

Comunidad de invertebrados del perifiton del río Combeima (Tolima, Colombia)

GIOVANY GUEVARA-CARDONA¹, GLADYS REINOSO-FLÓREZ² y FRANCISCO VILLA-NAVARRO²

¹Biólogo y Magíster en Ciencias de la Universidad del Tolima.

Actualmente se encuentra adelantando estudios de Doctorado en Ciencias en la Universidad Austral de Chile (Valdivia, Chile). Autor, coautor y coinvestigador en proyectos y artículos científicos del Grupo de Investigación en Zoología (GIZ). Correspondencia: Giovany Guevara Cardona, Instituto de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Campus Isla Teja, Valdivia-Chile.

²Grupo de Investigación en Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima, Altos de Santa Elena, Ibagué, Tolima, Colombia.

Resumen

Entre octubre de 2002 y enero de 2003 se realizó el estudio del zooperifiton en dos zonas del río Combeima, con el objeto de establecer procesos de colonización y sucesión de invertebrados. Se registraron individuos pertenecientes a siete taxones; de los cuales Protozoa fue el más abundante (62.33%), seguido por Rotifera (16.04%), Nematoda (8.58%), Arthropoda (8.23%), Annelida (2.02%), Gastrotricha (1.81%) y Mollusca (0.07%). Entre los protozoos, *Paramecium* sp., *Arcella* sp. y *Dileptus* sp., fueron los más abundantes y *Chaos* sp. presentó el valor más bajo. Entre los rotíferos, *Cephalodella* sp. y *Philodina* sp., fueron los más abundantes. Arthropoda estuvo representado por dípteros (Chironomidae, *Simulium* sp.), efemerópteros (*Baetis* sp., *Baetodes* sp.), tricópteros (*Helicopsyche* sp., *Leptonema* sp.) y odonatos (*Hetaerina* sp.). La sucesión zooperifítica está en permanente cambio y grupos como los protozoos y rotíferos principalmente, se ven afectados en su número de individuos.

Abstract

Zooperiphyton dynamics was studied upon artificial substratum (microscopic glass slides) during October 2002 and January 2003, in Combeima River. Protozoa was the most abundant (62.33%), followed by Rotifera (16.04%), Nematoda (8.58%), Arthropoda (8.23%), Annelida (2.02%), Gastrotricha (1.81%) and Mollusca (0.07%). Inside the protozoa, *Paramecium* sp., *Arcella* sp. and *Dileptus* sp. were abundant. Within Rotifera, *Cephalodella* sp. and *Philodina* sp., were the more abundant. Arthropoda was represented by Diptera (Chironomidae, *Simulium* sp.), Ephemeroptera (*Baetis* sp., *Baetodes* sp.), Trichoptera (*Helicopsyche* sp., *Leptonema* sp.) and Odonata (*Hetaerina* sp.). The zooperiphytic community is in permanent change and groups such as protozoans and rotifers mainly, are affected in their number of individuals.

Correo electrónico: giovanyguevara@uach.cl

Palabras clave: colonización, sucesión, sustratos artificiales, zooperifiton, Colombia.

Key words: colonization, succession, artificial substrata, zooperiphyton, Colombia.

1. INTRODUCCIÓN

El perifiton es una comunidad compleja de microbiota (algas, bacterias, hongos, insectos y detritus orgánico e inorgánico) que está adherida a un sustrato, el que puede ser orgánico e inorgánico, vivo o muerto (piedras, rocas, troncos y demás objetos sumergidos). La mayoría de los organismos del perifiton presentan diversas adaptaciones para la fijación (Roldán 1992, Bouchard & Anderson 2001).

Los organismos fotosintéticos que habitualmente son los primeros colonizadores, generalmente son reemplazados en el tiempo por organismos heterotróficos de primer orden, los cuales gradualmente desplazan a las especies pioneras. A medida que los componentes fotosintéticos del sistema cambian, la vida animal que los acompaña también lo hace. En algunos casos, las especies que llegan primero facilitan o inhiben la colonización de las especies que llegan después; en otros casos, los factores fisicoquímicos y las interacciones biológicas son la influencia principal que determinan las etapas de la sucesión en la comunidad (Connell & Slatyer 1977, Mook 1981, Field 1982, Biggs 1987, Oshurkov 1992). Existe evidencia que indica que las comunidades, al igual que las poblaciones de las cuales están compuestas, son dinámicas, y cambian continuamente a medida que las condiciones ambientales cambian (Margalef 1983, 1998, Cole 1988, Dudgeon & Chan 1992, Roldán 1992, Lane *et al.* 2003).

La comunidad perifítica presenta variaciones en su composición, biomasa y productividad anual con fluctuaciones espaciales y temporales. En muchos sistemas acuáticos, el perifiton es la base de la cadena trófica y sus componentes, actúan como reductores y transformadores de nutrientes (Aloi 1990, Rodrigues *et al.* 2000).

El mejor método para el estudio de la colonización y sucesión del perifiton, es el uso de sustratos artificiales. Son ideales para estudiar ritmos de colonización, interacciones entre poblaciones, impacto por contaminantes, y para comparar distintos ambientes entre sí (St-cyr *et al.* 1997, Barbour *et al.* 1999, Lin & Shao 2002). Los sustratos artificiales (vidrio, plástico, acetato, cerámica y madera, entre otros) permiten realizar estimaciones cuantitativas con relativa precisión, son de fácil manipulación y son indicados para analizar estrategias adaptativas de los organismos al hábitat perifítico (Austin *et al.* 1981, Slack *et al.* 1982, Slack *et al.* 1988, Aloi 1990, Roldán 1992).

El perifiton constituye la base alimenticia de muchas especies acuáticas, especialmente de algunos peces de importancia económica como el bocachico (*Prochilodus reticulatus*) y el coroncoro (*Pseudoancistrus* sp., *Ancistrus* sp. o *Laciancistrus* sp.). Mediante el perifiton se puede determinar el estado de eutroficación de un cuerpo de agua (Biggs 1989, Roldán *et al.* 2001, Dodds 2006). Además de la alta diversidad, los organismos perifíticos poseen tiempos de generación corto y ciclos de vida relativamente simples, lo que permite usarlos con bastante eficacia para desarrollar y probar modelos ecológicos (Rodrigues *et al.* 2000, Smith & Smith 2001).

En Colombia se han realizado pocos trabajos en zooperifiton. En algunos estudios se analiza la microfauna asociada al (fito)perifiton (Roldán *et al.* 2001). La mayor parte de los estudios se han enfocado en las algas y mediciones de productividad primaria (González & Donato 1991, Roldán *et al.* 2001). En el departamento del Tolima se registran los trabajos de Villa *et al.* (1998) en el río Combeima y Gualtero & Trilleras (2001) en el embalse de Prado. En el río Combeima se han realizado estudios sobre macroinvertebrados como los de Reinoso (1999) y recientemente se incluyeron algunas estaciones de muestreo como parte del estudio de los tricópteros del río Coello (Guevara *et al.* 2005). Con el presente trabajo se pretende determinar la dinámica espacial y temporal de la comunidad zooperifítica en dos zonas del río Combeima (Juntas y Chapetón), como un primer aporte sobre la composición y sucesión de dicha comunidad en este sistema lótico. Además se plantea evaluar la colonización de organismos en sustratos artificiales que reflejen variación en su composición y abundancia, distribución temporal y adaptaciones a sustratos como el vidrio.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Área de Estudio

La cuenca del río Combeima, con un área de 227 Km², se encuentra localizada en el municipio de Ibagué en la parte central del Departamento del Tolima. El Combeima es afluente del río Coello y se localiza en la vertiente oriental de la cordillera Central. Desde su nacimiento hasta la desembocadura tiene una longitud de 55 Km y comprende alturas que van desde los 5200 hasta los 800 m. Esta cuenca es una de las principales fuentes de suministro de agua para el consumo humano, energético, industrial, agrícola y pecuario de la ciudad de Ibagué y de su extensa llanura (Reinoso 1999).

La cuenca recibe una precipitación media anual de 1818 mm distribuida en dos periodos de lluvias: la primera en marzo, abril y mayo (235 mm ~ 13% del total anual); la segunda en septiembre, octubre y noviembre; y dos épocas de sequía entre febrero y agosto. La menor precipitación se presenta en febrero con 106.2 mm (Reinoso 1999).

Zona 1. Juntas (1820 m, 4°33'43.9"N, 75°19'33.2"W) con temperatura media anual del agua de 16 °C y ambiental de 20 °C, se caracteriza por presentar sustratos duros, pedregosos, generalmente piedras de todos los tamaños, corrientes fuertes, profundidad promedio de 35 cm. Esta zona presenta pendientes muy pronunciadas con cubierta vegetal, pastos y algunos relictos de bosque que ofrecen adecuada protección al cauce. Las aguas son cristalinas y bien oxigenadas (Reinoso 1999).

Zona 2. Chapetón (1481 m, 4°27'9.8"N, 75°15'58.1"W). Sustrato pedregoso, y fondo arenoso, zona muy intervenida por extracción de material de arrastre y descargas de caserío aledaño. Visualmente el agua se observa de una coloración café claro. Profundidad promedio 50 cm; temperatura ambiental 22 °C y del agua 17.5 °C, vegetación predominante, pastos y gramíneas en general (Reinoso 1999).

2.2 Trabajo de Campo

El estudio se realizó entre el 28 de octubre de 2002 y el 11 de enero de 2003. Se tomaron muestras biológicas y de algunos factores físicos y químicos (nubosidad, pH, Temperatura), la visibilidad del disco Secchi y la velocidad de la corriente, durante 10 semanas para cada una de las zonas de muestreo. Para el estudio de la comunidad zooperifítica se colocaron en cada zona, tres muestreadores de los cuales dos fueron diseñados en aluminio (Fig. 1a), cada uno con seis placas portaobjetos (i.e. sustratos artificiales de colonización) ancladas y, el otro con ocho placas (Fig. 1b). Este último presenta una base rectangular en concreto que actúa a modo de lastre, lleva adherido un marco metálico rígido con una abertura en la parte superior e inferior, que permite el anclaje de las placas portaobjetos (Fig. 1b). Ambos muestreadores, se colocaron en lugares estratégicos, evitando posibles daños o pérdida por efecto de la corriente, según las recomendaciones de Villa *et al.* (1998). Se realizó una extracción quincenal de una de las placas portaobjetos de cada muestreador durante diez semanas.

2.3 Trabajo de laboratorio

Cada placa fue observada bajo microscopio. Los especímenes fueron determinados y cuantificados siguiendo la metodología establecida por Gualtero & Trilleras (2001) y Villa *et al.* (1998) para fauna asociada al perifiton. Se determinaron los taxones presentes y su densidad teniendo como base las claves y descripciones de Edmondson (1959), Needham & Needham (1982), Streble & krauter (1987), Infante (1988), Lopretto & Tell (1995), Thorp & Covich (2001), entre otras.

3. ANÁLISIS DE DATOS

Se estimó la abundancia absoluta y relativa de la comunidad zooperifítica. Se comparó el tipo de sucesión establecida y la variación en dicha comunidad durante cinco muestreos.

3.1 Resultados

La fauna del perifiton estuvo representada por 27 taxones. Aquellos con mayor abundancia fueron los protozoos, seguido por rotíferos, macroinvertebrados, nemátodos, gastrotricos, anélidos y moluscos (Tabla 1, Fig. 2). Se registraron 18 taxones en común, de los cuales *Carchesium* sp., *Stentor* sp., *Chaos* sp., y *Trichocerca* sp. no se observaron en Juntas. *Helicopsyche* sp., *Hetaerina* sp., *Baetis* sp., *Baetodes* sp. y *Gastropoda* no se registraron en Chapetón (Tabla 1, Fig. 3). La máxima densidad de protozoos se observó en el muestreo tres (M3), tanto en la zona de Juntas como de Chapetón (Fig. 2 y 3) y los menores registros se presentaron en los muestreos uno y dos; es decir, cuando se estaba iniciando la colonización. En general, los valores de densidad tendieron a incrementarse desde el inicio de la colonización hasta mediados de diciembre (M3). La zona de Chapetón presentó el mayor número de individuos por placa portaobjetos (19.72 cm²), y registró organismos pertenecientes a los taxones *Gastrotricha* y

Annelida (Oligochaeta), los cuales no se observaron en Juntas (Fig. 4). Este comportamiento se evidenció durante todo el muestreo (Fig. 2 y 3).

Tabla 1. Número total de individuos del Zooperifiton presente en dos zonas del río Combeima entre octubre de 2002 y enero de 2003. Datos del número total de individuos durante el periodo de muestreo (10 semanas).

Taxón	Juntas		Chapetón		Total	% Abund.
	Muestreador a	Muestreador b	Muestreador a	Muestreador b		
<i>Arcella</i> sp.	24	68	46	114	252	17,58
<i>Carchesium</i> sp.	1	3	2	18	24	1,7
<i>Chaos</i> sp.	0	2	0	1	3	0,21
<i>Didinium</i> sp.	7	35	2	46	90	6,27
<i>Dileptus</i> sp.	6	11	63	74	154	10,66
<i>Euplotes</i> sp.	6	24	0	0	30	2,12
<i>Stentor</i> sp.	1	5	0	2	8	0,56
<i>Paramecium</i> sp.	31	89	26	167	313	21,88
<i>Vorticella</i> sp.	4	13	1	13	31	2,16
<i>Ascomorpha</i> sp.	0	0	6	9	15	1,05
<i>Cephalodella</i> sp.	8	12	17	56	93	6,48
<i>Lecane</i> sp.	7	15	0	2	24	1,67
<i>Monostyla</i> sp.	6	2	1	3	12	0,86
<i>Philodina</i> sp.	0	9	12	32	53	3,69
<i>Trichocerca</i> sp.	2	6	0	1	9	0,63
<i>Vaginicola</i> sp.	9	16	0	0	25	1,74
Chironomidae	0	2	0	79	81	5,64
<i>Simulium</i> sp.	1	8	0	3	12	0,84
<i>Baetis</i> sp.	0	1	0	1	2	0,14
<i>Baetodes</i> sp.	0	0	0	1	1	0,07
<i>Helycopsyche</i> sp.	0	1	0	4	5	0,36
<i>Leptonema</i> sp.	0	0	3	11	14	0,98
Zygoptera	0	0	1	2	3	0,21
Gastropoda	0	0	0	1	1	0,08
Gastrotricha	0	1	8	17	26	1,81
Nematoda	1	9	24	89	123	8,59
Annelida	0	0	11	19	30	2,02
Total	114	332	223	765	1434	100

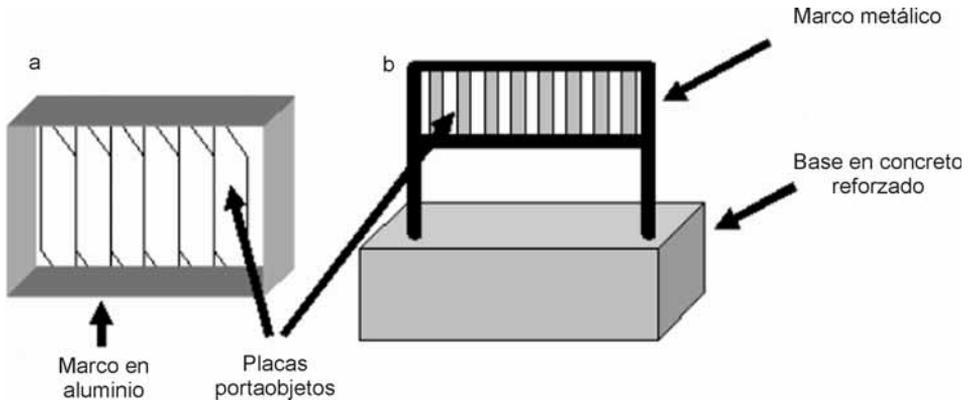


Figura 1. Muestreadores: tipo a (Gualtero & Trilleras 2001) y tipo b (Villa *et al.* 1998). El tipo de muestreador guarda relación con el sitio de ubicación en el río. El diseño en aluminio es ideal para estudiar ritmos de colonización y sucesión de invertebrados en el borde, mientras que el diseño en concreto permite su anclaje en zonas de mayor profundidad en el centro del río y evita pérdidas en crecientes moderadas o fuertes.

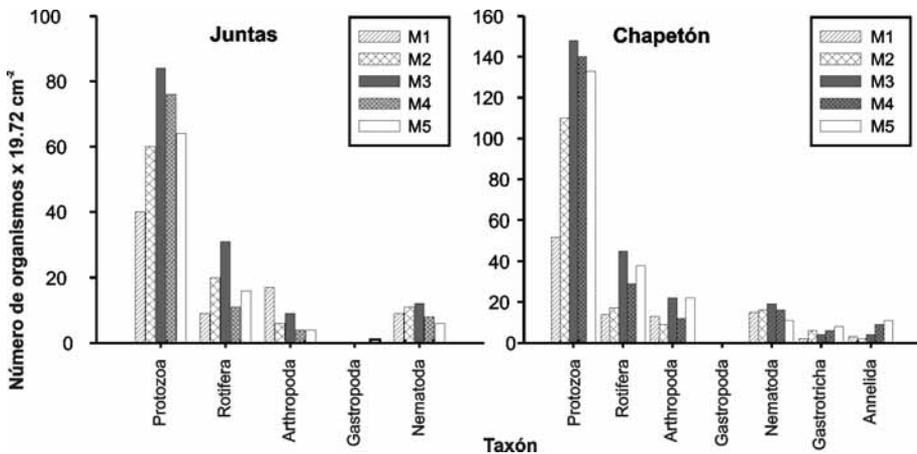


Figura 2. Densidad del zooperifiton en dos zonas del río Combeima durante octubre de 2002 y enero de 2003. En ambos casos, los protozoos fueron los más abundantes. Chapetón registró dos taxones diferentes de los encontrados en Juntas.

M = Muestreo = Extracción quincenal de una placa portaobjetos (sustrato artificial de colonización).

Juntas (zona 1, 1820 m, no perturbada), Ch = Chapetón (zona 2, 1481 m, perturbada).

Los protozoos fueron los más abundantes (62.33%), seguidos por los rotíferos (16.04%), nemátodos (8.58%), artrópodos (8.23%), anélidos (2.02%), gastrotrícos (1.81%) y moluscos (0.07%). Entre los protozoos, *Paramecium* sp., *Arcella* sp. y *Dileptus* sp., fueron

los más abundantes y *Chaos* sp. registró el número más bajo. *Cephalodella* sp. y *Philodina* sp., fueron los rotíferos más abundantes (Tabla 1, Fig. 3). El phylum Arthropoda, estuvo representado por dípteros (*Chironomidae* y *Simulium* sp.), efemerópteros (*Baetis* sp. y *Baetodes* sp.), tricópteros (*Helicopsyche* sp. y *Leptonema* sp.) y odonatos (*Hetaerina* sp.) (Tabla 1, Fig. 3).

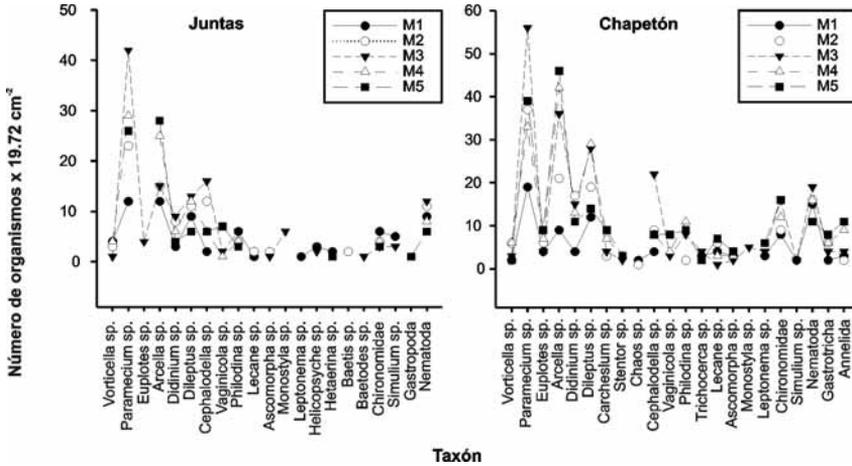


Figura 3. Fluctuaciones temporales del zooperifiton en dos zonas del río Combeima entre octubre de 2002 y enero de 2003. La composición y densidad de taxones varía con el muestreo y algunos sólo aparecen al final del estudio como *Stentor* sp. y *Gastropoda*.

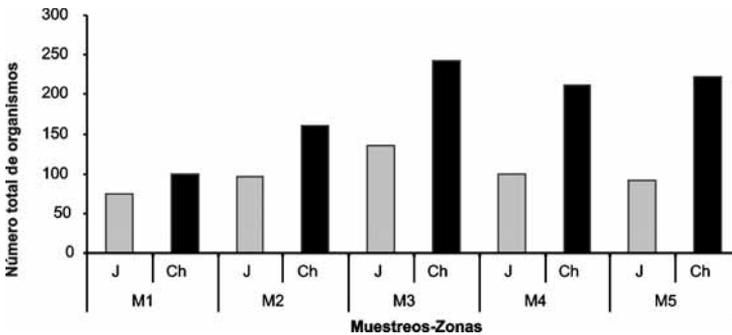


Figura 4. Distribución del número total de individuos/muestreo en cada una de las zonas evaluadas entre el 28 de octubre de 2002 y el 11 de enero de 2003.

M = Muestreo = extracción quincenal de una placa portaobjetos de cada muestreador.
 J = Juntas, Ch = Chapetón.

3.2 Discusión

La sucesión zooperifítica se observó de la siguiente manera: los protozoos son los organismos pioneros, luego aparecen rotíferos, anélidos, nemátodos, gastrotrícos y por último macroinvertebrados y moluscos. Lo anterior muestra que las estrategias de sucesión

son producto del cambio particular de una comunidad y contribuyen a mantener ciertas especies o grupo de especies en comparación con otros grupos menos adaptados (Lugo & Morris 1982, Oshurkov 1992, Lin & Shao 2002).

En general, el proceso de cambio de las comunidades perifíticas se caracteriza por una fase de colonización y de sedimentación pasiva seguida por una fase de crecimiento rápido y, finalmente, por una fase estacionaria (Nasser & Vásquez 1990). Sin embargo, en este estudio este patrón no se observó claramente, ya que no se consideraron algunas condiciones que favorecen la sucesión rápida: la cantidad de energía solar, factores físico-químicos que pueden ser limitantes y esto pudo afectar el proceso de crecimiento y sucesión. No obstante puede tratarse de un comportamiento propio de esta comunidad en las zonas evaluadas del río, aspecto que se debe tratar en diferentes periodos climáticos.

Durante el estudio se observó una matriz de algas, la cual no fue determinada ni cuantificada; sin embargo, la mayor colonización de algas se observó en el primer muestreo pero luego su población se fue reduciendo para dar espacio a la fauna como colonizadores secundarios. A pesar de esto, siempre se observaron algas hasta el final del estudio.

La riqueza de especies observada, probablemente esté relacionada con la disponibilidad de nutrientes, el desarrollo rápido de estructuras, que a pesar de su costo de construcción aseguran permanencia a las especies; son eficaces en la captura de alimento y otros recursos esenciales o manifiestan ventaja competitiva (búsqueda de espacios en el substrato para el refugio y la reproducción), influyendo en el desarrollo de las especies durante la sucesión (Lugo & Morris 1982, Oshurkov 1992, Rodrigues & Bicudo 2001).

Al inicio de la sucesión (etapa de colonización por las especies pioneras) la comunidad estaba representada por 14 y 17 taxones en Juntas y Chapetón, respectivamente, con un incremento gradual a partir de este estado inicial, seguido por fluctuaciones mas o menos acentuadas hacia el tercer muestreo (Fig. 3). En todos los muestreos, el número de individuos de Chapetón fue mayor que los de la zona de Juntas (Fig. 2, 3 y 4). Este comportamiento se atribuye a la presencia de materia orgánica u otras fuentes de descarga provenientes de las casas aledañas y del matadero Carlina o bien como producto del arrastre, que facilita el establecimiento de los diferentes organismos; como es el caso, por ejemplo de *Leptonema* sp. (Guevara *et al.* 2005). La presencia de oligoquetos puede interpretarse como organismos que muestran un enriquecimiento de materia orgánica o una adaptación a la perturbación del medio acuático (Roldán 1992, Roldán *et al.* 2001).

De acuerdo con Rodrigues & Bicudo (2001), las perturbaciones causan grandes cambios en la comunidad perifítica, aquellas con baja o moderada intensidad promueven el surgimiento de nuevos taxones, así como la sustitución de otros. Margalef (1998) afirma que en las sucesiones acuáticas, es fácil mantener uniformes y controladas las condiciones del medio porque se pueden componer sistemas bastante completos con organismos de vida muy breve, reduciendo así considerablemente el tiempo preciso para darse cuenta de fenómenos esenciales.

La composición del perifiton depende del tipo de sustrato, de su rugosidad y del estado trófico del agua (Khalaf & Tachet 1980, Roldán 1992, Gelwick & Matthews 1997, Lane *et al.* 2003). Probablemente la presencia de estructuras modificadas o la secreción de sustancias pegajosas o gelatinosas permiten el establecimiento de los organismos registrados que lograron fijarse al vidrio. Muchos organismos heterotróficos requieren de una matriz o sustrato que garantice su alimentación o facilite la fijación (Oshurkov 1992, Dodds 2006). La fauna asociada al perifiton, registrada en este estudio, coincide con lo reportado por Roldán (1992), quien afirma que es posible encontrar protozoarios como *Vorticella*, *Arcella*; rotíferos como *Keratella* y *Philodina* (López & Ochoa 1995); varios tipos de nemátodos y oligoquetos, así como también larvas de insectos, con dominancia de Chironomidae (Afanasyev *et al.* 2002, Protasov *et al.* 2004). Villa *et al.* (1998) reportaron una comunidad zooperifítica compuesta por protozoos (77.88%), chironomidae (5.22%) y el rotífero *Metopidia* sp. (4.3%). Lo que muestra una dominancia de ciliados y flagelados en procesos de sucesión acuática secundaria aplicable a ríos andinos. El presente estudio, también mostró que los rotíferos pueden ser importantes y deben ser analizados detalladamente en futuros estudios que consideren esta temática, debido a su naturaleza pluricelular, ya que podrían mostrar procesos más complejos en la dinámica trófica, como es el caso de *Philodina* muy común en ambientes acuáticos tanto lóticos como lénticos.

4. CONCLUSIÓN

La comunidad zooperifítica del río Combeima presenta fluctuaciones temporales que determinan su variabilidad tanto en zonas con baja perturbación (Juntas) como en zonas altamente perturbadas (Chapetón). En ambos casos, los protozoos y los rotíferos, determinan su dinámica la cual se refleja en cambios en la composición, estructura, densidad y el reemplazo continuo de taxones.

5. RECOMENDACIÓN

Se requiere de estudios más detallados para establecer una dinámica anual y las diferentes etapas de sucesión zooperifítica en el río Combeima, además de la relación con factores meteorológicos, físicos y químicos, entre otros aspectos; los cuales son necesarios para observar el comportamiento de esta comunidad en ambientes lóticos. El componente fitoperifítico es un factor que se debe considerar en estudios futuros.

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestro agradecimiento al Dr. Stanley Dodson por su colaboración con material bibliográfico. El primer autor agradece a Dr. Carlos Jara (Universidad Austral de Chile) quien hizo comentarios útiles sobre una versión previa del manuscrito. Agradecemos de manera especial las recomendaciones de los evaluadores y del Comité Editorial, quienes hicieron valiosos ajustes a la versión previa del manuscrito. Nuestra

profunda gratitud es extendida a la Universidad del Tolima y a la Facultad de Ciencias por facilitar las herramientas para el desarrollo de esta investigación.

REFERENCIAS

- Afanasyev SA, Karpova GA, Pankova NG, Kurilenko OG. 2002. Macrophytes and the Benthic Fauna of Water Bodies in the Estuarine Region of the Vitae River. *Hydrobiological Journal* 38:26-35.
- Aloi JE. 1990. A critical review of recent freshwater periphyton field methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47:656-670.
- Austin A, Long S, Pomeroy M. 1981. Simple methods for sampling periphyton with observations on sampler design criteria. *Hydrobiologia* 85:33-47.
- Barbour MT, Gettitsen J, Snyder BD, Stribling JB. 1999. Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates and fish, second edition. EPA 841-B-99-002. U.S. Environmental Protection Agency; Office of Water, Washington D.C.
- Biggs BJF. 1987. Effects of sample storage and mechanical blending on the quantitative analysis of river periphyton. *Freshwater Biology* 18:197-218.
- Biggs BJF. 1989. Biomonitoring of organic pollution using periphyton, South Branch, Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 23: 263-274
- Bouchard RW, Anderson JA. 2001. Description and protocol for two quantitative periphyton samplers used for multihabitat stream sampling. Central Plains Center for Bioassessment, Kansas Biological Survey, University of Kansas. 13 pp.
- Cole GA. 1988. *Manual de Limnología*. Argentina: Hemisferio Sur. 498pp.
- Connell JH, Slatyer RO. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144.
- Dodds WK. 2006. Eutrophication and trophic state in rivers and streams. *Limnology and Oceanography* 51(1, part 2):671-680.
- Dudgeon D, Chan IKK. 1992. An experimental study of the influence of periphytic algae on invertebrate abundance in a Hong Kong stream. *Freshwater Biology* 27:53-63.
- Edmondson WT. 1959. Rotifera. In: Edmondson, W. T. (ed.). *Freshwater Biology*. New York: John Wiley & sons. pp. 420-494.
- Field B. 1982. Structural analysis of fouling community development in the Damariscotta River estuary, Maine. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 57:25-33.
- Gelwick FP, Matthews WJ. 1997. Effects of algivorous minnows (*Campostoma*) on spatial and temporal heterogeneity of stream periphyton. *Oecologia* 112:386-392.

- Gualtero DM, Trilleras JM. 2001. Estudio de la Comunidad Perifítica del Embalse de Prado Departamento del Tolima. Trabajo de Grado (Biólogo). Universidad del Tolima, Facultad de Ciencias, Programa de Biología. 193 pp + Anexos.
- González LE, Donato JCh. 1991. Perifiton de la Laguna de Chingaza (Parque Nacional Natural Chingaza). *Perez-Arbelaezia* 3:81-100.
- Guevara G, Reinoso G, Villa F. 2005. Estudio del orden Trichoptera en su estado larval en la cuenca del río Coello Departamento del Tolima. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas* 17:59-70.
- Infante AG. 1988. El Plancton de las Aguas Continentales. Monografía OEA, Serie Biología, N° 33. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington, D.C. 125 pp.
- Khalaf G, Tachet H. 1980. Colonization of artificial substrata by macro-invertebrates in a stream and variations according to stone size. *Freshwater Biology* 10:475-482.
- Lane ChM, Taffs KH, Corfield JL. 2003. A comparison of diatom community structure on natural and artificial substrata. *Hydrobiologia* 493:65-79.
- Lin H-J, Shao K-T. 2002. The development of subtidal fouling assemblages on artificial structures in Keelung Harbor, Northern Taiwan. *Zoological Studies* 41:170-182.
- López C, Ochoa E. 1995. Rotíferos (Monogononta) de la Cuenca del Río Guasare-Limón, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 43:189-193.
- Lopretto EC, Tell G. 1995. Ecosistemas de Aguas Continentales. Metodologías para su Estudio. Tomos I-II-III. La Plata. Argentina: Ediciones Sur.
- Lugo AE, Morris GL. 1982. Los Sistemas Ecológicos y la Humanidad. Secretaria general de la OEA, Programa de Desarrollo Científico y Tecnológico. Monografía numero 23, serie de Biología. Washington, D.C. pp. 23-30, 58-59.
- Margalef R. 1983. Limnología. Barcelona: Omega. 1118 pp.
- Margalef R. 1998. Ecología. Barcelona: Omega. 1256 pp.
- Mook DH. 1981. Effects of disturbance and initial settlement on fouling community structure. *Ecology* 62:522-526.
- Nasser JC, Vásquez E. 1990. Abundancia, composición y sucesión del perifiton en sustratos artificiales (mallas) en un embalse de aguas negras (Macagua), Río Caroni, Venezuela. *Revista Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 49/50:55-70.
- Needham JG, Needham PR. 1982. Guía para el Estudio de los Seres Vivos de las Aguas Dulces. Barcelona: Reverté S.A. 131 pp.
- Oshurkov VV. 1992. Succession and climax in some fouling communities. *Biofouling* 6:1-12.
- Protasov AA, Silayeva AA, Yefanova VV. 2004. Assessment of the Fouling of Some Anticorrosive Coverings in Fresh Waters. *Hydrobiological Journal* 40:26-35.

- Reinoso F, G. 1999. Estudio de la fauna béntica del río Combeima. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas* 11(1): 35-44.
- Rodriguez L, Bicudo D. 2001. Similarity among periphyton algal communities in a lentic-lotic gradient of the upper Paraná river floodplain, Brazil. *Revista Brasileira do Botanica* 24:235-248.
- Roldán G. 1992. *Fundamentos de Limnología Neotropical*. Medellín (Colombia): Universidad de Antioquia. 529 pp.
- Roldán G, Posada JA, Gutiérrez JC. 2001. Estudio Limnológico de los recursos hídricos del parque de Piedras Blancas. *Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales: Colección Jorge Álvarez Lleras, No. 18*. Bogotá: Editora Guadalupe. pp. 23, 55-61.
- Slack KV, Tilley LJ, Hahn SS. 1982. Detritus abundance and benthic invertebrate catch in artificial substrate samples from mountain streams. *Water Research Bulletin* 18:687-698.
- Slack KV, Ferreira RF, Averett RC, Kennelly SS. 1988. Effects of spatial orientation of multiple plate artificial substrates on invertebrate colonization. *Water Research Bulletin* 24:781-789.
- Smith RL, Smith TM. 2001. *Ecología*. Madrid (España): Pearson educación. 664 pp.
- St-cyr L, Cattaneo A, Chasse R, Fraikin ChGJ. 1997. Technical Evaluation of Monitoring Methods Using Macrophytes, Phytoplankton and Periphyton to Assess the Impacts of Mine Effluents on the Aquatic Environment. Canada Centre for Mineral and Energy Technology. Ottawa, Ontario. 218pp.
- Streble H, Krauter D. 1987. *Atlas de los Microorganismos de Agua Dulce. La Vida en una Gota de Agua*. Barcelona: Omega. 371pp.
- Thorp JH, Covich AP. 2001. *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Orlando (Florida): Academic Press. 1056pp.
- Villa F, Losada S, Quintana M. 1998. Estudio del perifiton del río Combeima. Ibagué, Trabajo de Investigación. Universidad del Tolima, Facultad de Ciencias. Departamento de biología. 58pp+anexos. 

Referencia	Fecha de recepción	Fecha de aprobación
Guevara-Cardona, G., Reinoso-Flórez, G., Villa Navarro, F. (2006). Comunidad de invertebrados del perifiton del río Combeima (Tolima, Colombia). <i>Revista Tumbaga</i> , 1, 43-54	Día/mes/año 01/02/2006	Día/mes/año 07/07/2006