

COMUNIDAD MACROINFAUNAL DE FONDOS BLANDOS SOMEROS TROPICALES (CARIBE COLOMBIANO)

Angela I. Guzmán-Alvis, Oscar D. Solano, Marlon E. Córdoba-Tejada y
Angela C. López-Rodríguez

RESUMEN

Con el propósito de definir la comunidad de la macroinfauna de fondos blandos y sus esquemas de distribución espacial y temporal en el área de Santa Marta, durante dos años se realizaron muestreos entre los 7 y 60 m de profundidad. Se estimaron variables comunitarias como la densidad, biomasa y diversidad para caracterizar las asociaciones. Mediante la técnica BIOENV, se relacionó la distribución de las asociaciones con las variables ambientales (profundidad, turbidez, materia orgánica, carbono orgánico, nitrógeno orgánico, fósforo orgánico y diámetro medio del sedimento). Se estimó una densidad de 1499 indiv * m² y una biomasa húmeda de 10.9 g * m². Los organismos colectados pertenecieron a seis taxa: poliquetos, crustáceos, sipuncúlidos, moluscos, briozoos y equinodermos; los primeros fueron los más importantes en abundancia y biomasa. Los resultados del ordenamiento mostraron cuatro grupos, que se distribuyeron siguiendo un gradiente de profundidad, pero no se obtuvo un claro esquema de variación temporal. Debido al gran número de géneros generalistas entre los grupos, se definió una sola comunidad constituida por zonas, en donde los límites son tenues. La profundidad es la variable que mejor explica la distribución faunística encontrada; en comparación con otras áreas del Caribe y zonas templadas no contaminadas, la relación entre variables ambientales y el esquema biológico mostró un alto coeficiente de correlación. Para el Caribe, la profundidad sola o junto con otras variables, muestra la mejor relación con los patrones estructurales biológicos.

PALABRAS CLAVE: Macrobentos marino. Estructura de comunidades. Esquemas de distribución. Fondos blandos tropicales. Caribe colombiano.

ABSTRACT

Macroinfaunal communities of shallow tropical soft bottoms (Colombian Caribbean). With the aim to characterize the soft-bottom macrofauna and its spatial and temporal distribution patterns in the Santa Marta area, a two years sampling program was performed at depths between 7 to 60m. Density, biomass and diversity of the community were determined. The BIOENV method was applied in order to relate the distribution of the associations and the environmental variables (depth, turbidity, organic matter, organic carbon, organic nitrogen, organic phosphorus and median particle diameter). A density of 1499 indiv * m² and 10.9 g * m² wet biomass were obtained. The collected organisms belonged to six taxa: polychaetes, crustaceans, sipunculids, molluscs, bryozoans, and

echinoderms; the first one was the most important in terms of abundance and biomass. Four clusters were obtained following a depth gradient, but no clear temporal pattern became evident. Due to a large number of generalist genera among the clusters, a sole community conformed by several zones with diffuse boundaries was defined. Depth is the variable which better explains the distribution of the community; the corresponding correlation coefficient was high in comparison with other macrobenthos studies carried out in the Caribbean as well as in temperate, unpolluted areas. In the Caribbean, depth alone, or with other variables, exhibits the best relationship with the biological structural patterns.

KEY WORDS: Marine macrobenthos. Communities structure. Distribution patterns. Tropical soft-bottoms. Colombian Caribbean.

INTRODUCCION

Las comunidades bentónicas están compuestas por casi todos los fila del reino animal. Los organismos bentónicos muestran una amplia diversidad en tamaños, formas de vida, alimentación, comportamiento y una amplia respuesta al estrés. Debido a que la mayoría de ellos tienen poca movilidad y están íntimamente asociados al sedimento (donde se acumula material orgánico particulado y/o tóxico), responden rápidamente a las perturbaciones. Presentan además un estrecho vínculo con la trama alimentaria pelágica, llevando los contaminantes hacia los niveles tróficos superiores, como los peces y el hombre; igualmente, son importantes en el reciclamiento de nutrientes en la columna de agua. Por ello, las comunidades bentónicas son buenos indicadores de perturbaciones antropogénicas y naturales, y han sido ampliamente utilizados en programas de monitoreo, evaluación y vigilancia en muchas partes del mundo (Carrasco y Gallardo, 1989; Frithsen y Holland, 1990). Entre más temprano se pueda evaluar el estado general del macrobentos con base en el análisis espacio-temporal de los atributos comunitarios, mejor será la interpretación de los datos con respecto a los posibles cambios generados en estas comunidades marinas por perturbaciones de tipo natural y/o inducidas por diversas actividades antropogénicas (Carrasco y Gallardo, 1989).

La macrofauna de las áreas someras de la región de Santa Marta fue estudiada en primer lugar por García y Sandoval (1983); posteriormente fue considerada por García et al. (1990), Guzmán (1993), Guzmán-Alvis y Díaz (1993, 1996), Guzmán y García (1996), Guzmán-Alvis y Córdoba-Tejada (1996) y Vides (1999). La gran mayoría de estos trabajos han sido puntuales en el tiempo, estudiando la distribu-

ción espacial de estas comunidades; el último de ellos trabajó la variabilidad temporal pero sin considerar la replicación espacial, llegando a conclusiones diferentes a las que se presentan en esta investigación.

Debido a que la variación climática en los mares tropicales es muy pequeña, la distribución de las comunidades bentónicas someras tropicales se encuentra regulada por las lluvias (Alongi, 1990). Por ello, uno de los objetivos de la presente investigación fue determinar algunos atributos de la comunidad macrobentónica de fondos blandos frente a la región de Santa Marta en las épocas climáticas del año, con el fin de observar si existe o no una variación temporal; otro objetivo fue el estudio espacial de estas comunidades, a través del seguimiento de parámetros poblacionales y comunitarios tales como densidad, biomasa, diversidad y dominancia; además, relacionar esta distribución con algunas variables ambientales del sedimento y columna de agua. Finalmente se compara la densidad media de la macroinfauna encontrada en esta investigación con la de otras áreas del Caribe colombiano y localidades subtropicales y templadas.

AREA DE ESTUDIO

Esta comprendida entre la desembocadura del río Córdoba y la bahía de El Rodadero (Figura 1). Los sedimentos se caracterizan por ser de origen continental, predominando los cienos por debajo de los 10 m de profundidad y arenas grises de grano fino en las partes más someras; también se presentan restos de conchas y corales fósiles dispersos (Molina, 1990). Los sedimentos presentan material orgánico relativamente bien estabilizado, y desde el punto de vista orgánico no están contaminados (INVEMAR, 1997).

La amplitud de plataforma continental cambia de manera importante en el área de estudio; ésta es mayor al sur de Punta Gloria y se estrecha rápidamente al NE debido a la presencia de las estribaciones de la Sierra Nevada de Santa Marta.

El clima presenta dos períodos estacionales; uno particularmente seco, entre diciembre y abril, regido por los vientos alisios del NE (Blanco, 1988; Díaz, 1990). El otro, de lluvias, entre mayo y noviembre, se caracteriza por la ausencia de los alisios y presencia de los vientos del

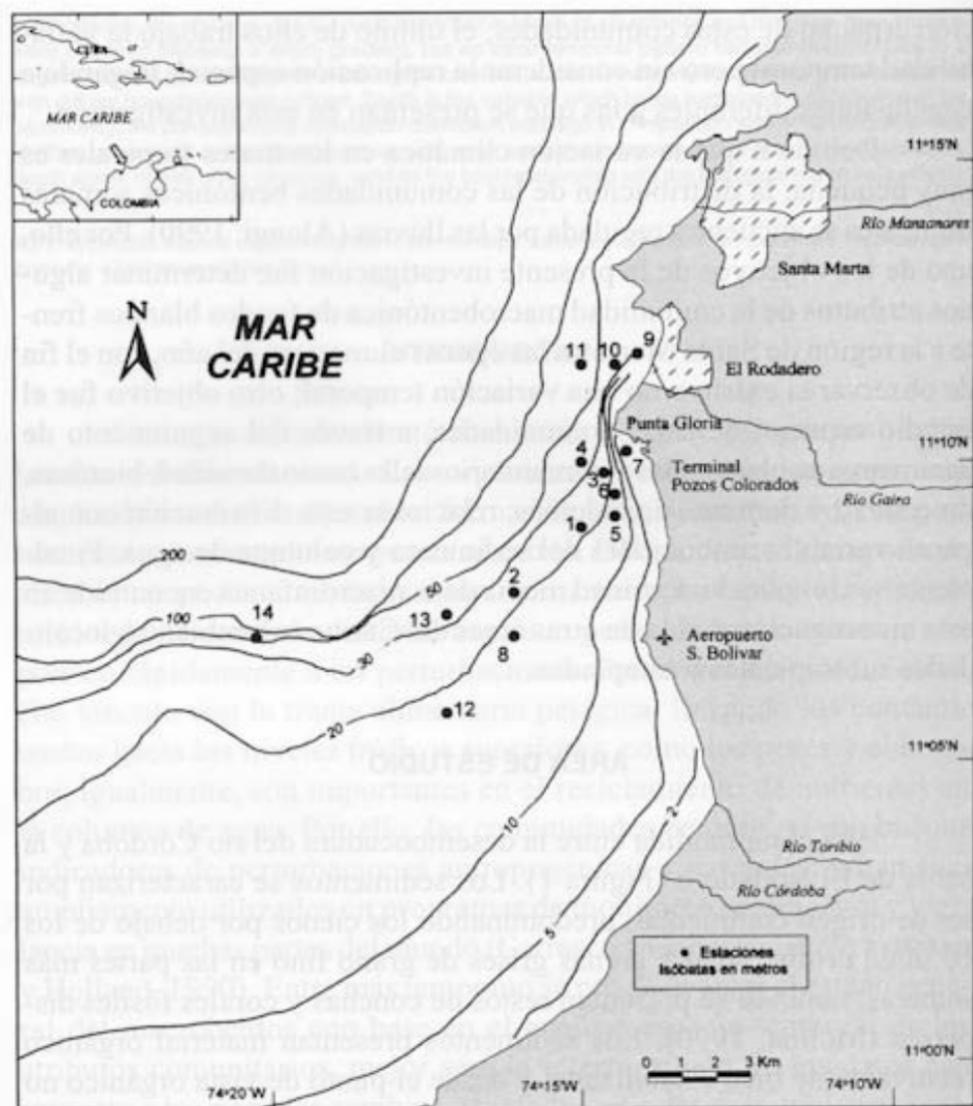


Figura 1. Estaciones de muestreo en la ensenada de Pozos Colorados y áreas adyacentes, Caribe colombiano.

SSW. Durante este período, el área se encuentra influenciada por las descargas continentales (Blanco, 1988). No obstante, el aporte de agua dulce por aguas lluvias locales es escaso; la precipitación total anual en la zona costera oscila entre 350 y 900 mm, en un gradiente de disminución en dirección SW-NE, correspondiendo al sector de El Rodadero y

Santa Marta los valores más bajos. El mayor aporte de agua dulce lo constituyen las aguas continentales provenientes de las descargas locales de los ríos Manzanares y Gaira, así como el arribo estacional de masas de agua provenientes de la Ciénaga Grande (Ramírez, 1990); esta es una laguna costera que se encuentra al sur de la zona de estudio, donde desembocan los ríos de la Sierra Nevada de Santa Marta y además forma parte del delta del río Magdalena.

Las corrientes marinas de esta zona costera presentan un esquema de circulación dependiente del sistema de vientos. En el período de sequía, los fuertes y persistentes vientos alisios del NE crean una corriente con flujo E-W paralela a la costa. Durante el período lluvioso, cuando la frecuencia de los alisios es menor, esta corriente es contrarrestada por una contracorriente W-E originada en el Caribe suroccidental (Pujos et. al., 1986; Ramírez, 1990). En este último período, particularmente entre septiembre y octubre, se pueden presentar ocasionalmente vientos fuertes del S y SW, llamados localmente "vendavales", que funcionan como un mecanismo alterno de fertilización de las aguas marinas de la región, dado que arrastran las aguas descargadas de la Ciénaga Grande hacia el área de Santa Marta (Blanco, 1988).

METODOLOGIA

Se hicieron muestreos en 14 estaciones que fueron visitadas cada tres meses durante dos años. Estos cubrieron los períodos climáticos descritos para esta región (seco y lluvioso), así como las fases de transición entre los mismos. Las estaciones se distribuyeron entre los 7 y los 60 m de profundidad a lo largo de un área de 72 km² aproximadamente; fueron localizadas utilizando un sistema de posicionamiento geográfico (Figura 1).

El trabajo de campo se realizó utilizando como plataformas de trabajo tres buques oceanográficos: el B/I Ancón del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR, el ARC Malpelo y el ARC Quindío del Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas de la Armada Nacional Colombiana (CIOH).

En la columna de agua se monitorearon la turbidez y profundidad; en el sedimento, la materia orgánica, el carbono orgánico, nitróge-

no orgánico, fósforo orgánico y granulometría. Los sedimentos y los organismos se recolectaron con una draga van Veen de 0.05 m² extrayendo en cada estación un total de tres muestras, para un área muestral por estación de 0.15 m². De cada draga se tomaron submuestras para las determinaciones fisico-químicas del sedimento.

Los análisis fisico-químicos del sedimento fueron realizados por personal del laboratorio de química del INVEMAR con la siguiente metodología: materia orgánica, se calcinó el sedimento en una mufla a 550 °C; carbono orgánico, según la técnica de Walkey-Black, eliminando previamente los cloruros con sulfato de mercurio (Buchanan, 1984); nitrógeno orgánico: método semi-micro Kjeldahl, previa eliminación del nitrógeno amoniacal (STANDARD METHODS, 1992); fósforo orgánico: según la técnica de Aspila et al. (1976).

Para el análisis granulométrico, se aplicaron dos procedimientos diferentes dependiendo del tipo de sedimento: un tamizado en seco para el caso de las arenas y un tamizado en húmedo para los cienos, debido a que estos últimos tienden a formar masas compactas cuando se secan (Folk, 1980; Buchanan, 1984; McManus, 1988). Los resultados obtenidos se expresaron en porcentajes correspondientes a cada tamaño de grano.

Las muestras biológicas fueron en primer lugar cernidas a través de un tamiz de 500 μ m de poro para la separación de los organismos macrozoobénticos (Gray et al., 1992; Holme y McIntyre, 1984). La separación de éstos se efectuó manualmente sobre bandejas plásticas con agua por taxa mayores. Posteriormente se identificaron hasta el nivel genérico; se determinó el número de individuos y su biomasa, que se expresó en gramos por área total muestreada. Los resultados se sintetizaron en matrices de número de individuos por género, por área total muestreada (0.15 m²), contra estación y fecha muestral.

Análisis de la información

Distribución espacio-temporal de las asociaciones:

Antes de realizar el análisis de ordenamiento de las estaciones, se hizo un ANOSIM (análisis de similaridad de la matriz de abundancia) anidado a dos vías, con el fin de observar si existían o no diferen-

cias entre las épocas del año (seca y lluviosa). Este análisis comprende dos pruebas, una que involucra los meses de muestreo y otra las dos épocas. En la primera, la hipótesis nula "H1", no hay diferencias en la composición de los organismos entre los meses de muestreo; y en la segunda la hipótesis "H2", no hay diferencias entre la época seca y lluviosa en cuanto a composición y abundancia de organismos (Clarke y Warwick, 1994). En la época de lluvias se reunieron los muestreos de diciembre-94 (D), junio-95 (J), septiembre-95 (S), julio-96 (j) y noviembre del mismo año (n). La época seca comprendió marzo-95 (M), diciembre-95 (d) y abril-96 (a). Esta división se hizo de acuerdo a los datos de precipitación del Aeropuerto de Santa Marta obtenidos del IDEAM para los años respectivos (Figura 2); se asume además que el efecto de las lluvias sobre la infauna no es instantáneo sino rezagado (un mes al menos).

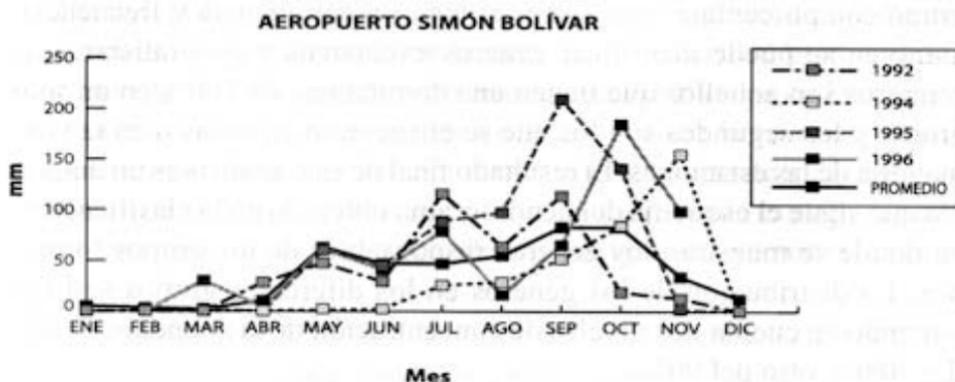


Figura 2. Registros históricos de la precipitación anual para los últimos 25 años, la línea gruesa representa el promedio obtenido para cada año. Datos tomados por el Instituto de Estudios Ambientales (IDEAM) en el área de estudio.

En cada prueba o test se calcula independientemente un estadístico Global R, que se relaciona con muchos simulados. Esta comparación origina un nivel de significancia bajo el cual rechaza o no la hipótesis nula; niveles por debajo del 5% rechazan la hipótesis nula (Clarke y Warwick, 1994).

Con el propósito de establecer esquemas de distribución espacial y temporal de las comunidades se empleó el escalamiento

multidimensional no métrico (NMDS). Se hizo una reducción de la matriz básica de datos eliminando los géneros raros, es decir todos aquellos que no alcanzaron por lo menos un 4% de abundancia relativa en al menos una de las estaciones muestreadas. Los grupos de estaciones aquí formados se confrontaron con ayuda de la técnica de clasificación ampliamente aplicada para éste tipo de análisis (Field et al., 1982; Jogman et al., 1987; Clarke y Warwick, 1994), escogiendo así los grupos definitivos. Para la clasificación, se empleó la disimilaridad de Bray-Curtis, utilizando la técnica de ligamento promedio no ponderado (Field et al., 1982; Ludwig y Reynolds, 1988).

Caracterización de las asociaciones:

Una vez definidas las asociaciones se buscaron sus géneros característicos, usando la metodología descrita por Kaandorp (1986). Se definen como tales a aquellos que se encuentran concentrados en un grupo con porcentajes superiores al 60% en dominancia y frecuencia. También se puede identificar géneros exclusivos y generalistas. Los primeros son aquellos que tienen una dominancia de 100% en un sólo grupo, y los segundos son los que se encuentran en todas o en la gran mayoría de las estaciones. El resultado final de este análisis es un diagrama que sigue el esquema del dendrograma obtenido en la clasificación, en donde se muestran los géneros responsables de los grupos formados. La distribución de los géneros en los diferentes grupos se hace teniendo en cuenta dos niveles de concentración de la abundancia, uno del 70% y otro del 90%.

Una vez obtenidos los grupos de estaciones, se determinó su diversidad con base en la abundancia promedio por grupo. La diversidad se estudió mediante índices como Shannon y los números de Hill (Ludwig y Reynolds, 1988).

Previo a comparar los índices de diversidad de los grupos obtenidos, se hicieron pruebas estadísticas paramétricas para conocer si los datos de diversidad tienen o no distribución normal; las pruebas utilizadas fueron Chi-cuadrado, Shapiro-Wilks, Z para simetría y Kurtosis (Zar, 1999). Para los índices que siguieron la distribución normal, se usaron el estadístico de Bartlett para igualdad de varianzas y la distribución 't' de comparación de medias entre los grupos de estaciones.

Para aquellos que presentaron una distribución diferente a la normal, se comparó la mediana de los grupos de estaciones usando el estadístico no paramétrico de Mann-Whitney (Wilcoxon) (Zar, 1999).

Relación con las variables ambientales:

Finalmente, con el propósito de relacionar las variables ambientales con la estructura de las comunidades, se aplicó el BIOENV (Clarke y Ainsworth, 1993; Clarke y Warwick, 1994). Las variables ambientales fueron profundidad (P) y turbidez (T) medidas en la columna de agua; materia orgánica (MO), carbono orgánico (C), nitrógeno orgánico (N), fósforo orgánico (Por) y diámetro medio del sedimento (DMS) determinadas en el sedimento. Cada variable se correlacionó con las demás, con el fin de conocer cuales estaban estrechamente relacionadas por pares, y excluir una de las dos porque no aporta información adicional. La única variable que necesitó transformación fue la turbidez; se usó el Log (X+1). El análisis BIO-ENV calcula una serie de coeficientes de correlación entre la matriz de similaridad biótica creada en la ordenación y las matrices ambientales derivadas de la combinación secuencial de las variables medidas; usando la correlación armónica de Spearman. El coeficiente máximo obtenido de todas las posibles combinaciones, indica que ésa es la que "mejor explica" el esquema biológico obtenido en el ordenamiento y clasificación (Clarke y Ainsworth, 1993).

RESULTADOS Y DISCUSION

Comunidades

La figura 3 esquematiza el ordenamiento de las estaciones durante los dos años de monitoreo; éste se realizó con base en los datos de abundancia. Se observa una segregación espacial relacionada con la profundidad en el plano horizontal, hacia la izquierda se encuentran las estaciones profundas y a la derecha se concentran las estaciones someras. No se observa segregación temporal. Por el valor del estrés originado de las 111 estaciones analizadas (0.246), se recurrió a una técnica complementaria como es el dendrograma o análisis de clasificación para formar los grupos definitivos (Clarke y Warwick, 1994).

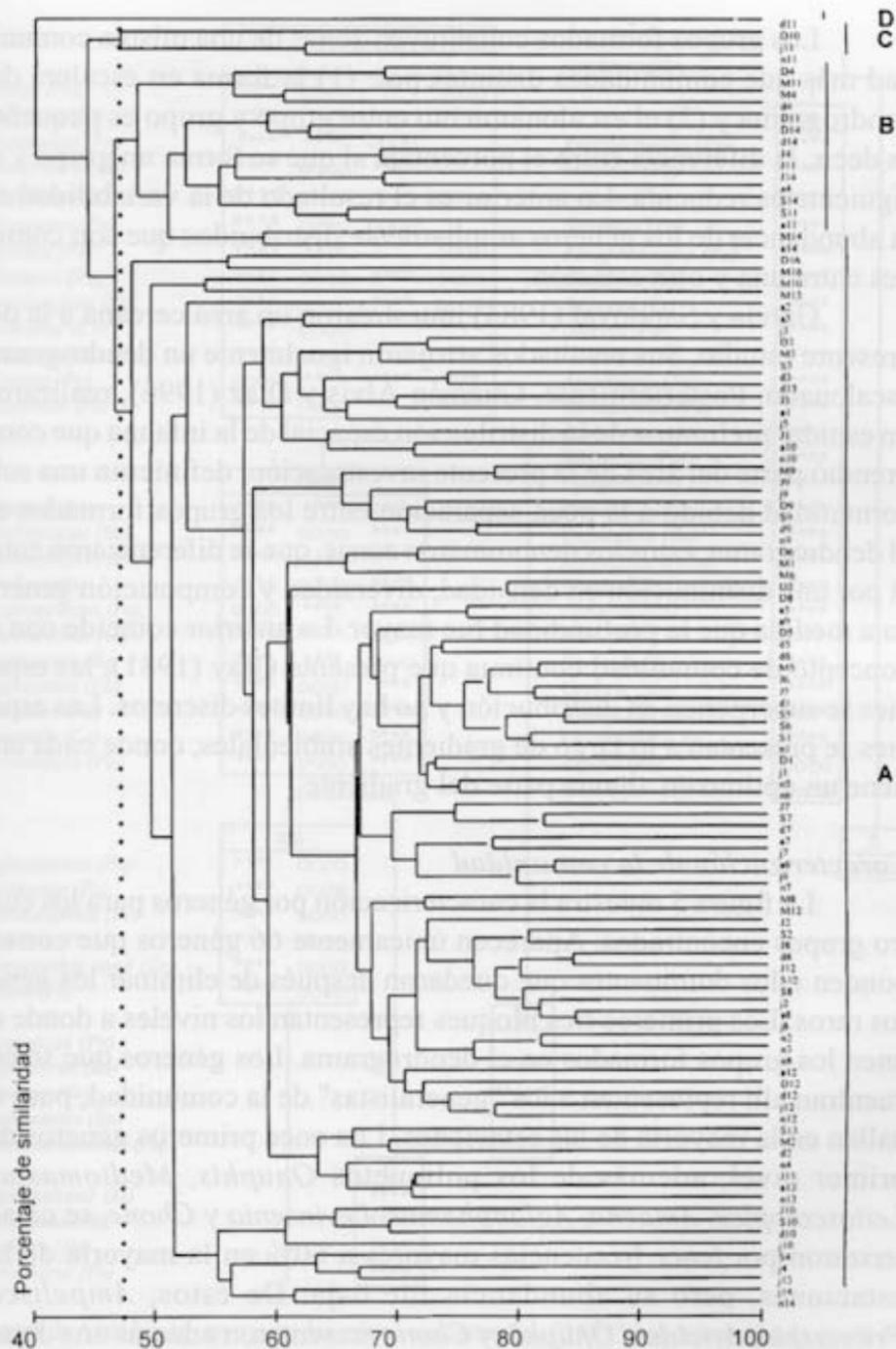


Figura 4. Dendrograma. Reducción de la matriz de abundancia en 4 %. La letra indica el mes de muestreo y el número la estación.

Los grupos formados constituyen zonas de una misma comunidad más que comunidades distintas por: (1) la forma en escalera del dendrograma y (2) el escalonamiento entre grupo y grupo es pequeño, es decir, la diferencia entre el porcentaje al que se forma un grupo y el siguiente es reducida. Lo anterior es el resultado de la variabilidad en la abundancia de los géneros ampliamente distribuidos que son comunes entre una y otra estación.

García y Sandoval (1983) muestrearon un área cercana a la del presente estudio. Sus resultados arrojaron igualmente un dendrograma escalonado. Posteriormente, Guzmán-Alvis y Díaz (1996), realizaron un estudio preliminar de la distribución espacial de la infauna que comprendió parte del área de la presente investigación, definieron una sola comunidad debido a la poca separación entre los grupos formados en el dendrograma; éstos los denominaron zonas, que se diferenciaron entre sí por una disminución en densidad, diversidad y composición genérica a medida que la profundidad fue mayor. Lo anterior coincide con el concepto de comunidad continua que presenta Gray (1981), las especies se superponen en distribución y no hay límites discretos. Las especies se presentan a lo largo de gradientes ambientales, donde cada una tiene un óptimo en alguna parte del gradiente.

Caracterización de la comunidad

La figura 5 muestra la caracterización por géneros para los cuatro grupos encontrados. Aparecen únicamente 66 géneros que corresponden a los dominantes que quedaron después de eliminar los géneros raros. Los primeros tres bloques representan los niveles a donde se unen los grupos formados en el dendrograma. Los géneros que se encuentran allí representan a los "generalistas" de la comunidad, pues se hallan en la mayoría de las estaciones. Los once primeros géneros del primer nivel, además de los poliquetos *Onuphis*, *Mediomastus*, *Leitoscoloplos*, *Amaena*, *Aglaophamus*, *Levinsenia* y *Chone*, se caracterizaron por tener frecuencias mayores a 60% en la mayoría de las estaciones, pero su abundancia fue baja. De éstos, *Ampelisca*, *Prionospio*, *Aricidea*, *Onuphis* y *Chone* presentaron además una dominancia mayor al 60% en el grupo A. Estos géneros representan a los residentes de la comunidad porque estuvieron presentes durante los

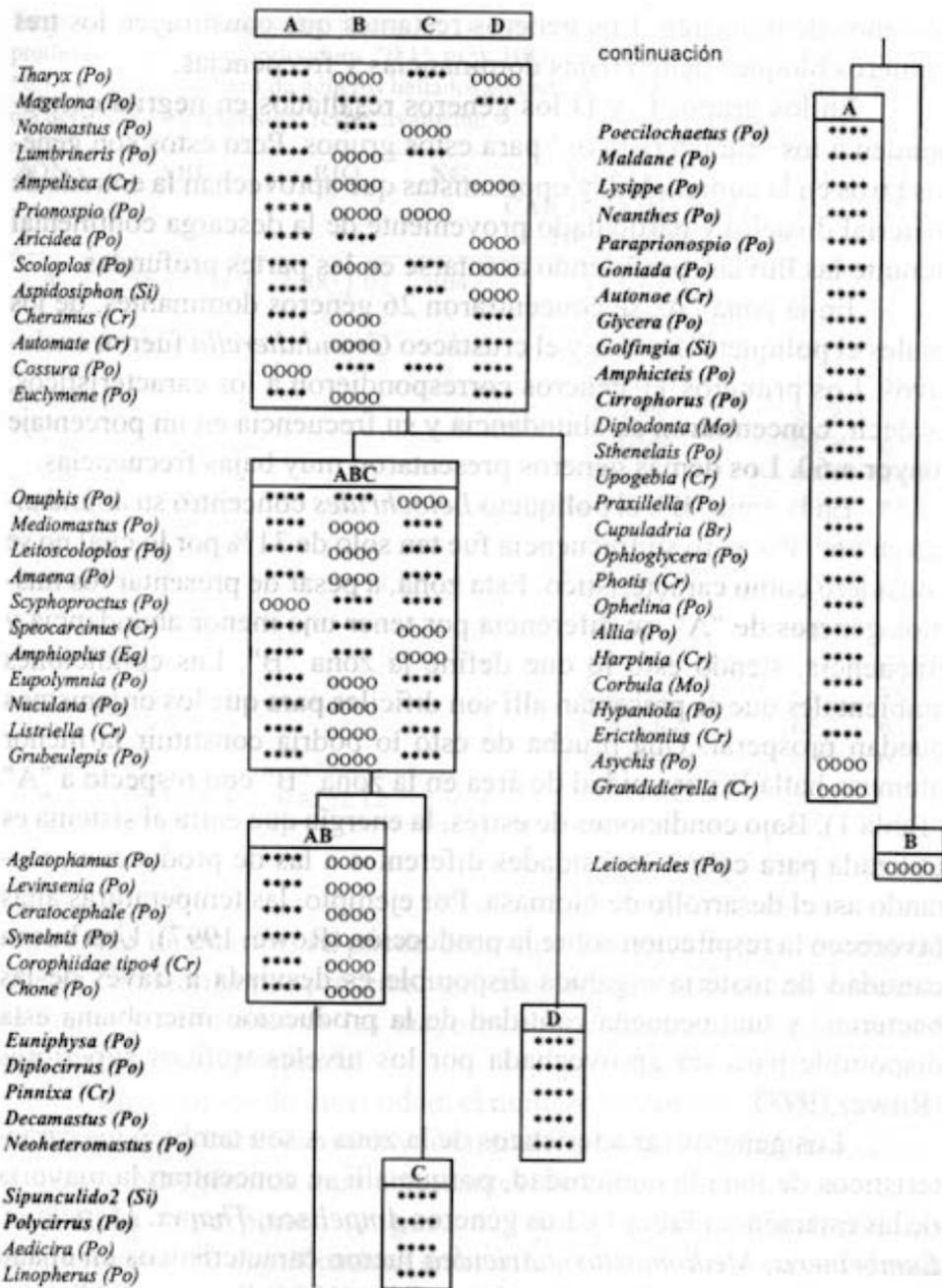


Figura 5. Análisis inverso para las zonas encontradas. "****" concentración de la abundancia en 70%; "oooo" a 90%. Po, poliqueto; Cr, crustáceo; Mo, molusco, Eq, equinodermo, Si, sipunculido y Br, briozoo. Los géneros resaltados en negro son característicos para el grupo de estaciones (concentración de la abundancia y frecuencia de ocurrencia $\geq 60\%$).

dos años de muestreo. Los géneros restantes que constituyen los tres primeros bloques tienen bajas dominancias y frecuencias.

En los grupos C y D los géneros resaltados en negrita corresponden a los "característicos" para estos grupos. Pero estos son géneros raros en la comunidad, y oportunistas que aprovechan la entrada de material disuelto y particulado proveniente de la descarga continental durante las lluvias, prefiriendo asentarse en las partes profundas.

En la zona "A" se concentraron 26 géneros dominantes, de los cuales el poliqueto *Asychis* y el crustáceo *Grandidierella* fueron exclusivos. Los primeros 11 géneros correspondieron a los característicos, es decir, concentraron su abundancia y su frecuencia en un porcentaje mayor a 60. Los demás géneros presentaron muy bajas frecuencias.

En la zona "B", el poliqueto *Leiochrides* concentró su abundancia en un 94%, pero su frecuencia fue tan solo de 31% por lo cual no se consideró como característico. Esta zona, a pesar de presentar los mismos géneros de "A", se diferencia por tener una menor abundancia y frecuencia, siendo esto lo que define la zona "B". Las condiciones ambientales que se presentan allí son difíciles para que los organismos puedan prosperar. Una prueba de esto lo podría constituir la menor biomasa hallada por unidad de área en la zona "B" con respecto a "A" (Tabla 1). Bajo condiciones de estrés, la energía que entra al sistema es utilizada para cubrir necesidades diferentes a las de producción, evitando así el desarrollo de biomasa. Por ejemplo, las temperaturas altas favorecen la respiración sobre la producción (Rowe, 1997). Una buena cantidad de materia orgánica disponible es desviada a través de las bacterias; y una pequeña cantidad de la producción microbiana está disponible para ser aprovechada por los niveles tróficos superiores (Rowe, 1997).

Los géneros característicos de la zona A son también los característicos de toda la comunidad, porque allí se concentran la mayoría de las estaciones (Tabla 1). Los géneros *Ampelisca*, *Tharyx*, *Magelona*, *Lumbrineris*, *Mediomastus* y *Aricidea* fueron característicos en el año 1991, en la zona que Guzmán-Alvis y Díaz (1996) llamaron "A" y que corresponde con el área de estudio actual. La gran mayoría de géneros de la figura 5 son comunes a las zonas principales, pero no son característicos ni exclusivos de ellas.

Tabla 1. Características estructurales de las dos zonas encontradas. ABU, abundancia promedio (número de individuos $\times 0.15 \text{ m}^{-2}$); BIO, biomasa promedio (peso húmedo $\times 0.15 \text{ m}^{-2}$); NG, número de géneros hallados en cada zona; D y F, dominancia y frecuencia del género característico respectivamente.

ZONA	ABU	BIO	NG	GENEROS CARACTERISTICOS DE LA ZONA	D (%)	F (%)
A	258.6 \pm 449.9	1.88 \pm 1.07	304	<i>Ampelisca</i>	72.9	98.9
				<i>Prionospio</i>	72.3	95.6
				<i>Aricidea</i>	64.5	92.3
				<i>Onuphis</i>	60.2	80.2
				<i>Chone</i>	87.9	73.6
				<i>Lysippe</i>	92.3	63.7
				<i>Maldane</i>	97.4	74.7
				<i>Poecilochaetus</i>	99.1	65.9
				<i>Neanthes</i>	89.8	65.9
				<i>Paraprionospio</i>	81.4	70.3
				<i>Goniada</i>	76.3	70.3
				<i>Autonoe</i>	80.3	61.5
				<i>Glycera</i>	69.4	73.6
				<i>Golfingia</i>	64.3	85.7
				<i>Amphicteis</i>	65.2	65.9
<i>Cirrophorus</i>	60.3	67.0				
B	73.3 \pm 18.4	0.82 \pm 1.12	136			

De lo anterior, se puede decir que existe sólo una comunidad que se caracteriza por presentar géneros frecuentes espacial y temporalmente y tiene además las mayores abundancias en la zona somera con respecto a la profunda.

En términos de diversidad, el número de géneros (N0) es mayor en A que en B. Para Shannon y los números de Hill N1 (géneros abundantes) y N2 (géneros muy abundantes) se observa que los valores de A y B se superponen (Figura 6). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre ambas zonas. La zona A fue más diversa que B respecto a Shannon (Mann-Whitney, $p=0.002$) y al número de géneros abundantes (Mann-Whitney, $p=0.002$). El número de géneros muy abundantes (N2) en A fue menor que en B (distribución "t", $p=0.031$).

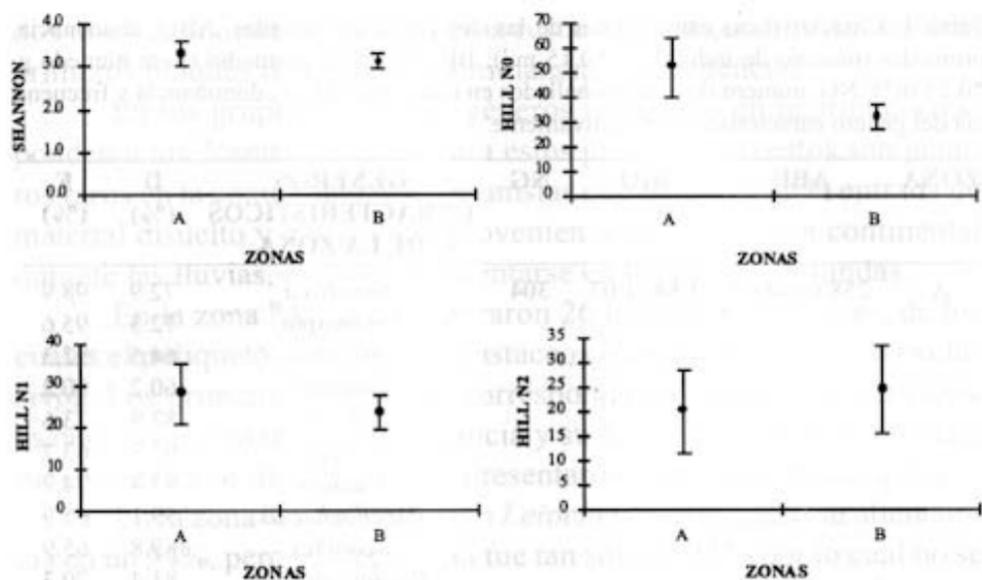


Figura 6. Comparación de las zonas A y B en términos de diversidad de Shannon, números de Hill (N0, N1 y N2). Se grafican los valores promedio y su desviación estándar para las estaciones que conformaron cada zona.

Así, la diversidad más alta de la zona A se debe a un mayor número de géneros (N0) y número de géneros abundantes (N1) respecto a B. En A se agrupan las estaciones más someras que presentan un mayor número de géneros. La zona A presentó el mayor número de organismos promedio, la mayor biomasa y número de géneros en relación a B (Tabla 1). Una posible explicación es que en la zona B se encuentran mayores porcentajes de cienos y representa un ambiente más estable dinámicamente, pero estructuralmente homogéneo y por lo tanto tiene una menor diversidad (Gray, 1981). Un sedimento heterogéneo con una mayor variedad en el tamaño de las partículas conforma un hábitat estructuralmente heterogéneo, dinámicamente menos estable y por lo tanto más diverso. Este último sería el caso de la zona A. También puede ser que en la zona profunda no alcanza a llegar al fondo la misma cantidad y/o calidad de producción primaria en relación con la zona somera, provocando un menor suplemento de alimento y por lo tanto menores abundancias y biomásas en la zona B.

Las variables ambientales y la comunidad

Se excluyó de la matriz ambiental el carbono orgánico (C), por presentar un coeficiente de correlación por encima de 0.9 con la materia orgánica (MO).

La tabla 2 muestra el resultado de la mejor combinación de las 6 variables ambientales medidas, que explican la distribución de las zonas encontradas. En la segunda columna de la tabla aparecen los coeficientes de correlación armónica (r) para las tres combinaciones más altas de cada grupo secuencial de variables (k). Para cada fila, se listan en orden secuencial las mejores combinaciones de variables. La profundidad mostró el coeficiente más alto; en otras palabras, es la que "mejor explica" el esquema biológico hallado en el ordenamiento.

Ahora bien, los valores de correlación disminuyen a medida que se van combinando un mayor número de variables. La adición de una o más variables a la profundidad no mejora los valores de correlación,

Tabla 2. Análisis BIOENV. Combinación de 6 variables ambientales en grupos de k variables para 14 estaciones. Se indica en cada caso la tres correlaciones más altas (r), la mejor combinación de todas se resalta en negro. P, profundidad; T, temperatura; MO, materia orgánica; N, nitrógeno orgánico; Por, fósforo orgánico y DMS, diámetro medio del sedimento.

k	r	P	T	MO	N	Por	DMS
1	0.532	X					
1	0.105		X				
1	0.014			X			
2	0.492	X	X				
2	0.435	X		X			
2	0.429	X			X		
3	0.466	X	X		X		
3	0.463	X	X				X
3	0.449	X	X	X			
4	0.446	X	X	X	X		
4	0.446	X	X	X			X
4	0.439	X	X		X		X
5	0.435	X	X	X	X		X
5	0.361	X	X	X	X	X	
5	0.350	X	X	X		X	X
6	0.350	X	X	X	X	X	X

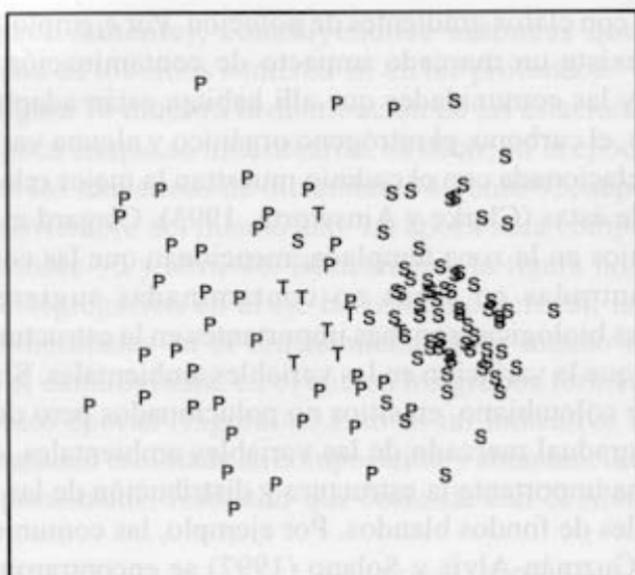
por el contrario, cuando se tiene en cuenta un gran número de ellas, el coeficiente baja significativamente.

Para observar la distribución espacial de la comunidad con relación a la profundidad, se rotularon nuevamente las estaciones de la figura 3 de acuerdo a su profundidad (Figura 7a). S corresponde a las estaciones someras ubicadas entre 5 y 18 m; T, sobre los 23 m y P, estaciones profundas 30 y 60 m. La figura 7a muestra sobre el eje horizontal que las estaciones profundas se encuentran concentradas a la izquierda y las someras a la derecha. Lo anterior muestra que la comunidad estudiada se distribuye siguiendo un esquema por profundidad.

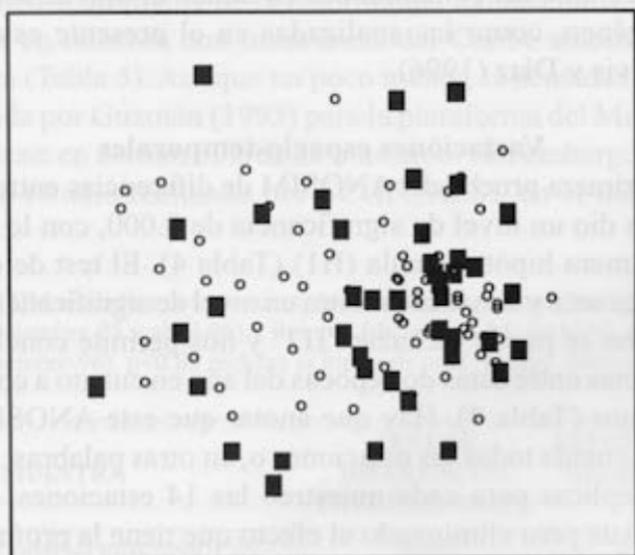
Comparando los valores de correlación con estudios de macrozoobentos realizados en el Caribe, se tiene que son similares o están por encima de los registrados para el Caribe (Trinidad y Golfo de Salamanca) y para zonas templadas prístinas (Noruega) (Tabla 3). Valores bajos de correlación se encontraron en aquellas áreas donde no hay gradientes, mientras que las correlaciones más altas se presentaron

Tabla 3. Variables que obtuvieron los coeficientes de correlación armónica máximos (r) usando la metodología BIOENV en diferentes sitios del Caribe y lugares en la zona templada. P, profundidad; C, carbono orgánico; N, nitrógeno orgánico; Cd, cadmio; Hg, mercurio; Zn, zinc; Cu, cobre; OD, oxígeno disuelto; T, turbidez; Amf, arena muy fina.

VARIABLES	r	LOCALIDAD	P (m) INTERVALO	FUENTE
Hg, Zn	0.93	Inglaterra (zona templada)	10	Somerfield, et al. (1995)
C, N, Cd	0.79	Inglaterra (zona templada)	64-152	Clarke y Ainsworth (1993)
Cd, P, Zn, <63mm	0.48	Noruega, Heidrun (zona templada)	320-380	Olsgard y Gray (1995); Olsgard, et al. (1998)
P, Zn	0.47	Noruega, Snorre (zona templada)	288-340	Olsgard y Gray (1995); Olsgard, et al. (1998)
P	0.40	Noruega, Veslefrikk (zona templada)	171-181	Olsgard y Gray (1995); Olsgard, et al. (1998)
Cu	0.32	Noruega, Gyda (zona templada)	65	Olsgard y Gray (1995); Olsgard, et al. (1998)
C	0.30	Noruega, Mime (zona templada)	80	Olsgard y Gray (1995); Olsgard, et al. (1998)
P, C, OD	0.52	Trinidad (trópico)	5-20	Agard, et al. (1993)
P, % arena	0.48	Trinidad (trópico)	5-20	Agard, et al. (1993)
P	0.31	Caribe colombiano, (trópico)	15-100	Guzmán-Alvis y Diaz (1996)
P, Amf	0.61	Caribe colombiano, (trópico)	6-22	Guzmán-Alvis y Solano (1997)
P	0.53	Caribe colombiano, (trópico)	7-60	Presente estudio



a. S, someras; T, transición; P, profundas



b. o, lluvias; ■, seca

Figura 7. NMDS de la figura 3, los rótulos de las estaciones se reemplazaron por la profundidad y época del año de la estación respectiva. a, muestra la influencia de la profundidad y b, estación climática.

en los sitios con claros gradientes de polución. Por ejemplo, en Inglaterra donde existe un marcado impacto de contaminación por aguas residuales, y las comunidades que allí habitan están adaptadas a esas condiciones, el carbono, el nitrógeno orgánico y alguna variable estrechamente relacionada con el cadmio muestran la mejor relación con la estructura de éstas (Clarke y Ainsworth, 1993). Olsgard et al. (1998), en sus trabajos en la zona templada, mencionan que las correlaciones bajas encontradas en áreas no contaminadas sugieren que las interacciones biológicas son más importantes en la estructuración de la comunidad que la variación en las variables ambientales. Sin embargo, en el Caribe colombiano, en sitios no polucionados pero donde existe un cambio gradual marcado de las variables ambientales, éstas influyen en forma importante la estructura y distribución de las comunidades infaunales de fondos blandos. Por ejemplo, las comunidades estudiadas por Guzmán-Alvis y Solano (1997) se encontraron en fondos con diferentes tipos de sedimento, y mostraron una correlación más alta con relación a las comunidades en donde el tipo de sedimento es más homogéneo, como las analizadas en el presente estudio y por Guzmán-Alvis y Díaz (1996).

Variaciones espacio-temporales

La primera prueba del ANOSIM de diferencias entre los meses de muestreo dio un nivel de significancia de 0.000, con lo cual se rechaza la primera hipótesis nula (H1) (Tabla 4). El test de diferencias entre la época seca y lluviosa muestra un nivel de significancia de 0.286, con lo que no se puede rechazar "H2" y nos permite concluir que no hay diferencias entre estas dos épocas del año en cuanto a composición de organismos (Tabla 4). Hay que anotar que este ANOSIM se hizo teniendo en cuenta todas las estaciones o, en otras palabras, se asumieron como réplicas para cada muestreo las 14 estaciones. Se hizo el mismo análisis pero eliminando el efecto que tiene la profundidad sobre la infauna, asumiendo que ésta podría estar enmascarando el resultado de estacionalidad; entonces se analizaron por separado las estaciones someras menores o iguales a 23 m y las estaciones profundas ubicadas a 30 y 60 m (Tabla 4). En ambos casos, "H2" no puede ser rechazada dado que muestra niveles de significancia bajos (0.250 y

0.196 respectivamente), concluyéndose entonces que no existe estacionalidad en los sitios someros ni en los profundos.

La figura 7b muestra la distribución de las estaciones de acuerdo con la época en que se muestrearon, es decir, en la época de lluvias se reunieron los muestreos de diciembre-94, junio-95, septiembre-95, julio-96 y noviembre del mismo año. La época seca comprendió marzo-95, diciembre-95 y abril-96. Básicamente la figura no muestra un esquema de segregación en el eje horizontal o vertical; las épocas se encuentran mezcladas en el ordenamiento. Este mismo resultado se observa en el dendrograma, en el que en los grupos formados se mezclan diferentes épocas (Figura 4). Esto es un indicativo más de que para la comunidad estudiada su composición y abundancia no se distribuyen temporalmente, resultado que coincide con el ANOSIM de la tabla 4.

Comparación con estudios anteriores

La densidad media de la macrofauna hallada en la presente investigación en relación con otras áreas del Caribe colombiano es de media a alta (Tabla 5). Aunque un poco menor, la densidad es similar a la encontrada por Guzmán (1993) para la plataforma del Magdalena, en donde se tiene en común el área de muestreo. Sin embargo, al compararla con el estudio realizado por ECOFOREST en el mismo año, la

Tabla 4. ANOSIM anidado a dos vías entre épocas del año y meses. Las épocas son: seca (marzo-95; diciembre-95 y abril-96) y lluviosa (diciembre-94; junio-95; septiembre-95; julio-96; noviembre-96). $p < 0.05$ rechaza la hipótesis nula 'no hay diferencias entre grupos'.

MUESTRA	TEST DE DIFERENCIAS ENTRE EL GRUPO	ESTADÍSTICO GLOBAL (R)	p
Incluye todas las estaciones (109 muestras)	Meses	0.11	0.00
	Epoca seca y lluviosa	0.09	0.29
Sólo estaciones someras entre 7 y 24 m (70 muestras)	Meses	0.17	0.00
	Epoca seca y lluviosa	0.11	0.25
Sólo estaciones profundas entre 30 y 60 m (39 muestras)	Meses	0.31	0.00
	Epoca seca y lluviosa	0.14	0.20

Tabla 5. Densidad (Número de ind. *m⁻²) de la macrofauna en la plataforma continental de algunas localidades del Caribe colombiano. P, profundidad; DM, densidad media.

LOCALIDAD (año de muestreo)	P intervalo (m)	DM (intervalo) ind.*m ⁻²	FUENTE
Golfo de Morrosquillo (1987)	4 - 35	204 (108 - 336)	Laverde-Castillo, et al. (1990)
Golfo de Morrosquillo (1989)	4 - 35	193 (81 - 478)	Laverde-Castillo, et al. (1990)
Golfo de Morrosquillo (1991)	4 - 37	(152 - 185) *	Moreno-Osorio (1992)
Golfo de Morrosquillo (1993-1994)	4 - 37	(322 - 341) *	Moreno-Osorio y Lamprea-Ochoa (1994)
Dibulla (Guajira) (1993)	6 - 22	2185 (1413 - 3280)	Guzmán-Alvis y Solano (1997)
El Pájaro (Guajira) (1995)	27 - 37	1535 (720 - 2600)	INVEVAR (1995)
Plataforma Magdalena (1992)	15 - 100	1728 (34 - 6902)	Guzmán (1993)
Pozos Colorados (1992)	4 - 32	666 (230 - 1088)	ECOFORREST (1992)
Pozos Colorados (1994-1996)	5 - 69	1551 (300 - 5073)	Este estudio

* intervalos únicamente.

densidad disminuye a menos de la mitad. Lo anterior estaría indicando que la abundancia de organismos se ha mantenido a lo largo del tiempo.

Para el año 92 en la misma área y época del año, existen dos valores diferentes en densidad (Tabla 5). Con relación al número de especies, ECOFORREST (1992) registró 143 especies de invertebrados, mientras que Guzmán (1993) reportó 232 géneros y en el presente estudio se encontraron 309 géneros. Por lo anterior, los resultados aquí expresados se parecen más a los de Guzmán (1993), y por esta razón se podría afirmar que en densidad y número de géneros la infauna no ha sufrido cambios sustanciales hasta ahora. La diferencia encontrada con los resultados de ECOFORREST (1992) podría obedecer a la aplicación de metodologías distintas en campo y laboratorio con relación al manejo de los organismos, o a variaciones en la intensidad interanual de las lluvias.

En los mares tropicales, la variación climática en temperatura es muy pequeña; sin embargo, los esquemas de lluvias difieren grandemente y éstos son importantes en la regulación de las comunidades bentónicas someras tropicales (Alongi, 1990). El margen oeste de los océanos tropicales es más cálido, húmedo y estable climáticamente que el oriental. Estas diferencias tienen una gran importancia ecológica para la distribución tropical de los habitats de aguas someras.

En cuanto a las abundancias estimadas en este estudio, los valores se encuentran entre los intermedios que resume la tabla 6. Alongi (1990) califica las densidades del bentos tropical con relación a la de altas latitudes, como bajas a moderadas, excepto en áreas de surgencia donde pueden ser altas debido al incremento en la producción primaria (Rosenberg et al., 1983). Por ejemplo, Cabo Español, mar Arábigo, Golfo de Panamá y Perú. Alongi (1990), sugiere además, que las diferencias latitudinales pueden deberse entre otros factores ambientales a la escasa amplitud y carácter somero de algunas plataformas continentales, susceptibles a perturbaciones climáticas como fuertes calentamientos y lluvias. Las densidades en el bentos, se ven afectadas también por perturbaciones físicas; disminuyendo en la cercanía a desembocaduras de grandes ríos, debido a la continua depositación de sedimento y erosión del fondo. Por ejemplo, el río Amazonas en Brasil (Tabla 6), el río Sinú que desemboca cerca al Golfo de Morrosquillo (Tabla 5) y el área del presente estudio que recibe descargas de la Ciénaga Grande de Santa Marta.

Por otro lado, las menores abundancias y biomasa observadas en la región de estudio en comparación con otros sitios pueden obedecer a la descarga de la Ciénaga Grande que mantiene una alta turbidez en el área de estudio, de tal forma que el fitoplancton puede estar limitado por la luz, disminuyendo así el suplemento de alimento que llega al fondo.

Warwick y Ruswahyuni (1981) compararon la abundancia de la macrofauna tropical con la de la zona templada y encontraron que era baja en los trópicos. La producción primaria en estos últimos es más o menos continua a lo largo del año y se encuentra en fase con sus consumidores en el zooplancton; entonces, es posible que menos producción primaria alcance el fondo en los trópicos, en comparación con las zonas templadas. En éstas, la producción primaria es estacional presentando un incremento en primavera y gran cantidad de fitoplancton se sedimenta antes de que el zooplancton alcance su máximo de consumo. Estos mismos autores sustentan que en los trópicos una gran parte de la producción primaria es ciclada a través del sistema planctónico y una menor cantidad alcanza el fondo, lo que conllevaría a menores abundancias y biomasa.

Tabla 6. Densidad (Número ind.*m⁻²) de la macrofauna en la plataforma continental de algunas latitudes tropicales y subtropicales. Modificado de Alongi (1990).

LOCALIDAD	LATITUD intervalo (m)	P	Densidad media (intervalo)
Ghana, Oeste de Africa	5° N	5 - 20	610 (15 - 940)
Guinea y Senegal, Oeste de Africa	8° -10° N	20 - 350	115 (15 - 1386)
Canal de Mozambique, Sureste de Africa	16° - 24° S	<31	(32 - 333)
Cabo Blanco, Sahara Español	21° - 22° N	30 - 1830	8124 (1635 - 35200)
Plataforma oeste de Pakistan	23° - 25° N	20 - 200	(196 - 224)*
Noreste del Mar Arabigo	20° -23° N	20 - 240	5770 (413 -12553)
Bahía de Bengalia	10° -20° N	27 - 170	517 (58 - 1644)
Plataforma oeste de la India	10° - 23° N	10 - 70	708 (543 - 985)
Estrecho Malacca, Oceano Indico	5° N	80 - 320	258 (118 - 528)
Java, Oceano Indico	8° S	5 - 30	463 (330 - 739)
Bahia Nha Trang, Vietnam	12° N	6 - 21	100**
Barbados, Indias Occidentales	13° N	50 - 250	121 (47 - 226)
Kingston, Jamaica	18° N	0 - 18	233 (148- 433)
Golfo Dulce, Costa Rica	10° N	64 - 254	736 (0 - 9240)
Golfo de Panamá	9° N	2 - 20	7505 (2160 - 12850)
Perú	15° S	126	2373**
Pisco, surgencia del Perú	9° S - 15° S	73 - 319	4329 (599 - 7680)
Norte de Chile	29° S	50 - 140	7 (0 - 20)
Amazonas, Brazil	3° N - 3° S	0 - 52	1038 (59 - 3953)
Baja California, Estados Unidos	30° N - 40° N	23	(3360 -6408)*
Texas, Estados Unidos	26° N - 29° N	15 - 21	780 (682 - 900)
Plataforma de Hong Kong	22° N	13 - 23	101 (55 - 183)
Changjiang, Este del Mar de China	31° N	16 - 142	8015 (2148 - 12014)
Bancos Flower Garden, Mar Caribe	27° N	90 - 223	16950 (300 - 25000)
Gran Barrera de Coral, Australia	15° S	15 - 46	2530 (2060 - 5406)
Isla de Seribú, Indonesia	8° S	12 - 69	(60 -4280)*
Presente estudio	11° N	5 - 69	1499 (260 - 4880)

* intervalo únicamente; ** promedio solamente.

Rowe (1997) comparó la biomasa de las comunidades bentónicas de plataforma de altas y bajas latitudes y encontró que en las primeras la biomasa fue menor con respecto a las segundas. Concluyó que esto se debía a que las altas temperaturas de los trópicos favorecen la respiración sobre la producción, evitando así la formación de biomasa, desarrollando formas pequeñas de organismos.

CONCLUSIONES

Los análisis de clasificación y ordenamiento de la comunidad macrozoobéntica de la infauna llevan a la siguiente conclusión: existe una única comunidad que se distribuye en zonas por profundidad. Esta afirmación se sustenta en que no hay mayores diferencias en cuanto a la composición por taxa entre los dos grupos principales, no se presentan taxa característicos en uno de ellos y muchos de los taxa importantes son dominantes o frecuentes para el total de la comunidad. Se habla entonces de zonas que se diferencian por el número de géneros y la variación en abundancia de los géneros comunes.

En el área parece prevalecer en el tiempo una comunidad continua, caracterizada por zonas de expresión faunal diferente en número de géneros, en donde los límites son difusos y la profundidad es un factor determinante en la distribución de éstas.

No se encontró ninguna evidencia de estacionalidad durante los dos años de estudio, por lo que las comunidades pueden definirse como constantes en el tiempo. Es posible, sin embargo, que en el área existan períodos multianuales lluviosos que alternan con secos.

El análisis de relación entre las variables ambientales y las biológicas permite concluir que la variable que mejor explicó el esquema biológico fue la profundidad.

Al comparar la comunidad macrozoobéntica de fondos blandos del área de Pozos Colorados con otras comunidades del Caribe colombiano, otras regiones tropicales y zonas templadas, se observa que, presenta esquemas medios en su abundancia y está regulada por variables naturales semejantes a las descritas en la literatura especializada.

AGRADECIMIENTOS

La Empresa Colombiana de Petróleos ECOPETROL (Terminal de Pozos Colorados-Santa Marta) financió la presente investigación. Al Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras INVEMAR. Muchas personas en ECOPETROL y en INVEMAR colaboraron en una u otra forma para que este proyecto pudiera alcanzar sus objetivos, a todas ellas damos nuestros más sinceros agradecimientos. Al Capitán

de Navío Álvaro Mendoza del Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas CIOH, quien colaboró en la coordinación general de los embarques en los buques ARC MALPELO y ARC QUINDIO. A los comandantes de éstos, capitanes Fernando Ochoa y Carlos Ortiz y a sus tripulaciones por su colaboración en las faenas de muestreo. Igualmente a José Polo, comandante del B/I ANCON y a su tripulación. Al Dr. Juan Manuel Díaz de INVEMAR, quien asesoró la identificación de los moluscos y en crustáceos al Dr. Néstor H. Campos de la Universidad Nacional de Colombia. El primer autor agradece al Servicio de Intercambio Académico Alemán (DAAD), por la beca para estudios doctorales, que hizo posible la realización del presente manuscrito.

BIBLIOGRAFIA

- Agard, J. B.; J. Gobin y R. M. Warwick. 1993. Analysis of marine macrobenthic community structure in relation to pollution, natural oil seepage and seasonal disturbance in a tropical environmental (Trinidad, West Indies). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 92: 233-243.
- Alongi, D. 1990. The ecology of tropical soft-bottom benthic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 28: 381-496.
- Aspila, K.; H. Agemian y A. Chau. 1976. A semi-automated method for the determination of inorganic organic and total phosphate in sediments. *Analyst*, 101: 187-197.
- Blanco, J. 1988. Las variaciones ambientales estacionales en las aguas costeras y su importancia para la pesca en la región de Santa Marta, Caribe colombiano. Tesis M.Sc., Biol. Mar., Universidad Nacional de Colombia-INVEMAR. Santa Marta. 50 p.
- Buchanan, J. B. 1984. Sediment analysis. (En: Holme, N.A. y A. D. McIntyre, eds.). *Methods for the study of marine benthos*. 2nd Ed. I.B.P. Handbook No.16 London. 387 p.
- Carrasco, F. D. y V. A. Gallardo. 1989. La contaminación marina y el valor de la macrofauna bentónica en su evaluación y vigilancia: casos de estudio en el litoral de Concepción, Chile. *Biología Pesquera* 18: 15-27.
- Clarke, K. R. y Ainsworth. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 92: 205-219.
- _____ y R. M. Warwick. 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. *Natural Environment Research Council*. UK. 141 p.
- Díaz, J. M. (ed). 1990. Estudio ecológico integrado de la zona costera de Santa Marta y Parque Nacional Natural Tayrona. INVEMAR. Informe final. Santa Marta. 440 p.
- ECOFORST. 1992. Declaración de efecto ambiental para el proyecto de construcción y montaje de una monoboya y línea submarina terminal Pozos Colorados (Santa Marta). Informe Final ECOPEPTRL. Santa Marta. 79 p + 3 anexos.
- Field, J. K. Clark y R. Warwick. 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution pattern. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 8: 37-52.
- Folk, R. 1980. *Petrology of sedimentary rocks*. Hemphill Publishing company, Austin. 184 p.
- Frithsen, J. y A. F. Holland, 1990. Benthic communities as indicators of ecosystem conditions. 459-460 p. In: McKenzie, D., D. Hyatt y V. McDonald (eds). *Ecological indicators*. Chapman & Hall, Londres, 481 p.
- García, C. B. y J. H. Sandoval. 1983. Comunidades macrozoobénticas de fondos blandos en la plataforma continental de Ciénaga, Caribe colombiano. Tesis de grado. Facultad de Biol. Mar. Univ. Jorge Tadeo Lozano. Bogotá. 84 p.

- _____. 1990. Caracterización puntual de las comunidades macrozoobénticas en la plataforma continental de Ciénaga, Caribe colombiano. Mem. VIII Sem. Nac. Cienc. Tecnol. Mar., Santa Marta, 2: 591-599.
- Gray, J. 1981. The ecology of marine sediments. Cambridge University Press. Londres, 185 pp.
- _____. A. D. McIntyre y J. Stirn. 1992. Manual of methods in aquatic environment research. Part 11. Biological assessment of marine pollution with particular reference to benthos. FAO Fisheries Technical Paper, N° 324. FAO, Roma. 49 pp.
- Guzmán, A. 1993. La comunidad macrozoobentónica de fondos blandos de la plataforma continental del departamento del Magdalena (Caribe colombiano). Tesis M. Sc. Universidad Nacional de Colombia. Santa Marta. 83 p.
- Guzmán-Alvis, A. y M. Córdoba-Tejada. 1996. La comunidad de fondos blandos en la ensenada de Pozos Colorados y áreas aledañas (Caribe, colombiano). Resumen Mem. X Semin. Cienc. Tecnol. Mar. CCO, Santa fé de Bogota.
- _____. y J. M. Díaz. 1993. Distribución espacial de la taxocenosis Annelida-Mollusca en la plataforma continental del Golfo de Salamanca, Caribe colombiano. An. Inst. Inv. Mar. Punta Betín, 22: 45-59.
- _____. y J. M. Díaz. 1996. Soft-bottom macrobenthic assemblages off Santa Marta, Caribbean coast of Colombia. Caribb. J. Sci., 32: 176-186.
- _____. y C. B. García. 1996. Taxonomic aggregation and the detection of patterns in a tropical marine benthos data set. Rev. Biol. Trop., 44(2): 907-910.
- _____. y O. D. Solano. 1997. Estructura de la taxocenosis Annelida-Molusca en la región de Mungueo, Guajira (Caribe colombiano). Bol. Inst. Inv. Mar. y Cost., 26, 35-52.
- Holme, N. A. y A. D. McIntyre. 1984. Methods for the study of marine benthos. Second edition. IBP Handbook No. 16, Blackwell Scientific Publications. Oxford. 387 p.
- INVEVAR. 1995. Estudio de impacto ambiental proyecto Plataforma Chuchupa "B", componentes biológico, climatológico y oceanográfico. Asociación Ecopetrol-Texas Petroleum Company. Santa Marta. 161 p + 23 láminas.
- INVEVAR. 1997. Monitoreo de parámetros físico-químicos y comunidades macrozoobentónicas en el área de influencia de la monoboya y línea submarina terminal Pozos Colorados (Santa Marta). Informe final, ECOPEPETROL, Santa Marta. 54 p + 3 anexos.
- Jogman R., C. ter Braak y O. Van Tongeren. 1987. Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc Wageningen, Wageningen, 299 p.
- Kaandorp, J. 1986. Rocky substrate communities of the infralittoral fringe of the Brouais coast, NW France: a quantitative survey. Mar. Biol., 92: 255-265.
- Laverde-Castillo, J.; S. Jiménez-Delgado y E. Patiño. 1990. Monitoreo de bentos del Golfo de Morrosquillo- Segunda Parte. Ecopetrol, Distrito Caño Limón-Coveñas. Cúcuta. 99 p +20 tablas.
- Ludwig, J. A. y J. F. Reynolds. 1988. Statistical ecology. A primer on methods and computing. John Wiley and Sons, Nueva York, 337 p.
- McManus, J. 1988. Grain size determination and interpretation. En: Tucker, N. (ed.). Techniques in sedimentology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 394 p.
- Molina, A. 1990. Estudio sedimentológico y morfológico de la plataforma continental caribe entre el sector de Santa Marta y Punta Morro Hermoso. Bol. Cient. CIOH, 14: 67-77.
- Moreno-Osorio, R. 1992. Perspectivas de modelación ecológica del macrobentos de fondos blandos del Golfo de Morrosquillo. Ecopetrol, Distrito Caño Limón-Coveñas, Santa fé de Bogotá, 130 p + 43 anexos.
- _____. y L. Lamprea-Ochoa. 1994. Monitoreo de los subsistemas béntico y pelagial en el Golfo de Morrosquillo Caribe colombiano. Octubre de 1993 - Febrero de 1994. Ecopetrol, Distrito Caño Limón-Coveñas, Santa fé de Bogotá, pag var.
- Olsgard, F., y J. Gray. 1995. A comprehensive analysis of the effects of offshore oil and gas exploration and production on the benthic communities of the Norwegian continental shelf. Mar. Ecol. Prog. Ser., 122: 277-306.
- _____. P. Somerfield y M. Carr. 1998. Relationships between taxonomic resolution, macrobenthic community patterns and disturbance. Mar. Ecol. Prog. Ser., 172: 25-36.

- Pujos, M., J. L. Pagliardini, R. Steer; G. Vermette y D. Weber. 1986. Influencia de la contracorriente Norte Colombiana para la circulación de las aguas en la plataforma continental: su acción sobre la dispersión de los efluentes en suspensión del río Magdalena. *Bol. Cient. CIOH*, 6: 3-15.
- Ramírez, G. 1990. Evaluación de parámetros hidrográficos y su relación con la surgencia en las aguas costeras. 19-54 p, En: Díaz, J. M. (ed). Estudio ecológico integrado de la zona costera de Santa Marta y Parque Nacional Natural Tayrona. INVEMAR. Informe final. Santa Marta. 440 p.
- Rosenberg, R.; W. Arntz, E. Chuman, L. A. Flores, G. Carvajal, I. Finger y J. Tarazona. 1983. Benthos biomass and oxygen deficiency in the upwelling system off Peru. *J. Mar. Res.* 41: 263-271.
- Rowe, G. 1997. The structure and function of Arctic Benthic communities: Are High-latitude ecosystems different?. *Korean J. Polar Res.*, 8 (1,2): 85-95.
- STANDARD METHODS. 1992. Standard Methods for the examination of water and wastewater (18th ed.). APHA /AWWA/WPCF. Washington, D.C.
- Vides, M. 1999. La macrofauna de fondos blandos del Golfo de Salamanca (Caribe, colombiano): estructura espacial y dinámica temporal. Tesis Biol. Mar. Univ. de Bogota Jorge Tadeo Lozano, Santa Marta, 134 p.
- Warwick, R. M. y Ruswahyuni. 1987. Comparative study of structure of some tropical and temperate marine soft-bottom macrobenthic communities. *Mar. Biol.*, 95: 641-649.
- Zar, J. 1999. Biostatistical analysis. 4th Edition. Prentice-Hall Inc., New Jersey, USA, 663 p + anexos.

FECHA DE RECEPCIÓN: 01/09/99

FECHA DE ACEPTACIÓN: 29/03/01

DIRECCIÓN DE LOS AUTORES:

Candidata a doctor en oceanografía, Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Casilla 160-c, Concepción, Chile. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR, A.A. 1016, Santa Marta, Colombia. E-mail: aguzman@invemar.org.co (A.I.G.A.). Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR, A.A. 1016, Santa Marta, Colombia. E-mail: odsolano@invemar.org.co, alopez@invemar.org.co (O.D.S. y A.C.L.R.). Avenida Diagonal 645, Universidad de Barcelona, Facultad de Biología, Departamento de Ecología, 08028 Barcelona, España. E-mail: mcordoba99@hotmail.com (M.E.C.T.).