

Cambios diarios de las algas perifíticas y su relación con la velocidad de corriente en un río tropical de montaña (río Tota – Colombia)

Angela María Zapata Anzola¹ y Jhon Charles Donato Rondon²

Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia
¹azapata@Acl-limnos.org, ²jcdonator@unal.edu.co

RESUMEN

En el Río Tota (Colombia, Sur América), durante 15 días consecutivos y en tres periodos se registraron variables hidrológicas, físicas, químicas así como su efecto sobre la composición y densidad de las algas perifíticas en sustratos artificiales.

Las especies predominantes fueron *Cocconeis placentula*, *Melosira varians*, *Nitzschia sp2* y *Fragilaria cf. capucina*, con cambios diarios en sus densidades en los tres periodos. Mediante un Análisis de Correspondencias Canónica y partición de la varianza se demostró que la variable con mayor explicación de estos cambios es la velocidad de la corriente (20.6 %) junto con el nitrógeno total (20.6 %) y el pH (14.7 %).

En general, valores de velocidad de la corriente moderadamente altos promueven bajas densidades algales, la comunidad se conserva en las primeras etapas de sucesión y permite el mantenimiento de la diversidad. En velocidades de corriente mas bajas la abundancia total es alta y se sucede el desprendimiento de la película algal con el consecuente reinicio de la sucesión.

Palabras claves: Río tropical, algas perifíticas, sustratos artificiales.

ABSTRACT

In the Tota stream (Colombia, South America) for three periods of fifteen consecutive days the hydrological, physical and chemical variables were studied, as well as their effects on the composition and density of periphytic algal communities on artificial substrates.

The predominant species were Cocconeis placentula, Melosira varians, Nitzschia sp2, and Fragilaria cf capucina, with daily changes in density during the three periods. A Canonical Correspondence Analysis and variance partitioning showed that the main variable causing these changes was the current velocity (20.6 %), followed by total nitrogen (20.6 %) and pH (14.7 %).

In general, moderately high current velocities values promoted lower algal densities, the community remained in the first succession stages, and diversity was maintained. Under lower current velocities, total abundance was high and the detachment of the algal film occurs, with the resulting start of a new succession process.

Keywords: tropical stream, periphytic algae, artificial substrates.

INTRODUCCIÓN

Una de las variables que orienta la ecología de las algas en todas las zonas del río (rápidos y zonas de deposición) es la velocidad de la corriente. Este factor produce complejos modelos espaciales y temporales para las algas perifíticas. Su efecto es antagónico al ser un factor positivo de estimulación para la toma de nutrientes y negativo por el desprendimiento y estrés que genera (Stevenson, 1996; Biggs, 1998).

La respuesta de la biomasa algal ante distintos regímenes de corriente ha sido reportada en estu-

dios experimentales en ríos de diferentes latitudes (Biggs, 1998; Fayolle *et al.*, 1999; Ghosh & Gaur, 1998; Passy, 2001). Sin embargo, la respuesta de la biomasa algal exhibe patrones de comportamiento opuestos, en algunos casos los aumentos de la velocidad de la corriente determinan aumento de biomasa y disminución de diversidad (Wellnitz & Rader, 2003). Mientras que en otros casos se presenta una disminución de la biomasa perifítica (Ghosh & Gaur, 1998).

Los efectos de la velocidad de la corriente en la biomasa algal se expresan en forma diferente para cada hábitat, de acuerdo a otros factores

que interactúan con ella. En pequeños ríos tropicales se encuentra un número escaso de trabajos intensivos sobre la dinámica de las comunidades algales del perifiton y su relación con las variables ambientales (Martínez & Donato 2003). El propósito de este trabajo fue el de establecer como la velocidad de la corriente y otras variables ambientales direccionan los cambios diarios de composición y la abundancia del perifiton en un río tropical de montaña.

MÉTODOS

El río Tota se origina en los Andes, específicamente en la cordillera oriental Colombiana (5°35' N y 73° 00' O) (Fig.1). El área de la cuenca de drenaje es de 340.625 ha. El punto de muestreo se encuentra en el sector medio bajo de la cuenca del río.

En este punto, la temperatura promedio anual fue de 15 °C, y la precipitación media de 728 mm. Las lluvias presentaron un régimen unimodal, los meses más secos fueron de diciembre a febrero.

La vegetación natural en la zona de estudio ha sido remplazada por pastos para uso ganadero y en la riberas del río la vegetación predominante es *Alnus acuminata* y *Salix humboldtiana*.

El muestreo se llevó a cabo en tres periodos, uno lluvioso (noviembre-2002), y otros dos secos (diciembre-2002 y enero-2003). Durante 15 días consecutivos en cada uno de estos periodos se determinó la abundancia y composición de la comunidad de diatomeas que se desarrolló en sustratos artificiales. Los sustratos usados fueron cerámicas blancas, de un tamaño aproximado de 5 cm x 5 cm x 0.5 cm que se sujetaron a marcos de metal fijados al lecho del río.

Se dispusieron tres montajes de colonización distribuidos a lo largo de un tramo de 20 metros. En cada uno de ellos se sujetaron 15 sustratos distribuidos en tres filas, en posición inclinada para recibir la luz y a contracorriente. Diariamente se tomaron tres sustratos de cada uno de los montajes para evaluar la composición y abundancia de la comunidad perifítica, clorofila y peso seco libre de cenizas (PSLC).

Diariamente se registraron variables hidrológicas: velocidad de la corriente y caudal (corrientómetro digital GLOBAL WATER FP101); variables físicas tales como: conductividad, temperatura, turbidez (medidor multiparámetro HORIBA U-10), transparencia (Disco Secchi), intensidad de luz en superficie (Luxímetro digital FISHERBRAND), variables químicas: oxígeno, pH (HORIBA U-10), amonio, nitrógeno total

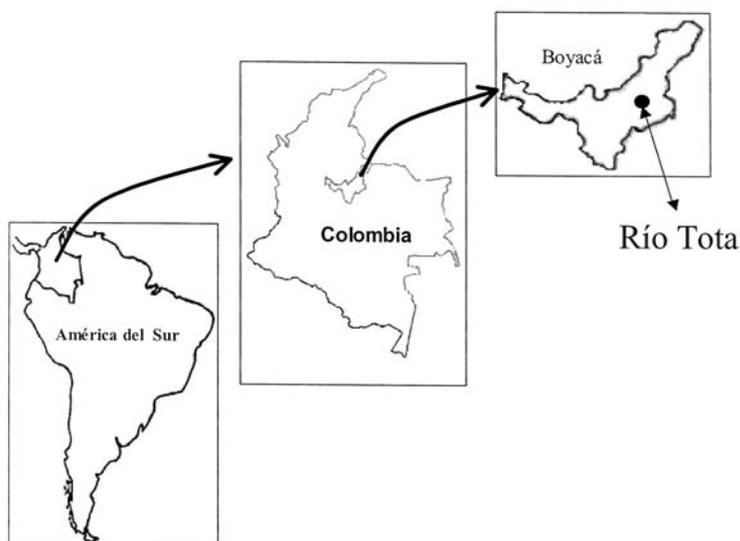


Figura 1. Ubicación geográfica del río Tota. *Geographical location of the Tota River.*

(NT), fósforo reactivo soluble (PRS), fósforo total (PT), y sílice (APHA, 1998).

Los valores de abundancia de la comunidad perifítica algal se registraron como densidad total de individuos por unidad de área. Estos valores se obtuvieron a partir del conteo de 400 células de la especie más abundante en microscopio invertido (APHA, 1998). Para el análisis cualitativo y determinación taxonómica, las diatomeas fueron limpiadas con la técnica de oxidación y se emplearon claves especializadas: Krammer & Lange-Bertalot (1986;1988;1991); Krammer (1992); Lange – Bertalot (1992); Lange-Bertalot & Genkal (1999), entre otras.

La clorofila-*a* se estimó por el método espectrofotométrico según la fórmula tricromática de Jeffrey & Humphrey (1975), utilizando filtros de fibra de vidrio Watman GF/F y acetona al 90% como solvente. El PSLC se determinó siguiendo los métodos propuestos en APHA (1998).

La ordenación de los datos físicos, químicos e hidrológicos se analizó mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP). Para desarrollar el análisis, las variables fueron normalizadas mediante la transformación $x = \text{Log}(x + 1)$ y ajustadas a desviación estándar.

Para determinar la relación existente entre las especies de algas perifíticas y las variables ambientales en cada uno de los meses y en los tres periodos de estudio se realizó un Análisis de Correspondencias Canónica (ACC). Estos análisis se llevaron a cabo mediante el programa CANOCO 4.0.

El análisis ecológico de la variabilidad a escala diaria de la comunidad perifítica, se llevó a cabo mediante el índice de diversidad de Shannon - Wiener, la equitabilidad de Shannon y la Riqueza de especies (número de especies).

RESULTADOS

Variables hidrológicas, físicas y químicas en el río Tota

Las variables hidrológicas durante los tres periodos de muestreo fluctuaron acorde con la estacionalidad de las lluvias. Así, en el mes de noviembre se presentaron los valores más altos de caudal y velocidad de la corriente, mientras que en enero y diciembre se presentaron los valores más bajos de estos parámetros.

El máximo valor de caudal y velocidad de corriente se presentó en el día 6 del muestreo del mes de noviembre con un valor de $1.15 \text{ m}^3/\text{s}$ y 0.25 m/s , respectivamente. El valor más bajo de los parámetros hidrológicos se presentó en el mes de enero donde el caudal alcanzó valores de $0.037 \text{ m}^3/\text{s}$ en el día 15 y la velocidad de corriente presentó valores indetectables (Fig. 2).

Los parámetros químicos mostraron diferencias significativas entre los periodos estudiados (Test de Kruskal – Wallis, $n=45$, $p<0.05$). Los datos promedios se presentan en la tabla 1. A escala diaria, en el mes de enero se observó una mayor variabilidad de los nutrientes (PRS, PT y NT) con coeficientes de variación superiores al 49 %.

La ordenación de las variables hidrológicas, físicas y químicas mediante el ACP determinó una explicación de la varianza en los tres primeros ejes del 76.5 %. El primer eje explicó el 46.2 % y se asoció a las variables relacionadas con las características hidrológicas: caudal

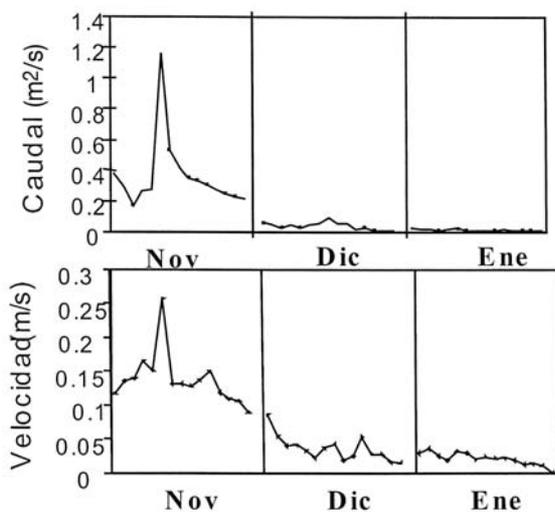


Figura 2. Variaciones diarias de caudal y velocidad de corriente en el Río Tota (noviembre2002 a enero 2003). *Daily variations of flow and current velocity in the Tota River (November 2002 through January 2003).*

Tabla 1. Valores promedio de variables químicas y físicas cuantificadas en el río Tota. (El porcentaje corresponde al coeficiente de variación de los datos registrados en cada periodo n=15 para los nutrientes y n=45 para la conductividad y temperatura). *Mean values of physical and chemical values quantified in the Tota River (the percentage corresponds to the variation coefficient of the registered data in each period. n=15 for nutrients and n=45 for conductivity and temperature).*

Mes	Amonio mg/l	NT mg/l	PRS mg/l	PT mg/l	Sílice mg/l	Conductividad µS/cm	Temperatura °C
Noviembre	0.23 19.79%	0.3 21.90%	0.17 17.16%	0.25 24.43%	6.24 7.69%	100.28 18.48%	13.42 6.44%
Diciembre	0.2 20.67%	0.7 16.24%	0.36 32.89%	0.16 35.63%	6.49 8.42%	202.33 15.97%	15.85 7.45%
Enero	0.23 21.03%	0.37 54.25%	0.37 49.98%	0.17 73.54%	9.01 10.41%	302.68 10.90%	16.84 11.01%

($r^2=0.79$), turbidez ($r^2= 0.72$), conductividad ($r^2=0.64$) y velocidad de la corriente ($r^2=0.35$). El fósforo reactivo soluble también aparece asociado a este factor ($r^2= 0.47$). El segundo eje explicó el 15.9 % y se asoció el nitrógeno total ($r^2 =0.84$). El pH, fósforo total, oxígeno y temperatura no se asociaron a los primeros ejes (Fig. 3).

Las muestras del mes de noviembre corresponden a valores de caudal y velocidad de la corriente altos (3 veces en orden de magnitud con relación al mes de diciembre y 6 veces con relación al mes de enero), mayor turbidez; mayor concentración de oxígeno y amonio. Mientras que las muestras del mes de diciembre y enero se asociaron a valores altos de conductividad, fósforo, sílice y temperatura. Particularmente, las muestras de diciembre estuvieron asociadas a valores altos de nitrógeno total (Fig. 3).

Composición, abundancia y diversidad de la comunidad perifítica algal

La comunidad de algas perifíticas en los tres períodos de muestreo estuvo dominada por Bacillariophyceae (88 %), seguida de Cyanophyceae (7 %), Chlorophyceae (4 %) y Euglenophyceae (1 %). En total se registraron 107 especies distribuidas en 43 géneros. Los géneros que presentaron mayor abundancia fueron *Melosira* 50.56 %, *Cocconeis* 12.75 %, *Fragilaria* 9.12 %, *Oscillatoria* 5.61 %, *Gomphonema* 4.41 % y *Nitzschia* 4.40 %.

En los meses de noviembre y diciembre en todas las réplicas la mayor dominancia fue atri-

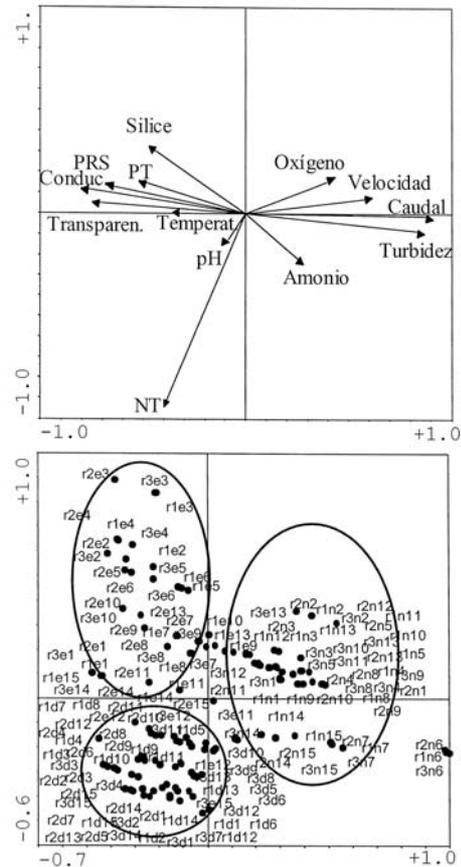


Figura 3. ACP de las variables hidrológicas, físicas y químicas en el río Tota (Los dos primeros caracteres del rótulo de las muestras corresponden a la replica, el siguiente al mes (n=noviembre, d=diciembre, e=enero) y el último número hace referencia al día). *ACP of the hydrological, physical, and chemical variables in the Tota River (the two first label characters of the samples correspond to the replicate, the next one to the month (n=November, d=December, j=January and the last number refers to the date).*

Tabla 2. Porcentaje de abundancia total de las especies dominantes en el río Tota durante los meses de noviembre –2002 a enero –2003.
Table 2. Percentage of total abundance of the dominant species in the Tota River during the period from November 2002 through January 2003.

Mes	Especie	% de abundancia total	$\Sigma\%$
Noviembre	<i>Nitzschia sp2</i>	47.89	71.64%
	<i>Cocconeis placentula</i>	15.63	
	<i>Fragilaria cf. capucina</i>	8.12	
Diciembre	<i>Melosira varians</i>	54.23	86.50%
	<i>Cocconeis placentula</i>	26.15	
	<i>Fragilaria cf. capucina</i>	6.12	
Enero	<i>Melosira varians</i>	66.32	83,96%
	<i>Fragilaria cf. capucina</i>	13.97	
	<i>Cocconeis placentula</i>	3.67	

buida a las diatomeas (>90 %), mientras que en enero el 80% de la abundancia total correspondió a las diatomeas y el 20 % a otros grupos.

En el mes de noviembre cuando se presentaron valores altos de velocidad de corriente ($\bar{X} = 0.13$ m/s), la especie más abundante fue

Nitzschia sp2 con un 47 % de la abundancia total. En diciembre y enero cuando los valores de velocidad de corriente fueron bajos ($\bar{X} = 0.03$ m/s y $\bar{X} = 0.02$ m/s respectivamente), la especie más abundante fue *Melosira varians* con el 54 % y 66 % de la abundancia total.

Otras especies que presentaron abundancias altas durante los tres periodos fueron *Cocconeis placentula* y *Fragilaria cf. capucina*. En todos los meses se presentó dominancia de pocas especies en los sustratos, de esta manera tres especies constituyeron más del 70 % de la abundancia total (Tabla 2).

La biomasa de la comunidad perifítica expresada como clorofila-*a* y PSLC presentó diferencias significativas entre los periodos (Test de Kruskal – Wallis $n=45$, $p<0.0001$). Así, en noviembre se presentaron los valores más bajos de clorofila-*a* con un promedio de 0.77 mg/m², mientras que en enero se presentó el valor promedio más alto 4.63 mg/m². En todos los periodos se observó un patrón de aumento progresivo de clorofila-*a* durante los 15 días de seguimiento (Fig. 4).

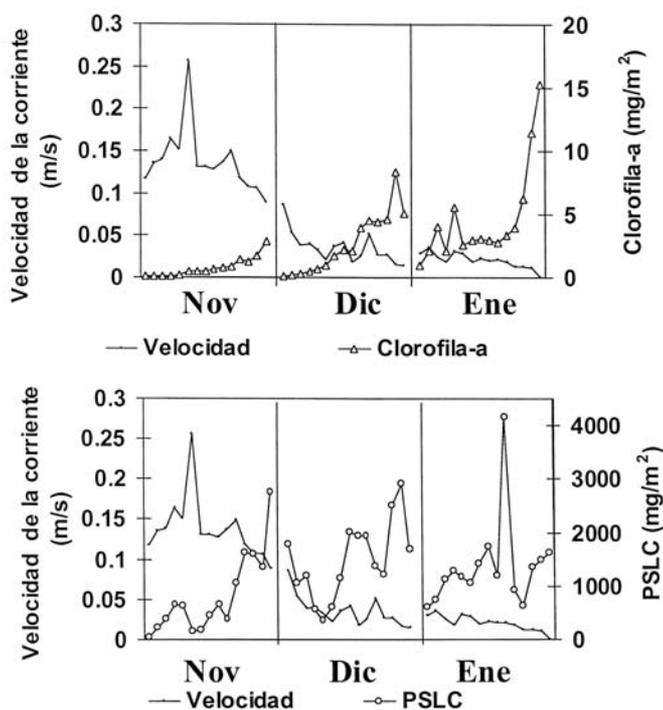


Figura 4. Variaciones diarias de biomasa expresada como Clorofila-*a* (mg/m²) y PSLC (mg/m²). *Daily biomass variations expressed as chlorophyll-a (mg/m²) and PSCL (mg/m²).*

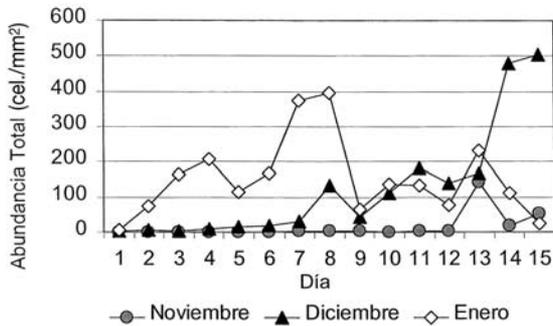


Figura 5. Abundancia total de las algas perifíticas (células/mm²) en el río Tota. *Total abundance of the periphytic algae (cells/mm²) in the Tota River.*

No se observó un patrón definido de acumulación progresiva de PSLC en los sustratos. Los valores medios para cada mes oscilaron entre 830 y 1490 mg/m² (Fig. 4).

Por otra parte, la biomasa expresada como la abundancia total de la comunidad algal en los sustratos artificiales presentó diferencias significativas entre los meses y a escala diaria (Test de Kruskal – Wallis $n = 45$, $p < 0.0001$). Durante el mes de noviembre la abundancia total diaria de células perifíticas presentó un valor promedio de 15 células/mm². En los meses de diciembre y enero el promedio de abundancia total fue similar con valores ligeramente más altos en el mes de enero (122 y 151 células/mm², respectivamente).

En la escala diaria se observaron cambios en las abundancias totales en los sustratos durante cada mes. En noviembre la máxima abundancia fue de 141 células/mm² en el día 13 de la colonización, mientras que en el mes de diciembre la máxima abundancia se registró en el día 15 y fue de 505 células/mm². En enero la mayor abundancia se presentó en el día 8 y fue de 396 células/mm² (Fig. 5).

La diversidad (índice de Shannon – Wiener) de la comunidad perifítica disminuyó hacia los últimos días de la colonización. En el mes de noviembre los valores fueron relativamente altos ($\bar{X} = 1.71$) en comparación con el mes de diciembre ($\bar{X} = 1.35$). En este periodo los valores descendieron desde 1.7 hasta 0.9. En enero los valores de diversidad de Shannon se mantuvieron constantes a través de los días (Fig. 6).

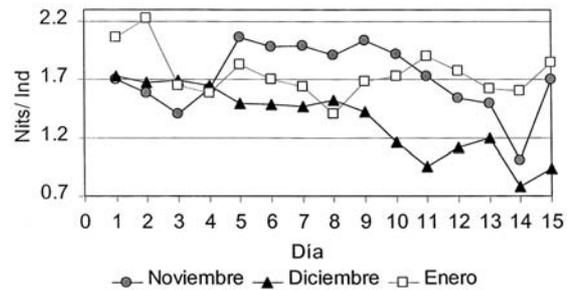


Figura 6. Cambios diarios del índice de diversidad Shannon–Wiener en el río Tota. *Daily changes of the Shannon–Wiener diversity index in the Tota River.*

La riqueza de especies no presentó muchas fluctuaciones entre los días y los períodos de estudio. El número de especies por día osciló entre 24 y 36 especies. La equitabilidad en general fue baja (0.21 – 0.67). En los tres periodos disminuyó notoriamente cuando la abundancia total fue máxima. En noviembre presentó valores ligeramente más altos que en los otros meses y en diciembre presentó una disminución drástica en el último día de la colonización (desde 0.53 a 0.23). En enero cuando la abundancia total aumentó considerablemente (días 7 y 8 de la colonización), la equitabilidad fue baja (0.21) y posteriormente se incrementó paulatinamente su valor (Fig. 7).

Relación de las variables hidrológicas, físicas y químicas con las especies

Mediante un ACC y la aplicación del Test de Monte-Carlo (999 permutaciones) se seleccio-

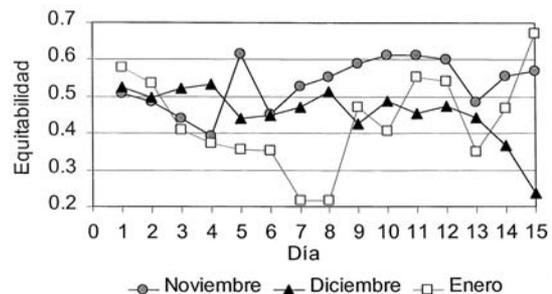


Figura 7. Equitabilidad diaria de la comunidad algal en el río Tota durante los meses de noviembre 2002 a enero 2003. *Daily equitability of the algal community in the Tota River during the months of November 2002 through January 2003.*

naron las variables físicas, químicas e hidrológicas con un factor de inflación menor al 10 %. En el análisis se excluyeron especies que presentaron una frecuencia menor al 5 % del total de las muestras. El análisis justificaba un 58.3 % de la relación especies – ambiente y un 15 % de la varianza de los datos de las especies.

Las variables más explicativas se obtuvieron mediante el método de partición de la varianza

(procedimiento Forward selection). Estas fueron la velocidad de la corriente (20.6 %), y el nitrógeno total (20.6 %), seguidas del pH (14.7 %), intensidad de luz en superficie (8.82 %) y oxígeno (8.82 %). El amonio, la turbidez y el PRS sólo explicaron un 5.88 % de la varianza de los datos.

La ordenación de las especies y las variables ambientales se encuentra representada en la figura 8. Las especies se separaron en dos grupos

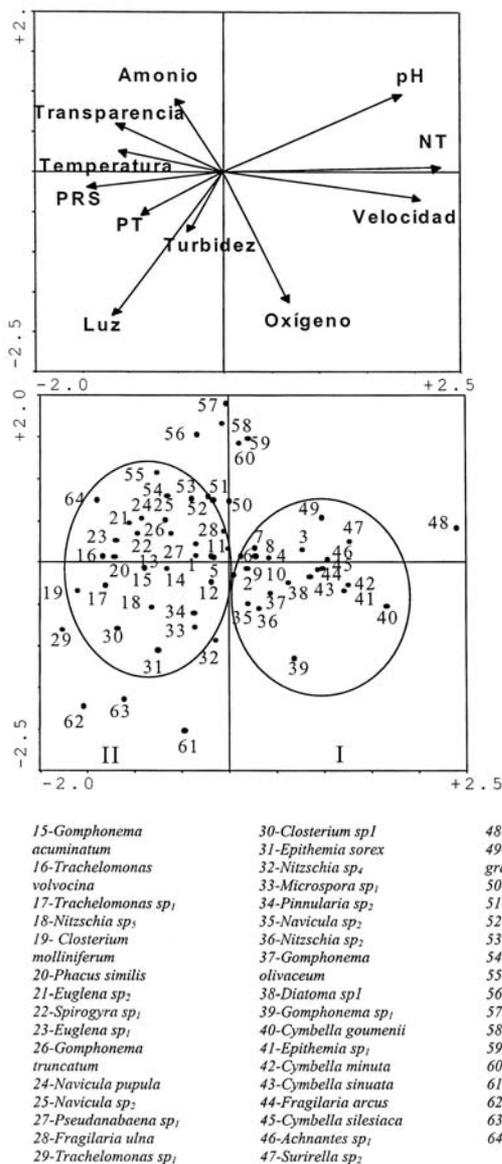


Figura 8. ACC de las algas perifíticas y variables hidrológicas, físicas y químicas en el río Tota. ACC of the periphytic algae and hydrological physical, and chemical variables in the Tota River.

establecidos a partir del gradiente que generó las diferencias en velocidad de la corriente. El primer grupo (I), comprende especies asociadas a altos valores en velocidad de la corriente, mientras que las especies del grupo II están asociadas a valores altos de amonio, PRS y temperatura.

Para cada uno de los períodos se efectuó un ACC para determinar la relación entre las especies y las variables ambientales. En noviembre el análisis mostró que la relación está explicada en un 56.5 % en los tres primeros ejes y las especies en un 31.6 %. En este período, la velocidad de la corriente explicó un 23.5 %, el PRS un 17.6 % y el sílice 11.7 %.

En diciembre, la velocidad de la corriente (18.2 %), nitrógeno total (12.1 %) y sílice (12.1 %) eran las principales responsables de la variación de las muestras. Este análisis explicó en un 40.5 % la varianza en los tres primeros ejes y las especies fueron explicadas en un 18.5 %. El modelo para diciembre presentó una mayor explicación de la varianza en los tres primeros ejes (49.2 %) mientras que las especies solo fueron explicadas en un 18.2 %. Para enero el ACC mostró que la comunidad perifítica algal estuvo relacionada con la velocidad de la corriente (16.6 %), PT (11.1 %) y oxígeno (19.4 %).

DISCUSIÓN

En los tres períodos de estudio se presentaron diferencias sustanciales en la hidrología (profundidad media, amplitud del cauce, velocidad de la corriente y caudal) del río Tota. Se conoce que estos ríos de montaña están influenciados principalmente por la precipitación (Payne, 1986; Margalef, 1983). Las variables físicas, químicas y biológicas responden a este patrón condicionado por el clima local (Martínez & Donato, 2003).

En general, los nutrientes estuvieron fuertemente influenciados por las variaciones en el caudal que permitió almacenarlos o exportarlos aguas abajo. Así, las diferencias en el caudal tienen efecto en la dinámica de los nutrientes en todas las escalas de tiempo: entre días y meses.

Los nutrientes como el fósforo total presentaron una alta concentración en el período de mayor caudal y velocidad de corriente (noviembre), esto se puede relacionar con el aumento de transporte y fraccionamiento de la materia orgánica particulada y una menor retención del fósforo en el río por parte de los organismos y los sedimentos (Reddy *et al.*, 1999). El nitrógeno total fue alto en el mes de diciembre posiblemente por la acumulación de material alóctono en el canal por la baja velocidad de corriente. En enero se presentó un descenso en los valores, esto podría obedecer a la descomposición de la materia orgánica y al aprovechamiento por parte de la microbiota acuática.

El sílice es un factor que depende de la geología local pues se deriva de la roca, es de gran importancia para la comunidad de diatomeas por su utilización en la formación de las valvas. En el río Tota su concentración está dentro de los rangos reportados para ríos en Sur América (Allan, 1995). Las altas concentraciones en el mes de enero obedecen no sólo a la concentración que genera el bajo caudal y temperatura sino también a la acumulación de biomasa de diatomeas particularmente en las zonas *muertas* del río durante este período.

La variabilidad diaria de la temperatura y la conductividad en cada uno de los meses fue baja, mientras que los nutrientes presentaron altos coeficientes de variación, en especial en el mes de enero donde la baja velocidad de la corriente determinó grandes fluctuaciones en la química del agua por el efecto de la alta temperatura, la acumulación de materiales (nutrientes, sales, material alóctono) y el aumento de biomasa.

En el río Tota, la comunidad de diatomeas desarrolladas sobre los sustratos artificiales fue de especies categorizadas usualmente como cosmopolitas: *Cocconeis placentula*, *Melosira varians*, *Fragilaria capucina* y *Nitzschia* sp, entre otras (Ács, 1998; Fayolle *et al.*, 1999; Oliveira *et al.*, 2001; Passy, 2001).

En el período de mayor velocidad de la corriente dominó el morfotipo de diatomeas postradas, tales como *Nitzschia* spp, y *Cocconeis placentula*. Estas diatomeas poseen fuertes

estructuras de adhesión que les permite estar adaptadas a persistir en el sustrato a pesar del fuerte estrés. Así, pueden mantenerse después de severos eventos de disturbio. Además, la rápida inmigración de algunas poblaciones reducen el efecto del disturbio (Biggs & Smith, 2002). El proceso de colonización es un proceso lineal dominado por el establecimiento pasivo de células. La tasa de este establecimiento está gobernada por el tamaño y tipo de propágulos y sus propiedades de inmigración y dispersión, además de otros factores como velocidad de la corriente e intensidad de luz (Hart & Finelli, 1999; Biggs, 1996).

A velocidades bajas de corriente (diciembre y enero) predominó *Melosira varians*. Esta especie se caracteriza por su carácter filamentosos no adherido al sustrato y que no es consumida fácilmente por los herbívoros. Estos filamentos establecen una importante área de colonización para otras diatomeas postradas y con pedúnculos. En estos períodos la velocidad de la corriente crea condiciones favorables para algunas especies por el aumento de nutrientes y el crecimiento acelerado de los filamentos de *M. varians* determina más sustratos para otras algas que la colonizan.

Por lo que se refiere a la biomasa perifítica, en los sustratos artificiales se esperaba registrar un aumento progresivo de la biomasa (clorofila) en el tiempo (días). Sin embargo, la velocidad de la corriente modifica este patrón. Así, a velocidades bajas se produce un aumento progresivo de la biomasa (clorofila-*a*), mientras que a velocidades altas la acumulación de biomasa es lenta.

La cuantificación del PSLC tiene en cuenta toda la biomasa de la comunidad perifítica (algas, hongos, bacterias, organismos heterótrofos). Posiblemente los cambios diarios de esta variable no responden directamente a la acumulación de biomasa algal en los sustratos como sí es el caso de la clorofila-*a*.

La biomasa expresada como abundancia total de células fue afectada de igual forma que la clorofila-*a* por la velocidad de corriente. De esta forma, la velocidad de la corriente tuvo un efecto adverso sobre la biomasa perifítica algal.

A velocidades altas, la proliferación de biomasa fue menor que a velocidades bajas.

De acuerdo con los cambios diarios de abundancia total y los índices de diversidad (Shannon – Wiener y equitabilidad) se puede inferir diferentes modelos sucesionales para cada período, determinados principalmente por la velocidad de corriente como lo señalan los análisis de ordenación (CCA) de todos los muestreos y los análisis por meses.

En noviembre se presentó un incremento de caudal y velocidad de corriente en el día 6, en lo que podría considerarse como un evento de disturbio para las comunidades perifíticas. Sin embargo, días después, la riqueza fluctuó de manera similar a períodos en que no se presentaron crecientes. Por lo tanto, se podría considerar que el tiempo de recolonización es corto pues la intensidad del disturbio no es muy alta y el pool de inmigrantes es principalmente alto (Biggs, 2000).

La riqueza de especies no fue un buen indicador de cambios en la estructura de la comunidad perifítica puesto que no variaba sustancialmente entre los días de cada periodo. La diversidad y la equitabilidad representan mejor los cambios de la estructura de la comunidad y son herramientas más útiles para predecir cambios ambientales (Hillebrand & Sommer, 2000). Desde el punto de vista de la diversidad se esperaría teóricamente un incremento en diversidad para estadios sucesionales tempranos por el establecimiento de nuevos colonizadores. Después, por las interacciones competitivas se presentaría una disminución de la diversidad en estadios tardíos, por lo tanto la diversidad seguiría una curva unimodal (Hillebrand & Sommer, 2000; Lake, 2000). En el río Tota, la diversidad en cada uno de los periodos se manifiesta de distintas maneras acorde con el régimen hidrológico, de nutrientes y herbivoría. Así, la curva de diversidad se vio afectada por estos factores y las interacciones competitivas entre especies están reguladas por factores ambientales y de pastoreo.

En conclusión, velocidades de la corriente moderadamente altas promueven bajas densidades de algas, la comunidad permanece en estados tem-

pranos de la sucesión y la diversidad se mantiene. En cambio cuando la velocidad de la corriente es baja, la abundancia total es alta y es frecuente el desprendimiento de la película algal, con el consecuente reinicio del proceso de sucesión.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento a COLCIENCIAS – UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA por la financiación de esta investigación a través del proyecto No. 1101-05-11397. A Sergi Sabater C., profesor catedrático de la Universidad de Girona (España) por la corrección y sugerencias al manuscrito y a Carlos Rivera por su apoyo y asesoría en el trabajo de campo y manejo de datos.

BIBLIOGRAFÍA

- ÁCS, E. 1998. Short – term fluctuation in the benthic algal composition on artificial substratum in a large river (river Danube, near Budapest). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 1653-1656.
- ALLAN, J. 1995. *Stream ecology*. Chapman & Hall. Alden Press. 388 pp.
- AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION (APHA). 1998. *Standard methods for examination of water and wastewater*. 19th edition. Amer. Pub. Heal. Asoc., Washington. 1536 pp.
- BIGGS, B. 1996. Patterns in benthic algae of streams. In: *Algal ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, R. L. Lowe (eds.): 31 – 56. Academic Press. NY.
- BIGGS, B. 1998. Subsidy and stress responses of stream periphyton to gradients in water velocity as a function of community growth form. *J. Phycol.*, 34: 598-607.
- BIGGS, B. 2000. Eutrophication of stream and rivers: dissolved nutrient –Chlorophyll relationships for benthic algae. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 19: 17 – 31.
- BIGGS, B. & R. SMITH. 2002. Taxonomic richness of stream benthic algae: Effects of flood disturbance and nutrients. *Limnol. Oceanogr.*, 47: 1175-1186.
- FAYOLLE, S., A. CAZAUBON & K. COMTE. 1999. Réponses et stratégies d'adaptation des communautés algales épilithiques á différents régimes hydrologiques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 322: 413-422.
- GHOSH, M & J. GAUR. 1998. Current velocity and the establishment of stream algal periphyton communities. *Aquat. Bot.*, 60: 1-10.
- HART, D & C. FINELLI. 1999. Physical-Biological coupling in streams: The pervasive effects of flow on benthic organism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 30: 363-395.
- HILLEBRAND, H. & U. SOMMER. 2000. Diversity of benthic microalgae in response to colonization time and eutrophication. *Aquat. Bot.*, 67: 221-236.
- KRAMMER, K. 1992. *Die gattung Pinnularia in Bayern*. Hoppea. Bd. 52. 308 pp.
- KRAMMER, K. & H. LANGE-BERTALOT. 1986. *Bacillariophyceae, 1. Teil. Naviculaceae. Susswasserflora von Mitteleuropa.*, H. J. G. H. H. D. M. Ettl, (ed.), Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 876 pp.
- KRAMMER, K. & H. LANGE-BERTALOT. 1988. *Bacillariophyceae 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Susswasserflora von Mitteleuropa.* H. J. G. H. H. Ettl, (ed.). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 596 pp.
- KRAMMER, K. & LANGE-BERTALOT, H. 1991. *Bacillariophyceae. 3. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae.* H. J. G. H. H. Ettl, (ed.). Gustav Fischer Verlag. Stuttgart. 576 pp.
- LANGE-BERTALOT, H. 1992. 85 *Neue taxa. Bibliotheca Diatomologica.* Band 27. 454pp.
- LANGE-BERTALOT, H & S. GENKAL. 1999. *Diatoms from Siberia. 1. Iconographia Diatomologica.* ARG. Gantner Verlag. K.G. 295 pp.
- LAKE, P. 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in stream. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 19(4): 573-592.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnología.* Ed. Omega. Barcelona. 1010 pp.
- MARTÍNEZ, L. & J. DONATO. 2003. Efectos del caudal sobre la colonización de algas en un río de alta montaña tropical. *Caldasia*, 25(2): 337 – 354.
- OLIVEIRA, M., L. TORGAN, E. LOBO & A. SCHARZBOLD. 2001. Association of periphytic diatom species of artificial substrate in lotic environments in the arroio Sampaio Basin RS, Brazil: relationships with abiotic variables. *Braz. J. Biol.*, 61(4):523-540.
- PAYNE, A. 1986. *The ecology of tropical lake and rivers.* John Willey & Sons. 381 p.
- PASSY, S. 2001. Spatial paradigms of lotic diatom

- distribution: A landscape ecology perspective. *J. Phycol.*, 37: 370-378.
- REDDY, K., R. KADLEC, E. FLAIG & M. GALE. 1999. Phosphorus retention in streams and wetlands: A review. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 29(1): 83-95.
- STEVENSON, R. J. 1996. The simulation and drag of current. In: *Algal ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, R. L. Lowe (eds.): 321 – 341. Academic Press. NY.
- WELLNITZ, T. & R. RADER. 2003. Mechanisms influencing community composition and succession in mountain stream periphyton: interactions between scouring history, grazing, and irradiance. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 22: 528 – 544.

