farfantepenaeus notialis* en el Golfo de Ana María, Cuba. *Rev. Cub. Invest. Pesq.*, 28(2): 1-7.
- Venturini, N., P. Muniz & M. Rodríguez. 2004. Macrobenthic subtidal communities in relation to sediment pollution: a test of the applicability of the phylum-level meta-analysis approach in a southeastern coastal region of South America. *Mar. Biol.*, 144: 119-126.
- Warwick, R.M. & K.R. Clarke. 1993. Comparing the severity of disturbance: a metaanalysis of marine macrobenthic community data. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 92: 221-231.
- Warwick, R.M. & K.R. Clarke. 1995. New "biodiversity" measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 129: 301-305.
- Warwick, R.M. & K.R. Clarke. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *J. Appl. Ecol.*, 35: 532-543.
- Warwick, R.M. & K.R. Clarke. 2001. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Oceanogr. Mar. Biol.*, 39: 207-231.
- Warwick, R.M., C.M. Ashman, A.R. Brown, K.R. Clarke, B. Dowell, B. Hart, R.E. Lewis, N. Shillabeer, P.J. Somerfield & J.F. Tapp. 2002. Inter-annual changes in the biodiversity and community structure of the macrobenthos in Tees Bay and the Tees Estuary, UK, associated with local and regional environmental events. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 234: 1-13.
- Włodarska-Kowalczyk, M., T.H. Pearson, M.A. Kendall. 2005. Benthic response to chronic natural physical disturbance by glacial sedimentation in an Arctic Fjord. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 303: 31-41.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey, 662 pp.

Received: 2 February 2015; Accepted: 15 July 2015