

Cambios en el macrobentos de playa arenosa durante “El Niño” 1997-98 en la Bahía de Málaga, Pacífico colombiano

Changes in the macrobenthos of a sandy beach during “El Niño” 1997-98 in the Malaga Bay, Colombian Pacific

J.M. Riascos

INCIVA. Instituto Vallecaucano de Investigaciones Científicas
Museo de Ciencias Naturales “Federico Carlos Lehmann V.”
Diagonal 28 # 30–11
Barrio San Fernando, Cali, Colombia
E-mail: jmri@telesat.com.co/pesarnoso@hotmail.com

Recibido en marzo de 2001; aceptado en octubre de 2001

Resumen

En este artículo se analizan los cambios estructurales del macrobentos de playa arenosa en la Bahía de Málaga, en la región central del Pacífico colombiano, durante un período caracterizado por la influencia del evento climático conocido como “El Niño” (EN). Se realizaron muestreos mensuales entre octubre de 1997 y mayo de 1998, registrando la abundancia de especies en 4 niveles mareales distintos en transectos perpendiculares a la línea de costa. A partir de esta información se estimó la diversidad (Shannon-Wiener, H') y la riqueza de especies, y se realizó un análisis de ordenación por escalamiento multidimensional no métrico (MDS), a fin de establecer los cambios estructurales. Las especies responsables de los cambios temporales en la comunidad se discriminaron mediante el uso de un índice de disimilaridad. Durante el estudio se observó una distribución vertical que corresponde a un patrón dinámico de seriación, más que a una zonación propiamente dicha. Las variaciones temporales de este patrón ocasionaron las principales diferencias temporales en diversidad y riqueza de especies en los niveles mareales. En cuanto a la estructura de la comunidad, se observó un patrón común de variación temporal en los 4 niveles mareales, relacionado con desplazamientos verticales o fluctuaciones de densidad de algunas especies.

Palabras clave: Comunidades, bentos, diversidad, distribución, cambios ambientales, Colombia

Abstract

Changes in the macrobenthic community of a sandy-beach were studied during the “El Niño” 1997-98 event at the Malaga Bay, in the central Colombian Pacific. Species composition was recorded monthly from October 1997 to May 1998 at four tidal levels, and species diversity (Shannon-Wiener, H') and richness were calculated. In order to analyze community structure changes, multivariate ordinations were performed (non-metric multidimensional scaling) and species responsible for the observed temporal changes were discriminated using a dissimilarity index. Differences in species diversity and richness were related to a seriation pattern in vertical species distribution. A common pattern of structure change was found at four tidal levels on the beach. Population reduction or increase of some species and vertical modifications of the spatial distribution patterns were the main source of temporal community change.

Key words: Communities, benthos, diversity, distribution, environmental changes, Colombia

Introducción

Las playas arenosas representan uno de los ambientes marinos más extremos, altamente dependientes de las condiciones físicas; su estructura es el resultado de las interacciones y características de la arena y el agua (McLachlan y Hesp, 1984). Las comunidades que se desarrollan en estos ambientes presentan adaptaciones y características especiales relacionadas con la gran variabilidad de las condiciones físicas (Braffield, 1983). En las playas arenosas del Pacífico colombiano estas comunidades se caracterizan por una baja riqueza específica y

Introduction

Sandy beaches are one of the most extreme marine environments. Highly dependent on the physical conditions; its structure is the result of interactions and characteristics of sand and water (McLachlan and Hesp, 1984). The communities that develop in these environments show adaptations and special characteristics related to a high variability of physical conditions (Braffield, 1983). In sandy beaches of the Colombian Pacific these communities are characterized by low species richness and a high dominance of few species as in other zones

una alta dominancia de unas cuantas especies al igual que en otras zonas del Océano Pacífico americano, existiendo además una fuerte relación entre la estructura de la comunidad y los cambios ambientales cíclicos en el área (Cantera *et al.*, 1994).

Los ciclos ambientales naturales se modifican cuando se presenta el fenómeno “El Niño” (EN) en el Océano Pacífico de Sudamérica. Este fenómeno es una alteración a escala regional y de intensidad variable, resultante de la interacción océano-atmósfera. En el Pacífico colombiano, el fenómeno EN se manifiesta como un incremento en el nivel medio del mar y un aumento anómalo de temperatura, provocando un efecto climático tanto en el ambiente biótico como en el ciclo hidrológico (IDEAM, 1998).

Aunque se ha descrito el efecto de eventos EN fuertes sobre algunas poblaciones (Arntz *et al.* 1987; Arntz y Fahrbach, 1996), los cambios estructurales en las comunidades bénticas durante ellos son prácticamente desconocidos, especialmente en las zonas tropicales. El objetivo de este estudio es describir y analizar los cambios temporales en la estructura de las comunidades macrobénticas, en una playa arenosa de la costa del Pacífico en Colombia durante el más reciente evento EN (1997-98), el cual fue considerado por la Comisión Permanente del Pacífico Sur como fuerte/extraordinario (CPPS, 1998a).

Materiales y métodos

Area de estudio

Las aguas del Pacífico colombiano pertenecen a las “Aguas Superficiales Tropicales”, que son regiones donde la temperatura superficial es elevada y su variación estacional es pequeña, y en las que la salinidad es baja, debido a las abundantes lluvias debidas a procesos de sobre evaporación (Wirtki, 1966). El área de muestreo (fig. 1) se localiza en la región media de la costa del Pacífico de Colombia, en la Bahía de Málaga (4°05'N, 77° 16'W). La bahía está conformada por sedimentos consolidados del Terciario y en ella abundan acantilados rocosos, planos lodosos y playas arenosas. La vegetación predominante en los bordes de la bahía la constituyen asociaciones de manglares. La temperatura superficial del agua permanece casi constante a lo largo del año, fluctuando entre 26°C y 29°C (Rubio, 1984).

Diseño del muestreo

En un cinturón de playa se colocaron tres transectos perpendiculares a la línea de costa, con 300 m de separación entre ellos. Cada transecto se extendió desde el límite de marea alta hasta el límite de marea baja y se dividió en cuatro niveles mareales, tomando en cuenta el estudio de Cantera *et al.* (1994), el cual permite establecer rangos de zonación vertical de la fauna de playas arenosas. Para establecer los límites de cada nivel se tomó como referencia el nivel medio del mar de la siguiente manera: nivel A, de 4.54 m hasta 3.3 m; nivel B, de 3.3 m hasta 2 m; nivel C, de 2 m hasta 0.75 m; y nivel D, desde

of the American Pacific, with a strong relationship between the community structure and cyclic environmental changes in the area (Cantera *et al.*, 1994).

Natural environmental cycles are modified when the “El Niño” (EN) phenomenon is present in the South American Pacific Ocean. This phenomenon is a regional-scale alteration with variable intensity, owed to the ocean-atmosphere interaction. In the Colombian Pacific, the EN phenomenon is expressed as a mean sea level rise and an anomalous increase in temperature, causing a climatic effect both in the biotic environment and the hydrologic cycle (IDEAM, 1998).

Even though the effect of strong EN events has been described on some populations (Arntz *et al.*, 1987; Arntz and Fahrbach, 1996), the structural changes in benthic communities are practically unknown, especially in tropical zones. The aim of this study is to describe and analyze the temporal changes in the macrobenthic community structure of a sandy beach in the coast of the Colombian Pacific during the most recent EN event (1997-98), which was considered by the *Comisión Permanente del Pacífico Sur* (Permanent Commission of the South Pacific) (CPPS, 1998a), as strong/extraordinary.

Materials and methods

Study area

Colombian Pacific waters belong to the “Tropical Surface Waters”, considered as regions with high surface temperature, low seasonal variation and low salinity due to abundant rainfall caused by processes of over-evaporation (Wirtki, 1966). The sampling area (fig. 1) is located in the middle region of the Colombian Pacific coast at the Malaga Bay (4°05'N, 77°16'W). The bay is made up by consolidated sediments from the Tertiary and rocky cliffs are abundant in it. The dominant vegetation in the borders consists of mangrove associations. The sea surface temperature remains nearly constant along the year, ranging between 26 and 29°C (Rubio, 1984).

Sampling design

On a beach belt, three transects were set perpendicularly to the shoreline, separated by 300 m one from another. Each transect covered from the upper limit of the high tide to the lowest limit of the low tide and was divided in 4 tidal levels following the study by Cantera *et al.* (1994), that allows to establish vertical zonation ranges of the fauna of sandy beaches. To set the limits of each level, the mean sea level was taken into consideration in the following way: level A, from 4.54 m to 3.3 m; level B, from 3.3 m to 2 m; level C, from 2 m to 0.75 m and level D from 0.75 m to -0.52 m. In the mid part of each level and on each transect, monthly samples were taken using a 0.25-m² quadrant and burrowing the sediment down to a 0.25-m-depth. This sediment was sieved using

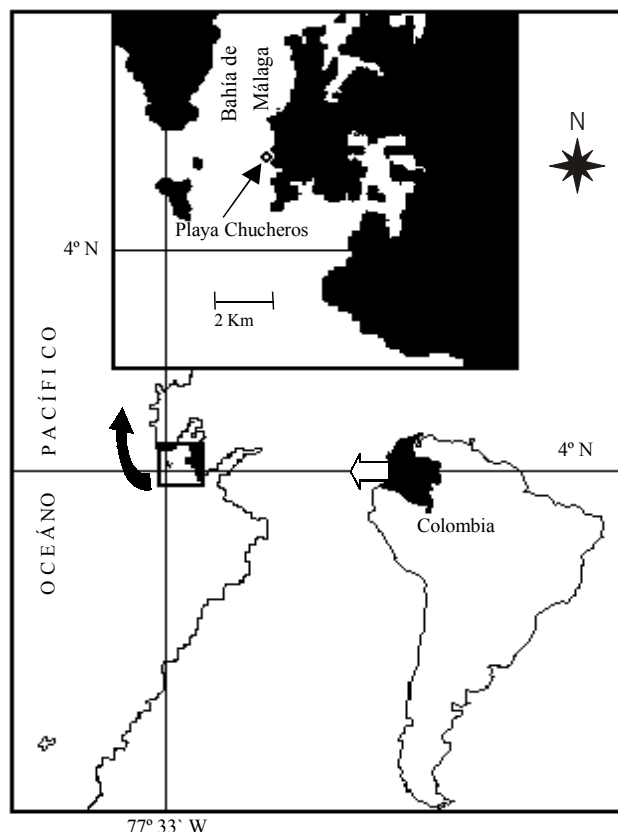


Figura 1. Área de investigación y localización de las estaciones de muestreo en Playa Chucheros – Bahía Málaga – Colombia.
Figure 1. Research area and location of the sampling stations in Playa Chucheros – Malaga Bay – Colombia.

los 0.75 m hasta -0.52 m. En la parte media de cada nivel en cada transecto se tomaron muestras mensuales usando un cuadrante de 0.25 m^2 y excavando el sedimento hasta una profundidad de 0.25 m , el cual fue tamizado usando una luz de malla de 0.5 mm . La fauna recolectada de esta forma se fijó y se llevó al laboratorio, donde fue identificada hasta el nivel de especie, cuando esto fue posible. La abundancia mensual de cada especie en cada cuadrante/transecto se consignó en tablas acumulativas hasta el final del estudio. Los tres cuadrantes en cada nivel se trataron como réplicas independientes para cada mes, debido a que fueron tomados en el mismo nivel mareal. Para caracterizar los cambios ambientales de EN 97-98 se dió seguimiento mensualmente a la temperatura superficial del mar (TSM) en el área de estudio. Adicionalmente, se siguieron las anomalías de temperatura superficial del mar en la zona (ATSM), reportadas por la Comisión Permanente del Pacífico Sur (CPPS, 1998b).

Análisis estadístico

A partir de los datos de abundancia de especies, se realizaron análisis univariados y multivariados para determinar los cambios temporales de la comunidad. Para cada nivel mareal, cada mes se calculó el índice de diversidad de especies de Shannon-Wiener (H') usando el logaritmo en base 2 y el

a 0.5-mm -mesh net. The collected fauna was fixed and taken to the laboratory, where it was identified to species level when this was possible. The monthly abundance of each species in each quadrant/transect was registered on accumulative tables until the end of the study. The three quadrants in each level were treated as independent replicates for each month since these were taken at the same tidal level. To characterize the environmental changes of the EN 97-98, the sea surface temperature in the study area was monitored monthly. Besides, surface temperature anomalies for the zone reported by the *Comisión Permanente del Pacífico Sur* (CPPS, 1998b) were retrieved.

Statistical analysis

From the species abundance data, univariate and multivariate analyses were performed. For each tidal level, the Shannon-Wiener's diversity index (H') was calculated monthly using the base-2 logarithm and the species richness Index (number of species). To determine the existence of significant diversity differences among months and tidal levels, a two-way analysis of variance (ANOVA) was applied after transforming the abundance data by its squared root, in order to accomplish the required normality and homogeneity of variances for this kind of analysis (Clarke and Warwick, 1994).

índice de riqueza de especies (número de especies). Para determinar la existencia de diferencias significativas de diversidad, entre meses y entre niveles mareales, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) a dos vías previa transformación de los datos de abundancia mediante la raíz cuadrada, con el fin de cumplir con los requerimientos de normalidad y homogeneidad de varianzas de este tipo de análisis (Clarke y Warwick, 1994).

Para el ordenamiento de la comunidad se aplicó el escalamiento multidimensional no métrico (MDS, por sus siglas en inglés) (Kruskal y Wish, 1978), debido a que esta técnica ha demostrado ser adecuada para múltiples aplicaciones ecológicas como la determinación de “efectos biológicos” (Kenkel y Orloci, 1986; Clarke y Green, 1988). El MDS se basa en el cálculo de coeficientes de similitud/disimilitud entre muestras, en este caso el coeficiente de similitud de Bray-Curtis S (Bray y Curtis, 1957). Este coeficiente se calculó a partir de la transformación de la abundancia por especie mediante la raíz cuarta ($\sqrt[4]{}$). El análisis resulta en un diagrama de puntos en el que cada punto representa una muestra y la distancia entre puntos sigue el mismo orden de rango que la similitud de composición de especies entre pares de muestras.

Con el fin de evaluar la existencia de diferencias significativas en la estructura de la comunidad entre meses y entre niveles mareales se aplicó un análisis de similitudes (ANOSIM anidado a 2 vías) (Clarke and Warwick, 1994). Este se basa en las similitudes S entre muestras, que son el punto de partida para el MDS. Para analizar los cambios temporales en los niveles se realizaron mapas de ordenación MDS individuales para cada nivel.

Finalmente se usó el índice de disimilitud de Bray-Curtis δ , el concepto contrario de similitud ($\delta = 100 - S$), para determinar la especie o especies responsables por los cambios observados entre meses en los análisis multivariados (Warwick *et al.*, 1990). Para ello se calcula, en cada especie (i), un promedio de disimilitud ($\bar{\delta}_i$) entre todos los posibles pares de muestras de los grupos de meses observados en el MDS. Estos promedios se usaron para organizar las especies según su contribución a la determinación de los cambios temporales de la comunidad.

Resultados

La temperatura superficial del mar (TSM) y sus anomalías (ATSM) se graficaron juntas en la figura 2, mostrando un patrón de variación muy semejante. Ambos parámetros incrementaron levemente su valor a partir de octubre, hasta alcanzar su máximo valor en diciembre/enero y descendieron significativamente hacia el final del estudio.

Se encontraron diferencias significativas en la diversidad de especies (H') entre meses ($F = 6.8$, $P < 1\%$) y entre niveles mareales ($F = 83.4$, $P < 1\%$). La figura 3 muestra los cambios en la diversidad de especies y en su riqueza a lo largo del período de estudio para cada zona o nivel mareal. Puede observarse que la diversidad en el nivel D fue menor en comparación con las de las otras zonas. Por otro lado, los niveles C y D siguen un patrón de variación similar, en el que la diversidad y

A non-metric multidimensional scaling (MDS) method (Kruskal and Wish, 1978) was used for the community ordination since this technique has demonstrated to be suitable for multiple ecologic purposes such as the determination of “biological effects” (Kenkel and Orloci, 1986; Clarke and Green, 1988). The MDS is based on the calculation of similarity/dissimilarity coefficients among samples, in this case, the similarity coefficient of Bray-Curtis, S (Bray and Curtis, 1957). This was calculated through the transformation of abundance data by its fourth square ($\sqrt[4]{}$). The analysis results in a plot, where each dot represents a sample and the distance between dots follows the same order as the similarity rank order of species composition between sample pairs.

With the aim of evaluating the existence of significant differences in the community structure among months and tidal levels, a similarity analysis (2-way-ANOSIM, nested case) (Clarke and Warwick, 1994) was applied. This is based on the S similarities among samples that are the starting point for the MDS. To analyze the temporal changes in the levels, individual MDS ordination maps were done for each level.

Finally, the Bray-Curtis dissimilarity index, δ , contrary to the similarity index ($\delta = 100 - S$), was used to determine the species that were responsible for the observed changes between months in the multivariate analyses (Warwick *et al.*, 1990). For this, for each species (i) a dissimilarity average ($\bar{\delta}_i$) among all possible sample pairs in the groups of months observed in the MDS is calculated. These averages were used to organize species according to their contribution to the determination of temporal changes in the community.

Results

Sea surface temperature (SST) and its anomalies (SSTA) were plotted together in figure 2, showing a similar pattern. Both parameters increased slightly since October until they reached their maximum value in December/January, falling dramatically towards the end of the study.

Significant differences were found in the species diversity (H') among months ($F = 6.8$, $P < 1\%$) and tidal levels ($F = 83.4$, $P < 1\%$). Figure 3 shows species diversity and richness changes along the study period for each zone or tidal level. It can be observed that the diversity in level D was lower, compared to the other zones. On the other hand, levels C and D follow a similar pattern in which diversity and species richness decrease since October until December and afterwards, there is an increase until March and then, it decreases again. There was an inverse pattern on levels A and B. During February, while the highest diversity in level A was observed this was lower in level B.

The general bi-dimensional MDS ordination map for every tidal level in each transect during the study period (fig. 4), shows a general pattern in which samples belonging to the upper (A) and lower (D) levels are very different in their species composition. Similarly, differences can be observed between November/December (2, 3) and January/February

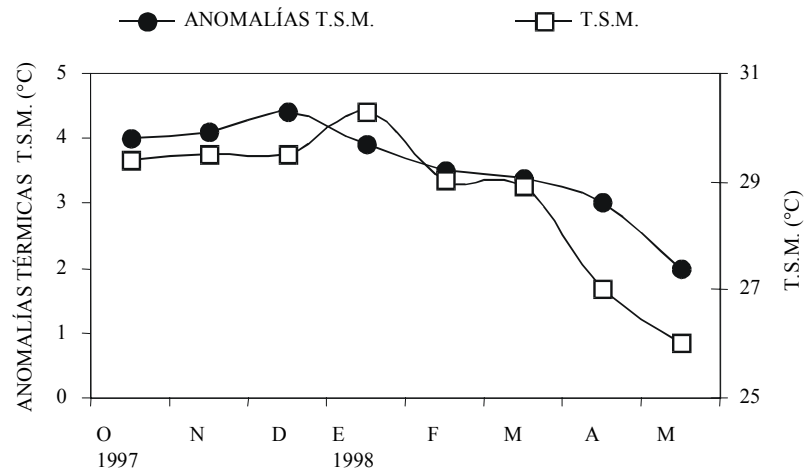


Figura 2. Fluctuaciones mensuales de las anomalías de temperatura superficial del mar (Anomalías TSM) reportadas por la Comisión Permanente del Pacífico Sur (CPPS) y fluctuaciones de la temperatura superficial del mar (TSM) en la zona de muestreo entre octubre de 1997 y mayo de 1998.

Figure 2. Monthly fluctuations of the anomalies of the sea surface temperature (TSM) reported by the *Comisión Permanente del Pacífico Sur* (CPPS) and sea surface temperature fluctuations (TSM) in the sampling zone between October 1997 and May 1998.

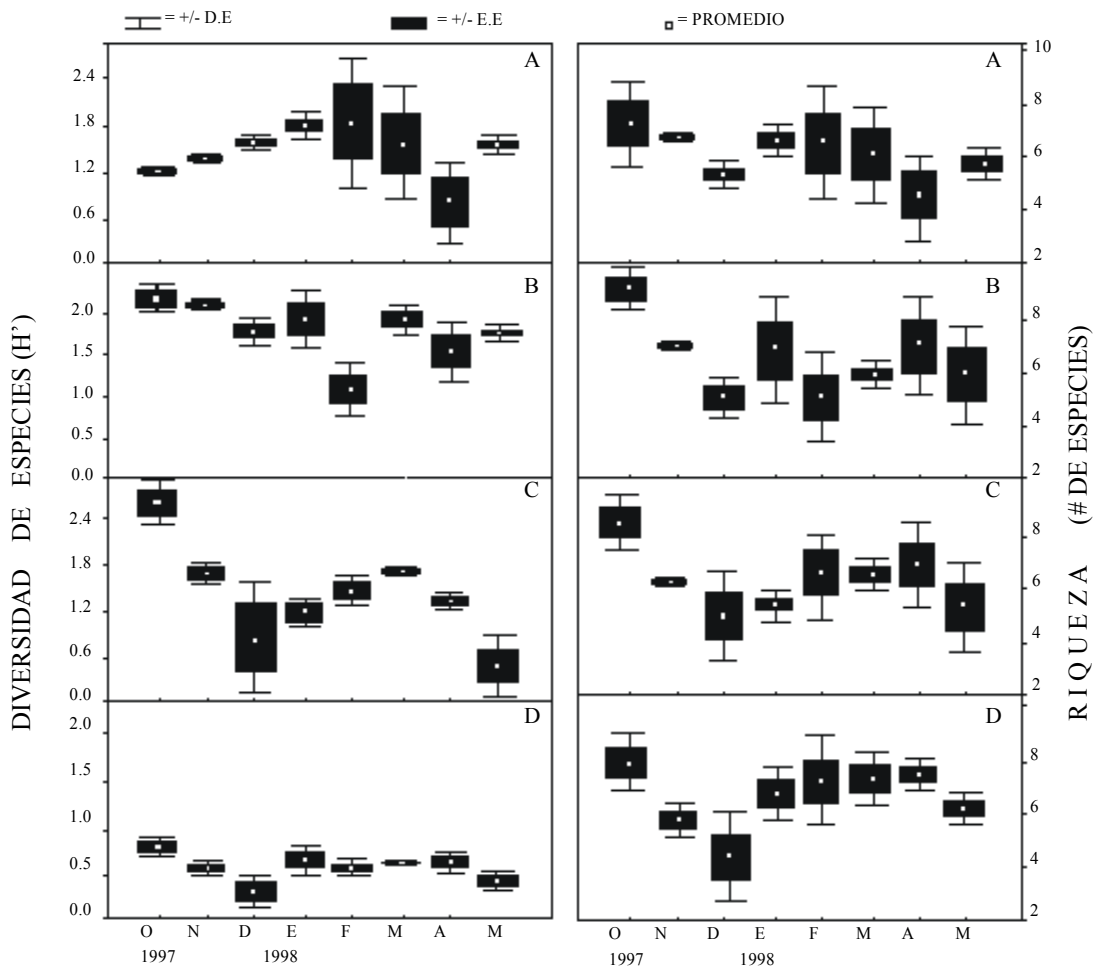


Figura 3. Fluctuaciones mensuales en diversidad (Shannon-Wiener, H') y riqueza de especies en cada nivel mareal (A, B, C y D). Se muestra el error y desviación estándar de las tres estaciones de muestreo.

Figure 3. Diversity monthly fluctuations (Shannon-Wiener, H') and species richness at each tidal level (A, B, C and D). Standard error and standard deviation of the three stations are shown.

la riqueza disminuyen de octubre hasta diciembre y luego presentan un incremento hasta marzo, vuelve a disminuir. En los niveles A y B se presentó un patrón de variación inverso: mientras la mayor diversidad en el nivel A se observó en febrero, durante este mismo mes en el nivel B, la diversidad fue la más baja.

El mapa general de ordenación MDS bidimensional para los niveles mareales en cada transecto durante el período de estudio (fig. 4) muestra un patrón general en el cual las muestras correspondientes a los niveles superior (A) e inferior (D) son muy diferentes en cuanto a composición de especies. Similarmente se observan diferencias entre los meses de noviembre/diciembre (2, 3) y enero/febrero (4, 5). Los resultados del análisis de similitudes indican que existen diferencias significativas de composición de especies entre meses (estadístico $R = 0.870$, $P < 1\%$) y entre zonas (estadístico $R = 0.198$, $P < 1\%$).

Los mapas de ordenación MDS para cada zona (fig. 5) indican la existencia de un patrón de variación temporal común. Existe un desplazamiento gradual, a partir de octubre, hacia un "punto crítico" o de máxima diferencia en composición de especies y, posteriormente, un retorno gradual. Sin embargo el punto crítico no es el mismo para todas las zonas. En el nivel A y B este punto corresponde a enero; vale decir que coincide con el valor más alto de TSM. Para los niveles C y D, el punto corresponde a febrero y abril, respectivamente.

Los grupos de muestras que presentan las mayores diferencias en estructura comunitaria se resaltaron en la figura 5, mientras que las principales especies responsables de las diferencias se muestran en la tabla 1. De esta manera, los cambios observados entre octubre/mayo y enero/febrero en el nivel A se deben principalmente a incrementos en la abundancia de tres especies: *Exosphaeroma diminutum* (Barnard), *Acanthohaustorius* sp. y *Donax dentifer* (Hanley) y a la casi desaparición de *Psammobledius punctatissimus* (Le Conte) y *Psammobledius* sp. Los cambios en la densidad poblacional de esas especies explicaron el 70% de las disimilitudes entre los grupos de muestras. En el nivel B, el 64% de las diferencias observadas entre los grupos de muestras se debieron al incremento de densidad de *D. dentifer* y *Acanthohaustorius* sp. y a una reducción de *Seira fulva* (Scott), *P. punctatissimus* y *Psammobledius* sp. La reducción poblacional de cuatro especies fue responsable del 73.7% de los cambios en el nivel C, en cuyo caso los insectos no fueron buenos indicadores de los cambios en la estructura de la comunidad. Finalmente, en el nivel C las fluctuaciones poblacionales de especies típicas de esta zona (*Nereis* sp., *Olivella volutella* (Lamarck)), y, adicionalmente, *Acanthohaustorius* sp. y *Seira fulva* explicaron el 67.2% de los cambios observados entre los grupos de meses señalados en la figura 5.

Discusión

La TSM cerca de la playa en la costa del Pacífico colombiano presenta usualmente una pequeña variación estacional pero durante el período de estudio, caracterizado por un

(4, 5). The results from the similarity analysis indicate that there are significant differences in the species composition among months (R statistic = 0.870, $P < 1\%$) and zones (R statistic = 0.198, $P < 1\%$).

MDS ordination maps for each zone (fig. 5) show the existence of a common temporal variation pattern. There is a gradual displacement since October towards a "critical point" or a maximum difference in the species composition and after that, a gradual return. However, the critical point is not the same in all zones. For levels A and B, this point belongs to January. It is worth saying that this coincides with the highest SST value. For levels C and D, this point is reached in February and April, respectively.

Groups of samples that have the major differences in the community structure are highlighted in figure 5, while species highly responsible of the differences are shown in table 1. In this way, the observed changes between October/May and January/February in level A are due to increases in the abundance of three species: *Exosphaeroma diminutum* (Barnard), *Acanthohaustorius* sp. and *Donax dentifer* (Hanley) as well as the almost disappearance of *Psammobledius punctatissimus* (Le Conte) and *Psammobledius* sp. The changes in the population density of these species explained 70% of the dissimilarity among groups of samples. In level B, 64% of the observed differences among groups of samples were the result of the increase in density of *D. dentifer* and *Acanthohaustorius* sp. and to the decrease of *Seira fulva* (Scott), *P. punctatissimus* and *Psammobledius* sp. The population reduction of four species was responsible of 73.7% of the changes in level C, where insects were not good indicators of the changes in the community structure. In this level, fluctuations in the population of typical species (*Nereis* sp., *Olivella volutella* (Lamarck)) together with *Acanthohaustorius* sp. and *Seira fulva*, explained 67.2% of the changes observed among month groups highlighted in figure 5.

Discussion

Near-shore SST close to the shore in the Colombian Pacific coast usually exhibits a small seasonal variation, however, during the study period characterized by an EN event, SST surpassed the mean variation. This implies that at least in part, the observed fluctuations are related to the event. On the other hand, the similarity of the variations in the SST of the study area and the thermic anomalies in respect of the historical means confirm this relation (fig. 1). Moreover, the temperature has been taken as a good indicator of oceanographic anomalies that occur during EN events. It is important to point out that even though the changes in macrobenthic communities are related to the environmental characteristics already mentioned, these cannot really provide a cause-effect relationship between the EN phenomenon and the variations in the analyzed communities. The significance of this study relies on its value as a reference of monthly fluctuations of these communities in a period characterized by environmental anomalies.

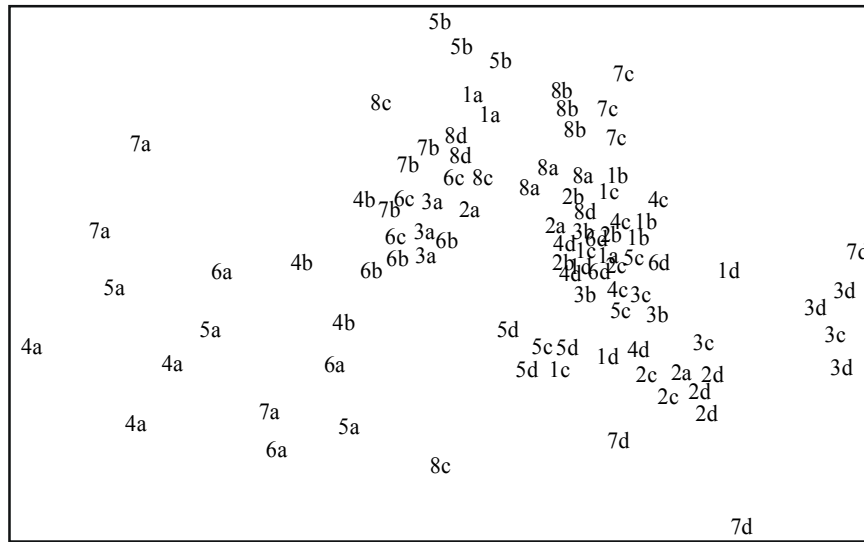


Figura 4. Configuración bidimensional del análisis MDS general, basado en datos mensuales de abundancia de especies, transformados mediante raíz cuarta ($\sqrt[4]{}$). Los primeros representan los meses (octubre a mayo) y las letras corresponden a los niveles mareales (A, B, C, D) (stress = 0.147).

Figure 4. Bidimensional configuration of the general MDS analysis based on monthly species abundance data, transformed by its fourth root ($\sqrt[4]{}$). First represent months (October to May) and letters correspond to tidal levels (A,B,C,D) (estrés = 0.147).

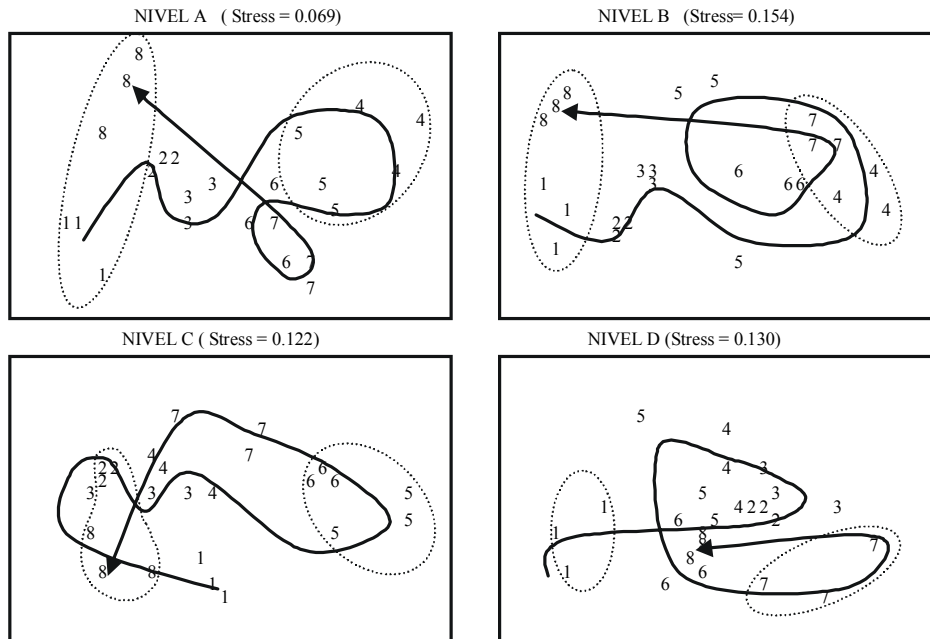


Figura 5. Configuración bidimensional del análisis MDS para cada nivel mareal, basado en datos mensuales de abundancia de especies, transformados mediante raíz cuarta ($\sqrt[4]{}$). Los números representan los meses (octubre a mayo). Las flechas representan los cambios temporales entre meses sucesivos y los círculos resaltan dos grupos de meses que representan las diferencias temporales más marcadas.

Figure 5. Bidimensional configuration of the MDS analysis for each tidal level based on abundance species monthly data, transformed by its fourth root ($\sqrt[4]{}$). Numbers represent months (October to May). Arrows represent temporal changes between successive months and circles remark two groups of months that represent the most significant temporal differences.

evento EN, la TSM excedió la variación promedio. Esto implica que, al menos parcialmente, las fluctuaciones observadas tienen relación con el evento. Por otra parte, la similitud de las variaciones entre la TSM en el área de estudio y las anomalías térmicas respecto a los promedios históricos confirman esta relación (fig.1). Adicionalmente, la temperatura se ha tomado como un buen indicador de las anomalías oceanográficas que ocurren durante eventos tipo EN. Es importante aclarar que aunque los cambios en las comunidades macrobénticas se relacionen con las características ambientales mencionadas, éstas no pueden proveer realmente una relación causa-efecto entre EN y las variaciones en las comunidades analizadas. La significancia de este estudio estriba en su valor como punto de referencia de las fluctuaciones mensuales de estas comunidades en un período caracterizado por anomalías ambientales.

Las diferencias de diversidad espacio-temporales observadas entre las zonas podrían ser el resultado de un patrón dinámico de "seriación" como ha sido propuesto por Clarke *et al.* (1993) para un patrón secuencial de cambio en la comunidad, en lugar de una "zonación" que implicaría la existencia de límites o zonas más estáticas y definidas. Se observó una disminución general en la riqueza y la diversidad de especies de octubre a diciembre, cuando las ATSMs fueron más altas. Cantera *et al.* (1994) observaron que en períodos de normalidad climática la diversidad permanece constante a lo largo del año, aunque existen leves incrementos en la densidad poblacional de algunas especies en períodos de mareas vivas, es decir, entre octubre y noviembre. Por otro lado, varios estudios han sugerido una disminución o incremento sustancial en la diversidad de especies relacionados con eventos EN, tanto en áreas frías de surgencia (Tarazona, *et al.*, 1985; Arntz y Fahrback, 1996) como en zonas tropicales del Pacífico Occidental (Warwick *et al.*, 1990). En este caso no se presenta este tipo de efectos drásticos, aunque es posible que éstos existan a una escala temporal diferente que escapa al alcance de este estudio.

Existe un patrón de variación inverso entre diversidad y riqueza en los niveles A y B. Este patrón parece estar relacionado con desplazamientos temporales de algunas especies en sentido vertical (fig. 3). Si bien es cierto que este tipo de desplazamientos verticales pueden obedecer a fluctuaciones normales en estos ambientes, éstos también han sido observados en relación con tensores ambientales. Tarazona *et al.* (1985) observaron cambios en la distribución de comunidades bénticas en áreas superficiales de Perú, durante EN 1982-83 y Clarke *et al.* (1993) encontraron cambios en los rangos de distribución de algunas especies en conjuntos de arrecifes coralinos en Tailandia, como consecuencia de operaciones de dragado en la zona de estudio.

En el nivel D se observaron valores muy bajos de diversidad en comparación con los niveles superiores. Por el contrario, la riqueza fue similar en todos los niveles. Esto implica que el nivel D presenta mayor dominancia de unas cuantas especies, en comparación con las zonas A, B y C. Estos resultados contrastan con lo observado por Cantera *et al.* (1994), quienes

The significant space-temporal diversity differences observed among zones could be the result of a dynamic pattern of "seriation" as proposed by Clarke *et al.*, (1993) for a sequential pattern of the change in the community, instead of a "zonation" that would imply the existence of limits, or more static and well defined zones. A general reduction in species richness and species diversity was observed since October until December, when SSTAs were higher. Cantera *et al.* (1994) observed that in climatically normal periods, the diversity remains constant along the year, although there are slight increases in the population density of some species at high-tide periods; this is, between October and November. On the other hand, several studies have suggested a major reduction or increase in the species diversity, related to EN events in cold upwelled waters (Tarazona *et al.*, 1985; Arnts and Fahrback, 1966) as well as in tropical areas of the Western Pacific (Warwick *et al.*, 1990). In this case, this kind of dramatic effects are not present, nevertheless it is possible that they might exist at a different temporal scale, but this is beyond this study.

There is an inverse variation pattern in the diversity and richness at levels A and B. This pattern seems to be related to the temporal displacement, in vertical sense, of some species (fig. 3). As it is true that these kind of vertical displacements can obey to normal fluctuations in these environments, these have also been observed related to environmental stress. Tarazona *et al.* (1985) observed changes in the distribution of benthic communities in superficial areas of Peru during the EN 1982-83 event, and Clarke *et al.* (1983) found changes in the distribution ranges of some species in coral reef assemblages in Thailand, as a consequence of dredging maneuvers in the study area.

In level D, low diversity values were observed compared to upper levels. By the contrary, richness was similar at all levels. This implies that level D shows a higher dominance by few species compared to zones A, B and C. These results contrast to that observed by Cantera *et al.* (1994), who found the highest species richness and diversity in lower tidal levels at sheltered beaches of the Malaga Bay, comparable to those of Playa Chucheros.

About the temporal variations in the species composition, the existence of a common pattern for all tidal levels (fig. 5) implies the existence of a response or common behavior that can be related to seasonal environmental variations, biological interactions, environmental disturbances or a mixture of these factors. Note, in any case, that there is a similarity between temperature variations during the whole study period and temporal structural variations, mainly in zones A and B. If it is assumed that temporal variations have a direction as in the arrows in figure 5, then it seems to exist a critical point or return point from which communities start a recovering process towards the initial species composition. Nevertheless as it can be observed, the critical point is not the same in all tidal levels. In levels A and B, this belongs to January, while for zones C and D, it belongs to February and April, respectively.

Tabla 1. Comparación de abundancia de especies entre grupos por nivel mareal. La abundancia se promedió para el número de muestras incluidas en cada grupo resaltado en la figura 5. $\bar{\delta}_i$ es la contribución de la i -ésima especie al promedio de disimilitud de Bray Curtis entre los grupos 1 y 2 ($\bar{\delta}$), también expresado como un porcentaje acumulativo ($\sum \bar{\delta}_i\%$). Las especies están listadas en orden decreciente de importancia en la contribución a $\bar{\delta}$, hasta un porcentaje acumulativo de 70%.

Table 1. Comparison of the abundance of species between groups for each tidal level. The abundance was averaged for the number of samples included in each group highlighted in figure 5. $\bar{\delta}_i$ is the contribution of the i -th species to the Bray-Curtis dissimilarity average between groups 1 and 2 ($\bar{\delta}$), also expressed as an accumulative percentage ($\sum \bar{\delta}_i\%$). Species are listed in decreasing importance order of the contribution to $\bar{\delta}$, up to a 70% accumulative percentage.

ESPECIES	GRUPO 1 Abundancia media (ind/m ²)	GRUPO 2 Abundancia media (ind/m ²)	$\bar{\delta}_i$	$\sum \bar{\delta}_i\%$
NIVEL A ($\bar{\delta} = 87.0$)				
	Octubre y Mayo	Enero y Febrero		
<i>Exosphaeroma diminutum</i>	15.6	1790.6	19.3	19.3
<i>Psammobledius punctatissimus</i>	384.4	4.0	15.5	34.8
<i>Acanthoastorius</i> sp	1.3	271.8	14.4	49.3
<i>Psammobledius</i> sp	337.5	9.4	11.8	61.0
<i>Donax dentifer</i>	6.2	193.7	9.7	70.7
NIVEL B ($\bar{\delta} = 61.0$)				
	Octubre y Mayo	Enero y Abril		
<i>Donax dentifer</i>	6.2	1000.0	20.7	20.7
<i>Psammobledius punctatissimus</i>	296.8	0.0	16.3	37.0
<i>Acanthoastorius</i> sp	78.1	634.3	10.9	47.9
<i>Seira fulva</i>	46.8	6.2	7.1	55.0
<i>Psammobledius</i> sp	37.5	2.0	6.5	61.4
<i>Exosphaeroma diminutum</i>	553.1	1093.7	5.6	67.0
NIVEL C ($\bar{\delta} = 50.9$)				
	Octubre y Mayo	Febrero y Marzo		
<i>Donax dentifer</i>	1359.4	31.2	31.6	31.6
<i>Acanthoastorius</i> sp	1084.4	93.7	21.0	52.7
<i>Exosphaeroma diminutum</i>	1178.1	296.8	11.7	64.3
<i>Excirrolana braziliensis</i>	25.0	6.2	9.4	73.7
NIVEL D ($\bar{\delta} = 70.4$)				
	Octubre	Abril		
<i>Nereis</i> sp	459.3	0.0	21.8	21.8
<i>Acanthoastorius</i> sp	9.4	178.1	14.3	36.1
<i>Olivella volutella</i>	0.0	11.1	11.6	47.7
<i>Seira fulva</i>	2.0	34.2	11.6	59.3
<i>Listriolobus pelodes</i>	21.9	0.0	7.9	67.2
<i>Glycera abbranchiata</i>	0.0	35.0	7.9	75.2

encontraron la mayor riqueza de especies y diversidad en los niveles mareales inferiores, en playas protegidas de la Bahía Málaga comparables a Playa Chucheros.

En cuanto a las variaciones temporales en composición de especies, la existencia de un patrón común para todos los niveles mareales (fig. 5) implica la existencia de una respuesta o comportamiento común, el cual puede estar relacionado con fluctuaciones ambientales estacionales, interacciones biológicas, perturbaciones ambientales o una mezcla de estos factores. Nótese, en todo caso, que existe una similitud entre las variaciones de la temperatura durante el período de estudio y las variaciones estructurales temporales, principalmente en las zonas A y B. Si se asume que las variaciones temporales presentan una direccionalidad en el sentido de las flechas de la figura 5, entonces parece existir un punto crítico o punto de retorno a partir del cual las comunidades inician un proceso de recuperación hacia la composición inicial de especies. No obstante, como puede observarse, el punto crítico no es igual en todos los niveles mareales; mientras que para los niveles A y B ambos puntos críticos corresponden al mes de enero, para las zonas C y D estos corresponden a febrero y abril, respectivamente.

Probablemente esta situación esté relacionada con una capacidad diferente de las especies existentes en cada nivel para responder a factores ambientales, ya sea de tipo estacional o relacionados con condiciones particulares como las de EN. Según esta hipótesis la capacidad diferencial de respuesta estaría relacionada con el tiempo de exposición a condiciones de agua marina en cada nivel. Así, en los niveles inferiores se presentarían los cambios más fuertes en las comunidades y por lo tanto la reversión de esos cambios sería más lenta. En contraste, en los niveles superiores, que presentan un menor tiempo de exposición, los cambios serían leves y, por lo tanto las condiciones iniciales se alcanzarían más rápido.

Los resultados permiten afirmar que la mayor parte de los cambios observados en los mapas de ordenación (fig. 5), entre los grupos de muestras resaltados, se deben a modificaciones verticales en los patrones de distribución y/o a reducciones poblacionales de especies particulares (tabla 1). Warwick *et al.* (1990) observaron fluctuaciones en la densidad de algunas especies en comunidades coralinas de Indonesia durante EN 1982-83. En este sentido, es muy importante dar seguimiento a los cambios observados en períodos normales, a fin de establecer comparaciones y asignar comportamientos típicos/atípicos atribuibles a eventos ambientales tipo EN.

Entre las especies que jugaron un papel importante en los cambios estructurales temporales resaltados en la figura 5, *Donax dentifer* fue una de las más importantes. Esta especie presentó marcadas fluctuaciones temporales de densidad en los niveles mareales. La mayor densidad de esta población se encuentra en el nivel C, desplazándose hacia el nivel A y B en enero-febrero y retrocediendo nuevamente en octubre. Si bien la ocupación de los niveles inferiores por parte de los reclutas de esta población (Riascos and Urban, 1999) tiene un claro

It is probable that this situation is related to a different capacity of the species in each level to face environmental factors either seasonal or regarding to particular conditions such as the EN. According to this hypothesis, the differential capacity of a response would be in relation to the exposure time to marine water conditions of each level. Thus, in lower levels, stronger changes in the communities should be present and therefore, the recovery from those changes should be slower. In contrast, in higher levels with a short exposure period, changes should be slight and the initial conditions would be reached sooner.

The results allow to affirm that most of the changes observed in the ordination maps (fig. 5) among the highlighted sample groups, are due to vertical modifications in the distribution patterns and/or to reductions in the populations of particular species (table 1). Warwick *et al.* (1990) observed fluctuations in the density of some species in coral communities in Indonesia during the 1982-83 EN event. In this sense, it is very important to follow the observed changes in normal periods in order to establish comparisons and assign typical/atypical behaviors related with EN environmental events.

One of the most important among the species that played a significant role in the seasonal structural changes, highlighted in figure 5, was *D. dentifer*. This species showed marked seasonal fluctuations of density in all tidal levels. The highest density for this population is found in level C, displacing towards levels A and B in January-February and going back again in October. Even though the occupancy of lower levels by recruits of this species (Riascos and Urban, 1999) has a clear effect in this behavior, this fact does not imply the density reduction at levels A and B, so, this must be attributed to a temporal change in the distribution. It has to be pointed out that this species, in contrast to other members of the Genus *Donax*, does not show tidal migration and tends to occupy a well-defined zone in the intertidal area (Cuartas *et al.*, 1995; Riascos and Urban, 1999).

The species *Exosphaeroma diminutum* and *Acanthoahustorius* sp. also showed an important displacement towards upper levels during January-April. There is not any background for this kind of displacement for these species, but Cuartas *et al.* (1995) showed temporal density changes of these species at the northern tip of the Malaga Bay. Moreover, the observations by Dexter (1974) in Juanchaco, a beach at the north of Malaga Bay, suggest a similar, more or less homogeneous distribution of this species in the intertidal zone.

Although in the present study insects played an important role in the determination of temporal changes of the community, they are not regularly considered as part of the macrobenthic communities in studies known for this area. Some insect populations were found strongly associated with the sand and accumulated organic matter yet in the lower level of the beach. Both *Psammobledius* species showed a clear reduction in their population density along the whole tidal range between January and April. During these months, the *Seira*

efecto en este comportamiento, este hecho no explica la reducción de la densidad en los niveles A y B, por lo que ésta debe atribuirse a un cambio temporal de distribución. Hay que anotar que esta especie, a diferencia de otros miembros del género *Donax*, no presenta migración mareal y tiende a ocupar una zona bien definida en la zona intermareal (Cuartas *et al.*, 1995; Riascos y Urban, 1999).

Las especies *Exosphaeroma diminutum* y *Acanthoahustorius* sp. mostraron también un desplazamiento importante hacia los niveles superiores durante enero-abril. No existen antecedentes de este tipo de desplazamiento para ellas, aunque Cuartas *et al.* (1995) observaron cambios temporales en su densidad en el norte de la Bahía de Málaga. Por otra parte, las observaciones de Dexter (1974) en Juanchaco, playa en el costado norte de la Bahía de Málaga, sugieren una distribución mas o menos homogénea de estas especies en la zona intermareal.

Aunque en el presente estudio el grupo de los insectos jugó un papel importante en la determinación de cambios temporales en la comunidad, regularmente no se tienen en cuenta como componente de las comunidades macrobénticas en estudios conocidos en el área. Algunas poblaciones de insectos se encontraron fuertemente asociadas con la arena y la materia orgánica acumulada aún en el nivel inferior de la playa. Ambas especies de *Psammobledius* mostraron una clara disminución de su densidad poblacional en todo el rango intermareal entre enero y abril. Durante estos meses la población de *Seira fulva* mostró un desplazamiento hacia el nivel C, contrario a los desplazamientos de dirección observados en *D. dentifer*, *Exosphaeroma diminutum* y *Acanthoahustorius* sp.

En el nivel D los poliquetos fueron muy importantes en la definición de cambios comunitarios. La densidad de *Nereis* sp. presentó una caída abrupta, mientras que la de *Glycera abbranchiata* (Ehlers) aumentó considerablemente. Este reemplazo de especies se observó solamente en este nivel, posiblemente como consecuencia de una tolerancia menor a alguna condición temporal y como consecuencia de la dinámica poblacional propia de cada especie.

Finalmente, es importante destacar que algunas especies típicas no se observaron durante este estudio o su densidad fue insignificante. Especies como *Talytrus* sp., *Acinus panamensis* (Glynn y Glynn), *Emerita analoga* (Stimpson), *Emerita rathbunae* (Schmitt), *Olivella volutella* y *Natica unifasciata* (Lamarck), han sido reportadas como especies abundantes en este tipo de playas arenosas (Dexter, 1974; Cantera *et al.*, 1993; Cuartas *et al.*, 1995; Riascos y Rallón, 2001). Estas especies, al igual que las especies que se identificaron como determinantes en los cambios comunitarios deberán ser cuidadosamente analizadas en futuros estudios. Posiblemente en la dinámica poblacional de estas especies se pueden encontrar señales importantes sobre el efecto de eventos ambientales en ecosistemas de playas arenosas tropicales.

fulva population showed a displacement towards level C, which is contrary to the direction of the displacement observed in *D. dentifer*, *Exosphaeroma diminutum* and *Acanthoahustorius* sp.

In level D, polychaeta were important in the definition of the community changes. The density of *Nereis* sp. showed a sharp decay, while that for *Glycera abbranchiata* (Ehlers) increased considerably. The replacement of this species was observed only at this level, possibly as a consequence of a lower tolerance to any temporal condition as well as to the population dynamics of each species.

Finally, it is important to address that some typical species were not observed during this study or their density was insignificant. Species such as *Talytrus* sp., *Acinus panamensis* (Glynn and Glynn), *Emerita analoga* (Stimpson), *Emerita rathbunae* (Schmitt), *Olivella volutella* and *Natica unifasciata* (Lamarck), have been reported as abundant species in this kind of sandy beaches (Dexter, 1974; Cantera *et al.*, 1993; Cuartas *et al.*, 1995; Riascos and Rallón, 2001). These species, as well as those identified as determinant for the community changes, should be carefully analyzed in future studies. It is possible that in the population dynamics of these species, important signals could be found about the effect of environmental events in ecosystems of tropical sandy beaches.

Conclusion

The macrobenthic communities studied here showed that during the study period, changes in richness and diversity had a general reduction in December 1997, when positive thermic anomalies surpassed 4°C, in contrast to significant reductions or increases proposed by other studies during EN conditions.

Temporal changes in the species composition were observed related to the seriation pattern fluctuations (instead of those of zonation) that exist among tidal levels. These changes are the result of vertical displacements of some species, mainly from level C towards levels A and B, between January and April.

Changes in the species composition showed a common temporal variation pattern at all tidal levels, which seems to be in relation to a common response to environmental factors or to cyclic variations inherent of the annual dynamic of the community. This seasonal variation pattern is gradual and shows a critical point when communities start the recovery towards their initial conditions, which coincides with the decline of the temperature in the area.

The observed species composition changes are majorly originated by modifications in the vertical distribution ranges of species such as *Donax dentifer*, *Exosphaeroma diminutum*, *Acanthoahustorius* sp. and *Seira fulva* and to the reduction/increment of the density in the whole intertidal zone of species as *Psammobledius punctatissimus*, *Psammobledius* sp., *Nereis* sp. and *Glycera abbranchiata*.

Conclusión

Las comunidades macrobénticas aquí estudiadas mostraron que durante el período de estudio los cambios en riqueza y diversidad de especies consistieron en una disminución general en diciembre de 1997, cuando las anomalías térmicas positivas sobrepasaron los 4°C, a diferencia de las disminuciones o aumentos sustanciales propuestas por otros estudios en condiciones de El Niño.

En cuanto a la composición de especies se observaron cambios temporales relacionados con fluctuaciones del patrón de seriación (en lugar del de zonación) existente entre niveles mareales. Estos cambios son el resultado de desplazamientos verticales de algunas especies, principalmente del nivel C hacia los niveles A y B, entre enero y abril.

Los cambios en composición de especies mostraron un patrón común de variación temporal en todos los niveles mareales, el cual parece estar relacionado con una respuesta común a factores ambientales o con variaciones cíclicas propias de la dinámica intra-anual de la comunidad. Este patrón de variación temporal es gradual y muestra un punto crítico en el que las comunidades inician la reversión de los cambios hacia las condiciones iniciales, el cual coincide con la disminución de la temperatura en el área.

Los cambios en composición de especies observados se deben principalmente a modificaciones de los rangos de distribución vertical de especies como *Donax dentifer*, *Exosphaeroma diminutum*, *Acanthoahustorius* sp. y *Seira fulva* y a reducción/incremento de densidad, en toda la zona intermareal, de especies como *Psammobledius punctatissimus*, *Psammobledius* sp., *Nereis* sp. y *Glycera abbranchiata*.

Este estudio se constituye en un referente de los cambios temporales de las comunidades de playa arenosa durante un período caracterizado por un evento El Niño de gran intensidad. Estudios comparativos de la estructura de estas comunidades en períodos de normalidad climática permitieran conocer los efectos de eventos de este tipo en estos ecosistemas.

Agradecimientos

Este trabajo forma parte del proyecto “Dinámica poblacional de *Donax dentifer* (Veneroida: Donacidae) en Bahía Málaga, Pacífico colombiano, durante el fenómeno “El Niño” 1997/1998”, financiado por INCIVA (Instituto Vallecaucano de Investigaciones Científicas). El autor agradece a Norma Ibón Rallón por su ayuda, que incluyó trabajo de campo y revisión crítica del manuscrito y a James L. Knight quien orientó con comentarios útiles una versión preliminar.

Referencias

Arntz, W.E., Brey, T., Tarazona, J. and Robles, J. (1987). Changes in the structure of Shallow sandy beach community in Peru during an El Niño event. In: A.I.L. Payne, J.A. Gulland, and H.K. Brink (eds.), *The Benguela and Comparable Ecosystems*. S. Afr. J. mar. Sci. 5: 645-658.

This study is a reference for the seasonal changes in the communities of sandy beaches during a period characterized by a severe EN event. Comparative studies of the structure of these communities in climatically normal periods will allow knowing the effect of this kind of events over these ecosystems.

Acknowledgements

This study is part of the project “Population dynamics of *Donax dentifer* (Veneroida: Donacidae) in the Malaga Bay, Colombian Pacific, during the “El Niño” 1997-98 event, financed by INCIVA (Instituto Vallecaucano de Investigaciones Científicas). The author thanks Norma Ibón Rallón for her help that included fieldwork and a critical review of the manuscript, and to James L. Knight who guided a previous version with useful comments.

English translation by Adrián R. López.

-
- Arntz, W.E. y Fahrbach, E. (1996). El Niño: experimento climático de la naturaleza. Fondo de Cultura Económica. México. D.F.
- Braffield, J.E. 1983. Life in sandy Shores. International Biological Program. Cambridge University Press. 98 pp.
- Bray, J.R. and Curtis, J.T. (1957). An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. Ecol. Monogr. 27: 325-349.
- Cantera, J.R., Neira, R. y Arnaud, P. (1994). La macrofauna de playas arenosas en las Bahías de Buenaventura y Málaga (Pacífico colombiano): Estructura espacial y dinámica temporal. Revista de Ciencias. Universidad del Valle. Cali. 9: 27-48.
- Clarke, K.R. and Green, R.H. (1988). Statistical design and analysis for a "biological effects" study. Mar. Ecol. Prog. Ser. 46: 213-226
- Clarke, K.R., Warwick, R.M. and Brown, B.E. (1993). An index showing Breakdown of seriation, related to disturbance, in a coral-reef assemblage. Mar. Ecol. Prog. Ser. 102: 153-160.
- Clarke, K.R. and Warwick, R.M. (1994). Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environment Research Council. UK, 144pp
- Comisión Permanente del Pacífico Sur. (1998a). Seminario Internacional el fenómeno EL NIÑO 1997-1998: Evaluación y Proyecciones. Comisión Permanente del Pacífico Sur. Nov. 9-13 Guayaquil – Ecuador.
- Comisión Permanente del Pacífico Sur. (1998b). Boletín de Alerta Climático. Disponible en URL: <http://www.cpps.org.ec/paginas/te.htm>
- Cuartas MC, Ramos JG, y Restrepo J.D. 1995. Variaciones temporales de la fauna macrobentónica intermareal en la playa de la isla El Choncho. En: J.D. Restrepo y J.R. Cantera (eds.), Delta del río San Juan, Bahías de Málaga y Buenaventura, Pacífico colombiano. Tomo I. COLCIENCIAS – Universidad del Valle – EAFIT. Medellín. pp. 160-171
- Dexter, D.M. (1974). Sandy-beach fauna of the Pacific and Atlantic coasts of Costa Rica and Colombia. Rev. Biol. Trop., 22(1):51-66
- IDEAM, (1998). El Niño y su efecto en el clima de Colombia. Innovación y Ciencia. VII (1):56-62

- Kenkel, N.C. and Orloci, L. (1986). Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to some ecological studies: some new results. *Ecology* 67:919-928
- Kruskal, J.B. and Wish, M. (1978). *Multidimensional Scalling*. Sage Publications, Beverly Hills, California. USA.
- McLachlan, A. and Hesp, P. (1984). Faunal response to morphology and water circulation of a sandy beach with cusps. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19:133-144.
- Riascos, J.M. y Rallón, N.I. (2001). Patrones de distribución espacial del macrobentos de playa arenosa en el Pacífico colombiano. *Actualidades Biológicas* 23(74): 15-20.
- Riascos, J.M. y Urban, H. J. (1999). Morfología y aspectos ecológicos de una población de “chipi-chipi” (*Donax dentifer* Hanley, 1843 BIVALVIA:DONACIDAE) en Bahía Málaga, Pacífico Colombiano. *CESPEDESIA* 23(73): 63-77.
- Rubio, E. (1984). Estudio taxonómico preliminar de la Ictiofauna de la bahía de Málaga. *An. Inst. Inv. Mar. Punta Betín.* 14: 157-173.
- Tarazona, J., Arntz, Canahire, E, Ayala, Z y Robles, A. (1985). Modificaciones producidas durante “El Niño” en la infauna bentónica de áreas someras del ecosistema de afloramiento Peruano. *Boletín Extraordinario del Instituto del Mar del Perú.*
- Warwick, R.M., Clarke, K.R. and Suharsono. (1990). A statistical analysis of coral community responses to the 1982-1983 El Niño in the Thousand Islands, Indonesia. *Coral Reefs.* 8: 171-179
- Wirtki, K. (1966). Oceanography of the eastern equatorial Pacific Ocean. *Mar. Biol. Ann. Rev.* 4:33-68.