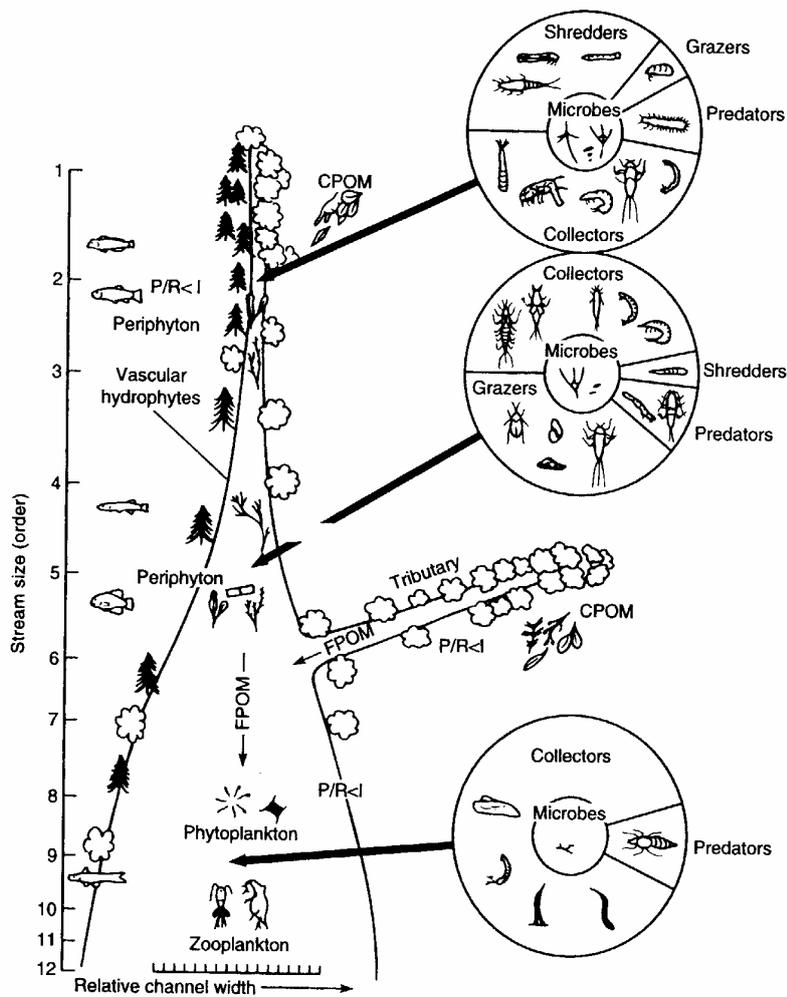


MODELOS CONCEPTUALES DE FUNCIONAMIENTO DE RÍOS Y ARROYOS

Rosa Gómez Cerezo (2003, inédito).



Introducción

Los ríos, sistemas lóticos, o sistemas fluviales, se definen como corrientes de agua continua y más o menos caudalosa que va a desembocar en otra, en un lago o en el mar. Esta definición reúne una amplia gama de sistemas muy diversos. Desde pequeños arroyos temporales a grandes y caudalosos ríos, y bajo condiciones muy diversas de clima, geología, topografía, vegetación e impactos humanos. Factores que determinan, entre otros, la fisonomía de los cauces, el régimen hidrológico (permanente/temporal), tipo e intensidad de perturbaciones (riadas, sequías, encauzamientos, represamientos, etc), y la calidad de sus aguas (grado de mineralización). Sin embargo, pese a sus diferencias, todos ellos presentan ciertas características comunes: un cauce, más o menos amplio, por el que discurre una corriente de agua, que transporta y deposita sedimentos (de diferente naturaleza) sobre su lecho. En todos ellos existe, además, una comunidad de productores primarios (algas y plantas) más o menos compleja, de productores secundarios, mayoritariamente organismos invertebrados y peces (que se alimentan de algas, detritos u otros organismos) y una vegetación de ribera más o menos desarrollada. Estos elementos bióticos, presentes en todos los ríos y arroyos, difieren en importancia entre unos y otros, pero igualmente difieren a lo largo del mismo sistema. El por qué, de estas diferencias, ha sido una cuestión abordada desde los primeros estudios en ecología de ríos. ¿Qué marca las diferencias entre unos sistemas y otros?, ¿por qué no son iguales todos los tramos de un río?, en definitiva, ¿cómo funcionan los ríos?.

Los primeros modelos de funcionamiento de ríos

En 1980, Vannote y colaboradores publican el primer concepto teórico sobre funcionamiento de ríos; “ *the River Continuum Concept* ” (RCC) o el río como un continuo (Vannote et al., 1980). Dicho modelo conceptual describe el gradiente de condiciones físicas y químicas (en términos de aporte de energía) y sus resultantes respuestas bióticas en los sistemas fluviales desde cabecera hasta desembocadura.

Bajo este concepto, los sistemas fluviales son vistos como sistemas integrados longitudinalmente, existiendo una fuerte dependencia entre el funcionamiento del río aguas abajo y aquellos procesos que tienen lugar aguas arriba. Según este modelo la principal entrada de materia orgánica (energía) al sistema y, en consecuencia, la estructura de la comunidad de invertebrados acuáticos, varían dependiendo del orden del cauce. El RCC está basado en una síntesis de ideas provenientes del estudio de arroyos y pequeños ríos (de bajo orden) de la zona norte templada, con cuencas de vegetación caducifolia y no impactadas, que limitan su aplicabilidad en un elevado número de casos.

Las principales diferencias se obtienen, cuando el modelo es aplicado a ríos de diferentes condiciones geográficas y geológicas, y en aquellos donde el impacto del hombre los aleja de las condiciones prístinas que asume el RCC. A diferencia de los postulados del modelo, un elevado número de estudios realizados en zonas áridas y semiáridas o en general, en ríos o arroyos que carecen de vegetación en sus cabeceras, o en aquellos que reciben aportes de aguas residuales provenientes de la agricultura, ofrecen resultados contradictorios (Figura 4) (p.e Webster et al., 1995; (Winterbourn et al., 1981; Boulton y Brock, 2001; Kalff, 2002). La variabilidad del flujo, el régimen de perturbaciones y la incidencia de factores tales como, el tipo de sustrato, o la velocidad de la corriente, que actúan a escala más local, parecen ser los factores clave en la estructura de las comunidades bióticas en estos sistemas (p.e. Barnuta, 1989; Downes et al., 1998). De tal manera que, los modelos de distribución y abundancia de los grupos funcionales de organismos son bastante más complejos, que los postulados por el RCC (Lake et al., 1986), teniendo la aplicación original del modelo serias limitaciones cuando se aplica de manera global.

A pesar de todo ello, el RCC ofrece una útil, aunque idealizada visión, del funcionamiento de ríos y arroyos de la zona norte templada, a la vez que ofrece un marco útil para testar las diferentes hipótesis generadas por el modelo bajo diferentes condiciones ambientales. Por otra parte, aunque fue generado para ser aplicado en la totalidad de un río, si bien el modelo no es válido para sistemas de diferentes zonas geográficas, o bajo diferentes condiciones de manejo, las

generalizaciones del modelo pueden ser aplicadas a tramos concretos de ríos. Cambios en los patrones de distribución de las comunidades (según el modelo), como consecuencia tanto de alteraciones naturales (presencia de afluentes) como antrópicas (alteración del bosque de ribera) son denominados por Cushing y Allan (2001), “mecanismos de reajustes” del modelo (“reset mechanism”). Así, la composición de la comunidad de invertebrados (en cuanto a grupos funcionales), hallada en un río inmediatamente aguas abajo de un afluente, se aleja de la esperada por el modelo y responde más, a las características del propio afluente. De igual manera, cuando la vegetación de ribera es alterada en los tramos de cabecera, éstos muestran un modelo de funcionamiento similar al que cabría esperar en cauces de orden mayor (Figura 5).

Sin embargo, hay que ser cauteloso a la hora de evaluar la aplicabilidad del modelo, tanto en sentido positivo como negativo. Así, en un estudio llevado a cabo en un río del este de Oregon (Figuras 6-9) (Wright y Li, 2002), sus autores partieron de la hipótesis de que dada la variabilidad de condiciones geomorfológicas y de uso de suelo, que caracterizaban el río estudiado, la distribución longitudinal, tanto de ciertas características físicas del hábitat, como biológicas (distribución y composición de las comunidades de peces, macroinvertebrados y biomasa de perifiton), debería reflejar así mismo una elevada variabilidad, propia de un gradiente discontinuo. Los resultados sin embargo muestran, que si bien ciertas características del hábitat y de las comunidades, presentan una distribución discontinua o a “manchas”, otras reflejan un gradiente continuo de cabecera a desembocadura. Entre las primeras se hallan características del hábitat que responden de forma local a las condiciones del medio — como textura del sustrato, cobertura de macrófitos o la distribución de macroinvertebrados (taxones) y la de grupos funcionales— mientras que entre las segundas se encuentran aquellas que responden a variables del medio que varían a una escala espacial mayor, como el caudal de verano o la distribución de las especies de peces.

Otro modelo que parte de considerar el río como un continuo, es el que describe como los nutrientes son asimilados, retenidos y transformados (reciclados)

en los sistemas fluviales. El concepto de “*la espiral de nutrientes*” ofrece el marco para describir y medir los modelos de variación espacial y temporal de transporte y utilización biótica de las sustancias disueltas en sistemas lóticos. El reciclado de nutrientes (“spiralling”) es un proceso importante en los ecosistemas. En ríos y arroyos, la disponibilidad de nutrientes con frecuencia limita la tasa de crecimiento de los productores primarios y microorganismos heterótrofos y la tasa de descomposición de la materia orgánica (Elwood et al., 1981; Rosemond et al., 1993; Suberkropp y Chauvet, 1995). Bajo el concepto de “espiral de nutrientes” (Webster y Patten, 1979; Elwood et al. 1981) el reciclado de nutrientes en los sistemas fluviales es visualizado como una espiral que incluye medidas de utilización biológica y transporte de nutrientes aguas abajo. Ambos, el intercambio biótico de nutrientes y su transporte, pueden ser cuantificados en la escala longitudinal a lo largo de la cual tiene lugar el reciclado de nutrientes. La longitud de la espiral, distancia recorrida por un átomo de nutriente durante un ciclo completo, es utilizado como un indicador de la eficacia de retención de nutrientes por el sistema. Dicha longitud es la suma de la distancia de asimilación del nutriente —distancia viajada por una molécula hasta que es asimilada por la biota o adsorbida a la materia particulada (Newbold et al., 1981)— y la distancia de recambio o “turnover” —distancia viajada por una molécula dentro de la biota hasta que es nuevamente liberada al agua—. La distancia de asimilación (*nutrient uptake length*), es el componente mayoritario de la espiral y por tanto, un buen indicador de la importancia relativa entre la utilización y el transporte de los nutrientes. De hecho, dicha distancia es utilizada para estimar y comparar eficiencias de retención de nutrientes, tanto entre sistemas diferentes como entre tramos del mismo río (p.e. Martí y Sabater, 1996; Davis y Minshall, 1999; Webster et al., 2000; Hall et al., 2002),. avanzando con ello en el estudio de los factores bióticos y abióticos que influyen en la dinámica de nutrientes de lo sistemas fluviales. Sin embargo, hay que ser cauteloso a la hora de interpretar resultados, ya que éstos difieren según el método de cálculo empleado (Mulholland et al., 1985; Stream Solute Workshop 1990; Mulholland et al., 2002).

Discontinuidades en el gradiente cabecera-desembocadura

Los modelos de funcionamiento hasta ahora descritos tienen que ver con el origen y destino final tanto de los recursos orgánicos como de los nutrientes inorgánicos, tal y como describen el modelo del RCC y la espiral de nutrientes. Ambos modelos conceptuales parten de la base de que los sistemas fluviales son un continuo ininterrumpido, a lo largo del cual se establece un gradiente de condiciones desde la cabecera hasta su desembocadura. Sin embargo, la realidad es, en general, bien diferente. La regulación de los caudales ha dado lugar a la proliferación de diques y presas, cuya presencia en un cauce fluvial determina la alternancia de tramos lóticos y leníticos. En un intento por obtener una perspectiva más amplia del funcionamiento de los sistemas fluviales, surge el concepto de las “*discontinuidades secuenciales*” (“serial discontinuity concept”) (Ward y Standford 1983) (Figura 16), según el cual los ríos no son vistos como un continuo, sino como una serie de discontinuidades. Este concepto, puede ser aplicado tanto a parámetros físicos, biológicos, como a nivel de población (p. e. modelos de abundancia de especies), comunidad (p.e. diversidad) o a escala global de funcionamiento del ecosistema (p.e. índice P/R). El concepto, parte de los postulados del RCC y asume que, con la excepción del represamiento, que influye sobre los regímenes hidrológicos y de temperatura, no existe ningún otro tipo de alteración en el sistema. Según el modelo, el efecto que la presa tiene sobre un determinado parámetro, aguas abajo, depende de su ubicación a lo largo del cauce fluvial. Los cambios generados por las presas, podrían ser clasificados como perturbaciones, situando de esta manera a los ríos regulados en un contexto ecológico más general (Prat, 1991).

A pesar de que los modelos descritos hasta ahora, sobre funcionamiento de ríos y arroyos, asumen la existencia de un gradiente continuo de condiciones ambientales (interrumpido, si acaso, por la presencia de presas), lo cierto es que los sistemas fluviales presentan una elevada heterogeneidad ambiental (p.e. Pringle et al., 1988; Townsend 1989). Condiciones bióticas y abióticas se distribuyen en manchas a lo largo del eje longitudinal de los cauces y es el resultado de la

interacción entre ellas, lo que determina en último término, el modelo de funcionamiento y estructura de los sistemas fluviales. En este sentido, reconocer la existencia de subsistemas, que interactúan entre sí (zona hiporreica, parafluvial y riparia), es fundamental para entender el funcionamiento de ríos y arroyos. Dichos subsistemas, conexiónados hidrológicamente, mantienen un flujo de materia y energía que variará en el espacio, en el tiempo, y con las características particulares de cada ecosistema. Numerosos estudios han demostrado que el flujo de materia y energía en un río, no se produce exclusivamente de manera unidireccional, como postula el RCC, sino que puede darse aguas arriba, y que existen flujos verticales y laterales (Figura 20).

La importancia de los subsistemas: la llanura de inundación y el bosque de ribera

En la actualidad se reconoce que para comprender la ecología de los sistemas fluviales, hay que enmarcarlos en el contexto del ecosistema terrestre adyacente, con el que intercambian materia y energía (Swanson et al., 1982; Howard-Williams, 1985; Décamps et al., 1988; Naiman et al., 1988; Pinay et al., 1990; Triska et al., 1993 a). Desde la perspectiva de considerar ríos y arroyos como parte de un conjunto funcional más amplio, en el que se incluye su llanura de inundación, surge el “ *flood pulse-concept* ” (Junk et al., 1989). Dicho modelo, describe el intercambio de nutrientes, organismos y material orgánico, que tiene lugar entre el río y su llanura de inundación tras una crecida (Figura 22). Mostrando, aquellos ríos que presentan una mayor interacción con su llanura de inundación, valores de producción más elevados.

El bosque de ribera, adyacente a la zona activa del canal, es un elemento fundamental en el funcionamiento de los ecosistemas fluviales, incidiendo en la asimilación, retención y transformación de nutrientes provenientes de las cuencas vertientes (p.e Peterjohn y Correll, 1984; Pinay y Decamps, 1988; Pinay et al, 2003; Clément, et al., 2003) o del mismo ecosistema fluvial (Martí et al., 2000; Schade et al, 2001; Schade et al., 2002; Sanzone et al., 2003; Baker y Vervier, 2004). A escala

global, diferencias en la retención de nutrientes en la zona riparia parecen deberse, fundamentalmente, a características locales (condiciones hidráulicas y disponibilidad de nutrientes) más, que a factores climáticos (Pinay et al., 1993; Burt et al, 2002; Sabater et al., 2003). En este sentido, el papel de la zona riparia en el control de la contaminación difusa y por tanto, en la gestión y conservación de los sistemas acuáticos, ha sido reconocido por la Unión Europea, como parece demostrar la existencia, por ejemplo, del proyecto NICOLAS (Nitrogen Control by Landscape Structures in Agricultural Environments) dentro de su IV Programa Marco de la Comisión Europea DG XII. Sin embargo, la influencia que la zona riparia tiene sobre el funcionamiento del ecosistema fluvial, no se limita exclusivamente a su papel en la dinámica de nutrientes, sino que además, diferentes estudios muestran resultados de su efecto sobre las tasas de crecimiento, abundancia y estructura de la comunidad de invertebrados (Vannote et al., 1980; Cummins et al., 1989; Stanley et al., 1991), tanto por su incidencia en la cantidad y calidad del alimento (aportes alóctonos) como por su efecto indirecto sobre la producción primaria autóctona del sistema (por efecto del sombreado)(p.e. Sabater et al., 2000). Así mismo, el bosque de ribera incide sobre la disponibilidad del alimento y de hábitats para las comunidades de peces (Stanley et al., 1991) entre otros aspectos.

A pesar de que hidrólogos y ecólogos conocen desde hace tiempo la existencia de la interacción agua subsuperficial-agua superficial en los sistemas fluviales (p.e. Vaux 1962; Danielopol, 1980; Hynes 1983; Bencala et al., 1984 Grimm and Fisher 1984), es ahora cuando las consecuencias de tal interacción están siendo realmente estudiadas y consideradas como elemento esencial en el funcionamiento de ríos y arroyos y, por tanto, aspecto fundamental a considerar en su gestión. En la zona activa del cauce se reconocen, además de la zona riparia, dos subsistemas más: la zona hiporreica y la parafluvial, que interconexionan hidrológicamente con la corriente superficial. La zona hiporreica, se define como la región de sedimentos saturados y agua intersticial, situada directamente bajo la lámina de agua superficial, mientras que la zona parafluvial, denomina a la situada adyacente a la lámina de agua (barras de grava y arena)(Figura 33). La importancia del hiporreos en el metabolismo global del río, queda patente en estudios como, por

ejemplo, los llevados a cabo por Grimm y Fisher (1984), quienes demostraron como la no inclusión del hiporreos infravalora la respiración total del sistema (Figura 34). Los autores midieron tasas de respiración subsuperficial prácticamente iguales a los de la superficie, lo que ocasiona que, en determinadas épocas del año (verano) y pese a las elevadas tasas de producción primaria, el sistema pueda llegar a ser heterotrófico ($P_G < R$). Circunstancias similares han sido descritas en otros estudios (p.e Dodds, 2002).

La interacción agua subsuperficial-superficial

Las características geomorfológicas de los cauces (que inciden en la distribución de los puntos de surgencia y de infiltración de agua en el sedimento) y la textura de los sedimentos (que determina la conductividad hidráulica de los mismos) son los factores que determinan el tipo y grado de interacción entre ambos subsistemas. Junto con el agua, la interacción entre ambos determina el flujo de materiales disueltos (O_2 y nutrientes), incidiendo en la distribución y composición de las comunidades bióticas. Así lo demuestran, por ejemplo, estudios realizados en Sycamore Creek, un arroyo del desierto de Sonora (Arizona, USA) donde el nitrógeno es el nutriente limitante de la producción primaria (Grimm y Fisher, 1986). En este río, el agua subsuperficial (hiporreica y parafluvial) es rica en nitrato, como consecuencia de la nitrificación que tiene lugar en la matriz de los sedimentos (Valett et al., 1990; Grimm et al., 1991; Holmes 1994 a y b; Jones 1995 a), al igual que ha sido demostrado en otros ríos (p.e Triska et al., 1993 b), de forma que allí donde el agua subsuperficial fluye a la superficie —bien lateralmente desde la zona parafluvial, bien verticalmente desde la zona hiporreica— genera un incremento de la biomasa de algas (Figura 35). Crecimientos masivos de algas, asociados a puntos de surgencia de aguas ricas en nutrientes, han sido también observados en otros ríos de características similares, en los que los sedimentos del lecho presentan una elevada conductividad hidráulica (arenas, cantos, gravas) (Coleman y Dahm 1990; Duff y Triska, 1990; Standford y Ward, 1993; Pepin y Hauer, 2002). Sin embargo, donde la conductividad hidráulica de los sedimentos disminuye, y en presencia de

materia orgánica, el efecto de la interacción agua subsuperficial-agua superficial, es la eliminación del nitrógeno por desnitrificación (Duff y Triska, 1990; Pinay et al., 1993; Pinay et al., 1994; Schade et al., 2001). En el Río Chicamo (al noreste de la Región de Murcia), con predominio de sustratos impermeables (margas) y de textura fina, las surgencias de agua subsuperficial, anóxica, son fuente de compuestos reducidos, mostrando elevadas concentraciones de N-NH_4 , (Gómez et al., 1995) y altos contenidos, fácilmente visibles de, S^0 y Fe^{2+} . Nosotros, barajamos la hipótesis de que el incremento de la biomasa de algas en los puntos de rezume, se debe al aporte de agua rica en fósforo, nutriente potencialmente limitante y en baja concentración (Figura 37).

A diferencia de lo que ocurre en sedimentos de elevada porosidad, en los que la permeabilidad al intercambio de materiales disueltos, es controlada por la propia hidrología, en los sedimentos de escasa porosidad, ésta se ve influenciada por procesos aeróbicos y anaeróbicos. (Vervier et al., 1992)(Figura 38). Mientras que estos procesos dependen de variables que varían a una escala espacial muy local (concentraciones de oxígeno en microzonas, acumulación de materia orgánica) y en un rango temporal estrecho (variaciones diarias de oxígeno disuelto y pH), la hidrología depende de variables que varían a una mayor escala espacial (geomorfología) y temporal (estacional).

Un efecto indirecto de la presencia de zonas de descarga de agua subsuperficial, por su incidencia en el crecimiento de algas, es el incremento en la heterogeneidad espacial del sistema (heterogeneidad autogénica)(Figura 39). Las propias algas actúan como filtro de nutrientes (disminuyendo sus concentraciones aguas abajo) (p.e Fisher et al 1998), generan cambios en la velocidad de la corriente (p.e Mulholland et al., 1994), crean nuevos hábitats para macroinvertebrados, incidiendo en la estructura trófica de sus comunidades (Valet et al., 1994; Pepin y Hauer, 2001), y suponen un aporte de materia orgánica particulada (autóctona) aguas abajo. En resumidas cuentas, dichas descargas modifican, a escala local, las características abióticas y bióticas del agua superficial, con su correspondiente repercusión sobre las comunidades y procesos bióticos aguas abajo (Hendricks y

White, 1991; Valett et al., 1994; Mulholland et al., 1997; Dent et al., 2000; Peterson et al., 2001). Así mismo, la interacción agua subsuperficial-superficial puede tener efectos sobre la estabilidad del sistema. Tras una perturbación (riada), Valett y colaboradores (1994) demostraron que la mayor resiliencia de los productores primarios estaba en relación directa con la distribución de los puntos de surgencia (y nutrientes) de agua subsuperficial

Sin embargo, la interacción entre ambos subsistemas ocurre en ambas direcciones. Ciertos estudios han demostrado que en las zonas de infiltración de agua superficial, las comunidades de microorganismos de los sedimentos muestran altas tasas de respiración, en respuesta a las elevadas concentraciones de oxígeno y carbono orgánico lábil, que suministra el agua superficial y de la cual depende (Jones et al., 1995b). Estas zonas de infiltración, precisamente por su mayor contenido en oxígeno intersticial, inciden también en la distribución del pez *Agosia chrysogaster*, que las prefiere para la ubicación de sus nidos (Grimm, 1988). Así mismo, el papel de la interacción agua subsuperficial-agua superficial es esencial para comprender la dinámica del carbono orgánico disuelto en ríos de características bien diferentes (p.e Wallis, 1981; Ford y Naiman, 1989; Vervier y Naiman 1992; Vervier et al., 1993).

Desde la perspectiva del modelo de la espiral de nutrientes, si bien, de manera general, debemos intuir que la interconexión entre subsistemas debe acortar las distancias de reciclado de nutrientes y por tanto, aumentar la eficacia de su retención, hecho constatado en determinados estudios (Jones y Holmes, 1996; Mulholland et al 1997; Thomas et al., 2003), esta circunstancia dependerá de las características de cada subsistema (tiempo de residencia del agua, superficie que representa, etc.) y de la intensidad con que determinados procesos tienen lugar en ellos (tasas de respiración, nitrificación-desnitrificación etc.) (Findlay, 1995; Valet et al., 1996; Runkel, 2002).

Hasta el momento, los resultados sobre tasas de asimilación de nutrientes calculadas en base a la espiral de nutrientes en ríos y arroyos, reflejan la actividad combinada de los sedimentos bentónicos junto con la zona hiporreica y no permiten

obtener información sobre la importancia relativa de estos compartimentos. La dificultad que conlleva dicho análisis, ha determinado que los datos existentes sobre la contribución de la zona hiporreica a la retención de nutrientes, sean muy escasos (p.e. Buturinni y Sabater, 1999). Sin embargo, recientemente se han desarrollado métodos, que permiten cuantificar la importancia relativa de estas zonas en la retención de solutos (Thomas et al., 2003).

Aunque la interconexión entre subsistemas se traduce, fundamentalmente, en un flujo de agua y sustancias disueltas y en suspensión, también tiene lugar el movimiento de organismos, como el de los invertebrados bentónicos buscando refugio en la zona hiporreica (Palmer et al., 1992). El papel de la fauna hiporreica (bacterias, algas hongos, protozos e invertebrados) es también un aspecto importante a considerar en el funcionamiento de los ríos, ya que ésta afecta a procesos tales como la descomposición de la materia orgánica y el reciclado de nutrientes (Palmer et al., 1997). Sin embargo, la incidencia que tiene la biodiversidad de los sedimentos en el funcionamiento del ecosistema acuático, es un aspecto, todavía, poco conocido.

Si partimos del efecto que la interacción agua subsuperficial-agua superficial tiene en el funcionamiento del ecosistema ripario-fluvial, a escala de tramo, podemos entender como la geomorfología de los cauces puede ayudarnos a explicar muchas de las cuestiones relacionadas con la estructura y funcionamiento de los sistemas lóticos. Los cambios en la geomorfología del río a lo largo de su recorrido determinan la permeabilidad del sustrato y por tanto, las zonas preferentes de descarga e infiltración hacia el medio superficial. Bajo esta idea, Standford y Ward (1993) propusieron el concepto del “*corredor del hiporreos*” (“*hyporheic corridor concept*”) aplicable a aquellos ríos con predominio de materiales aluviales en sus lechos (típicos ríos de lechos de grava y arenas), que sufren cambios geomorfológicos como consecuencia de la constricción de sus valles. Esta configuración —alternancia de zonas de descarga e infiltración— genera un incremento de la heterogeneidad ambiental, y un aumento de la diversidad biológica, a lo largo de eje longitudinal.

Dado que las interacciones descritas entre los diferentes subsistemas del ecosistema ripario-fluvial son fundamentalmente hidrológicas, éstas variarán en el espacio y, fundamentalmente, en el tiempo, en relación con los diferentes situaciones hidrológicas. Estos cambios serán más acusados en ecosistemas de zonas áridas y semiáridas, en donde los sistemas fluviales, fundamentalmente temporales, se encuentran sometidos tanto a intensas crecidas de agua como a severos periodos de estiaje, durante los cuales la lámina de agua superficial puede llegar a desaparecer en su totalidad. Dadas estas circunstancias, no es de extrañar que la mayoría de los resultados existentes sobre el efecto de las fluctuaciones de caudal, se hallan llevado a cabo en zonas áridas, y concretamente provengan de los trabajos realizados en Sycamore Creek (Desierto de Sonora, Arizona, EEUU).

Variaciones temporales en el funcionamiento de ríos y arroyos

De manera global, el efecto potencial de la interacción agua subsuperficial-superficial, sobre los procesos que tienen lugar en la lámina de agua superficial, depende del cociente flujo superficial/ flujo subsuperficial (p.e, Fisher et al., 1998; Butturini y Sabater, 1999; D'Angelo et al., 1993). Conforme esta relación disminuye —fenómeno que ocurre de manera progresiva, durante la etapas previas a la sequía— el efecto de los aportes de agua subsuperficial es mucho más patente (el efecto de la dilución superficial se reduce). Durante los días inmediatamente posteriores a una riada, el funcionamiento del ecosistema ripario-fluvial, está básicamente definido por la magnitud de la perturbación (p.e Fisher y Grimm, 1988). Sin embargo, el grado de interacción hidrológica entre subsistemas, aún en esta situación, varía con el caudal y el grado de saturación de los sedimentos (Fisher et al., 1998). Diferentes estudios han demostrado que con el aumento del caudal, la interacción entre la zona hiporreica y la superficial, se hace más debil (D'Angelo et al., 1993; Valet et al., 1996; Martí et al., 1997), mientras que la interacción entre el agua superficial y la zona riparia incrementa (Vervier et al., 1993; Martí et al., 2000;

Schade et al., 2002). En este sentido, estudios llevados a cabo en el Río Garona (Toulouse, Francia) demuestran como con la crecida de los caudales, que fincrementa el contacto del agua superficial con las barras de arena de los meandros del río, favorece el procesamiento y retención del carbono orgánico disuelto (COD)(Vervier et al., 1993), así como la eliminación de nitratos del agua (Baker y Vervier, 2004).

La incidencia de las variaciones de caudal en el reciclado de nutrientes es un hecho constatado. Tomando como referencia el modelo de la espiral de nutrientes, la reducción de caudales, que tiene lugar de manera estacional, parece incrementar la eficacia de retención del sistema.(Bencala, 1983; Naiman, et al. 1986; Mollá, 1994). Sin embargo, si el descenso de caudales es muy acusado, como ocurre previo a la sequía, su efecto puede ser justamente el contrario (p.e Maltchik et al., 1994). En el extremo hidrológico opuesto a las avenidas, el estiaje supone una importante perturbación que puede llegar a imponerse sobre cualquier otro factor del medio (temperatura del agua, luz, disponibilidad de nutrientes), en el control de la producción primaria del sistema (p.e Fisher y Grimm 1988; Grimm y Fisher 1989).

La reducción de los caudales superficiales, es un fenómeno que no sólo afecta a aquellos sistemas localizados en zonas áridas y semiáridas (67'9 % de la superficie terrestre del planeta), pues ríos y arroyos intermitentes pueden encontrarse bajo diferentes condiciones ambientales (Williams, 1987). Además, el incremento en la demanda de agua y las obras de regulación de caudales, ha determinado que este fenómeno, la sequía, se extienda a un elevado número de ríos y arroyos distribuidos por todo el planeta.

En las etapas previas a la sequía, relacionado con el acusado descenso del caudal y la desconexión de la lámina de agua superficial (proceso de “contracción”, Stanley et al., 1997), los mecanismos de control del funcionamiento del ecosistema, sufren un cambio importante. En esta situación, el efecto de la interconexión entre subsistemas, cobra especial relevancia en el patrón de distribución y composición de las comunidades bióticas. Por ello, las características de configuración de dichos

susbsistemas —numero de barras de arena, tamaño y disposición, cobertura de la vegetación, etc.— son un factor clave para explicar el funcionamiento y la estructura del ecosistema (p.e. Stanley y Boulton, 1995; Boulton y Stanley, 1995; Fisher et al., 1998; Schade et al.,2001).

De forma resumida, el factor o factores clave, que explican la estructura y funcionamiento del ecosistema ripario-fluvial, varían dependiendo del estado sucesional en el que se halle en relación a las perturbaciones. (p.e Holmes et al., 1994b; Fisher et al., 1998). Lo que pone de manifiesto, una vez más, el efecto de la perturbación como elemento generador de heterogeneidad (Pickett y White, 1985; Townsend, 1989) tanto a escala espacial como temporal (p.e Figura 46).

La sequía (disminución y pérdida de la lámina de agua superficial) es en sí mismo, un proceso espacialmente heterogéneo, con incidencia tanto en. la distribución de especies y biomasa de productores primarios y secundarios, como en la disponibilidad de nutrientes, aspectos puestos de relieve en diversos estudios (Smith y Pearson, 1987; Chapman y Kramer, 1991; Wood et al., 1992; Boulton y Stanley, 1995; Stanley et al.,1997; Dahm et al., 2003). Lo que puede repercutir en la estructura de la comunidad tras el restablecimiento del flujo (Boulton et al., 1992).

Reflexiones finales

Los ecólogos, históricamente han concebido los sistemas lóticos como un continuo de variación espacial y procesos (Vannote et al., 1980). Sin embargo, ríos y arroyos están constituidos por diferentes subsistemas, conectados entre sí por flujos hidrológicos, característica ésta que les confiere un elevado potencial para interactuar (Naiman et al., 1988; Pringle et al., 1988). Dicha interacción, cuyo resultado es el transporte de materia y energía, varía en el espacio y en el tiempo, conforme los diferentes factores físicos (geomorfología del cauce) y climáticos (estacionalidad) varían (p.e Dahm et al., 1998; Fisher et al., 1998). Sólo desde la base y el reconocimiento de la existencia e importancia de dichas interacciones, es posible entender el funcionamiento de los sistemas lóticos. De igual manera que no se puede entender, sin considerar el marco físico, químico y biológico, que definen las cuencas vertientes donde se localizan (Likens y Bormann, 1985). Aspecto éste, que aunque de gran interés, no ha sido abordado en el presente tema (Figura 50). Características tales como: régimen de precipitación, geología, tipos y usos del suelo, tipo de vegetación y cobertura, entre otras, determinan la cantidad y calidad del agua que llega, finalmente, a los ecosistemas fluviales (Hill, 1996). A pesar de que ha existido un importante avance en la conceptualización del funcionamiento de ríos y arroyos, desde el RCC hasta nuestros días, todavía son muchas las cuestiones planteadas y los aspectos que quedan por abordar. Así, existen numerosos tipos de ríos y arroyos, poco estudiados, cuyas características hidrológicas y geológicas (sin contar el efecto de la acción humana) hacen difícil e incluso imposible, extrapolar los conocimientos que actualmente se tienen sobre el funcionamiento de los sistemas lóticos (p.e Prat, 1991). Ríos y arroyos intermitentes, en los que la lámina de agua se estructura alternando tramos lóticos con leníticos, ríos en los que no existe vegetación de ribera, o zona hiporreica, o es muy limitada; arroyos sometidos a aportes continuos de nutrientes procedentes de cuencas agrícolas o ganaderas (p.e Kemp y Dodds, 2001), etc. Y en el otro extremo, la ecología de los grandes ríos, que sigue presentando un extenso campo para la investigación (p.e Johnson et al., 1995; Mihuc y Feminella, 2001; Benke 2001).

Bibliografía

- Allan, J.D., 1995, *Stream Ecology. Structure and function of running waters*. London, Chapman & Hall. 388 pp.
- Allen, T.F.H.; T.W. Hoekstra. 1992. *Toward a Unified Ecology*. Columbia University Press, New York.
- Baker M.A.; P. Vervier. 2004. Hydrological variability, organic matter supply and denitrification in the Garonne River ecosystem. *Freshwater Biology* 49:181-190.
- Barmuta L.A. 1989. Habitat patchiness and macrobenthic community structure in an upland stream in temperate Victoria, Australia. *Freshwater Biology*, 21: 223-236.
- Bencala, K.E. 1983. Simulation of solute transport in a mountain pool and riffle stream with a kinetic mass transfer model for sorption. *Wat. Resources Res.* 19:732-738.
- Bencala K.E.V.; V.C. Kennedy; G.W. Zellweger; A.P. Jackman; R.J. Avanzino. 1984. Interactions of solute and streambed sediment. 1. An experimental analysis of cation and anion transport in a mountain stream. *Water Resources Research* 20: 1797-1803.
- Benke A.C. Importance of flood regime to invertebrate habitat in an unregulated river-floodplain ecosystem J.N. Am. Benthol. Soc. 20(2):225-240.
- Boulton A.J.; Peterson C.G.; Grimm N.B.; Fisher S.G. 1992. Stability of an aquatic macroinvertebrate community in a multiyear hydrologic disturbance regime. *Ecology* 73: 2182-2207.
- Boulton A.J.; E. H. Stanley. 1995. Hyporheic processes during flooding and drying in a Sonoran Desert stream. II. Faunal dynamics. *Arch. Hydrobiol* 134(1):27-52.
- Boulton, A.J. ; M.A. Brock. 2001. *Australian Freshwater Ecology. Processes and Management*. Gleneagles Publishing. Australia. 283 pp.
- Burt, T.P. ; G. Pinay; F.E. Matheson; N.E. Haycock; A. Butturini; J.C. Clement; S. Danielescu; D.J. Dowrick; M.M. Hefting; A. Hillbricht-Ilkowska; V. Maitre. 2002. Water table fluctuations in the riparian zone: comparative results from a pan-European experiments. *Journal of Hydrology* 265: 129-148.
- Butturini A.; F. Sabater. 1999. Importance of transient storage zones for ammonium and phosphate retention in a sandy-bottom Mediterranean stream. *Freshwater Biology*, 41: 593-603.
- Chapman L.J.; D.L. Kramer. 1991. The consequence of flooding for the dispersal and fate of poeciliid fish in an intermittent tropical stream. *Oecologia* 87: 299-306.

- Clément, J.C.; L. Anquilina; O. Bour; K. Plaine; T.P. Burt; G. Pinay. 2003. Hydrological flowpaths and nitrate removal rates within a riparian floodplain along a fourth order stream in Brittany (France). *Hydrological processes* 17:1177-1195.
- Coleman R.L.; C.N. Dahm. 1990. Stream geomorphology: effects on periphyton standing crop and primary production. *Journal of the North American Benthological Society* 9:293-302.
- Cummins, K.W.; M.A. Wilzbach; D.M.Gates; J.B. Perry; W.B. Taliaferro. 1989. Shredders and riparian vegetation. *BioScience* 39: 24-30.
- Cushing C.E.; J.D. Allan. 2001. *Streams. Their Ecology and Life*. Academic Press. 359 pp.
- Dahm C.N. ; N.B. Grimm; P. Marmonier; H.M. Valett; P. Vervier. 1998. Nutrient dynamics at the interface between surface waters and groundwaters. *Freshwater Biology* 40: 427-451.
- Dahm C.N.; M.A. Baker; D.I. Moore; J.R. Thibault. 2003. Coupled biogeochemical and hydrological responses of streams and rivers to drought. *Freshwater Biology* 48:1219-1231.
- D' Angelo D.J.; J.R. Webster; S.V. Gregory; J.L. Meyer.1993. Transient storage in Appalachian and Cascade mountain streams as related to hydraulic characteristics. *Journal of the North American Benthological Society*, 12: 223-235.
- Danielopol D.L. 1980. The role of the limnologist in groundwater studies. *Inter. Rev. Hydrol.* 65:777-791.
- Davis, J.C.; G.W. Minshall. 1999. Nitrogen and phosphorus uptake in two Idaho (USA) headwater streams. *Oecologia* 119:247-255.
- Décamps H.; M. Fortuné; F. Gazelle; G. Pautou. 1988. Historical influence of man on the riparian dynamics of a fluvial landscape. *Landscape Ecology*, 3:163-173.
- Dent C.L.; Grimm N.B.; S.G. Fisher. 2001. Multiscale effects of surface-subsurface exchange on stream water nutrient concentrations. *J.N.Am. Benthol. Soc.* 20(2):162-181.
- Dent, C.L; J.D. Schade; N.B. Grimm; S.G. Fisher. 2000. Subsurface influence on surface biology In: Jones J.B. P.J. Mulholland (eds.). *Streams and Ground waters*. San Diego, CA: Academic Press, p. 381-402.
- Dodds W.K. 2002. *Freshwater Ecology. Concepts and Environmental Applications*. Academic Press. San Diego California, USA. 553 pp.

- Downes, B.J.; P.S. Lake; E.S.G. Schreiber; A. Glaister. 1998. Habitat structure and regulation of local species diversity in a stony upland stream. *Ecol. Monogr.* 68:237-257.
- Duff J.H.; F.J. Triska. 1990. Denitrification in sediments from the hyporheic zone adjacent to small forested stream. *Canadian journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47:1140-1147.
- Elwood, J.W.; J.D. Newbold; A.F. Trimble; R.W. Stark. 1981. The limiting role of phosphorus in a woodland stream ecosystem: effects on P enrichment on leaf decomposition and primary producers. *Ecology*, 62: 146-158.
- Findlay S. 1995. Importance of surface-subsurface exchange in stream ecosystems : the hiporheic zone. *Limnol. Oceanogr.* 40: 159.164.
- Fisher S.G. ;N.B. Grimm. 1988. Disturbance as a determinant of structure in a Sonora Desert stream ecosystem. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23:1 183-1189
- Fisher, S.G.; N.B. Grimm; E. Martí; R., Gómez. 1998. Hierarchy, Spatial Configuration, and Nutrient Cycling in streams. *Australian Journal of Ecology*, 23: 41-52.
- Fisher, S.G.; N.B. Grimm; E. Martí; R.M. Holmes; J.B. Jones. 1998. Material spiraling in stream corridors: a telescoping ecosystem model. *Ecosystems* 1: 19-34.
- Ford T.E.; R.J. Naiman. 1989. Groundwater-surface water relationships in boreal forest watersheds: dissolves organic carbon and inorganic nutrient dynamics. *Canadian journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46:41-49.
- Gómez, R., M.R., Vidal-Abarca; M.L., Suárez; S.G. Fisher. 1995. The spatial and temporal scale problem in arid zones wetlands management. In: *Bases ecológicas para la restauración de humedales en la Cuenca Mediterránea*. La Rábida (Huelva).
- Grimm N.B. 1988. Feeding dynamics, nitrogen budget and ecosystem and ecosystem role of a desert stream omnivore, *Agosia chrysigaster* (Pisces, Cyprinidae). *Environ. Biol. Fish.* 21: 143-152.
- Grimm N.B.; S.G. Fisher. 1984. Exchange between interstitial and surface water: implications for stream metabolism and nutrient cycling. *Hydrobiologia* 111: 219-228
- Grimm N.B.; S.G. Fisher. 1986. Nitrogen limitation in a Sonoran desert stream. *Journal of the North American Benthological Society* 5:2-15.
- Grimm N.B. S.G. Fisher. 1989. Stability of periphyton and macroinvertebrates to disturbance by floods in a desert stream. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 293-304.

- Grimm N.B.; H.M. Valett; E.H. Stanley; S.G. Fisher. 1991. Contribution of the hyporheic zone to stability of an arid-land stream. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24:1595-1599.
- Hall R.O.; E.S. Bernhardt; G.E. Likens. 2002. Relating nutrient uptake with transient storage in forested mountain streams. *Limnology and Oceanography* 47: 255-265.
- Hendricks S.P.; D.S. White. 1991. Physicochemical patterns within a hyporheic zone of a northern Michigan river, with comments on surface water patterns. *Can J. Fish Aquat Sci*, 48: 1645-54.
- Hill A.R. 1996. Nitrate removal in stream riparian zones. *J. Environ. Qual* 25:743-755.
- Hill A.R. 2000. Stream chemistry and riparian zones. In: Jones J.B., Jr.; P.J. Mulholland (eds.). *Streams and Groundwaters*. Academic press, San Diego, CA.
- Howard-Williams, C. 1985. Cycling and retention of nitrogen and phosphorus in wetlands: a theoretical and applied perspective. *Fresh. Biol.*, 15: 391-431.
- Holmes R.M.; S.G. Fisher; N.B. Grimm. 1994 a. Nitrogen dynamics along parafluvial flowpaths: importance to the stream ecosystem. In: Stanford J.A.; H.M. Valett (eds.), 47-47 pp. *Proceedings of the second international conference on groundwater ecology*. American Water Research Association, Bethesda, Maryland.
- Holmes R.M.; S.G. Fisher; N.B. Grimm. 1994 b. Parafluvial nitrogen dynamics in a desert stream ecosystem. *Journal of the North American Benthological Society*, 13:468-478.
- Hynes H.B.N. 1983. Groundwater and stream ecology. *Hydrobiologia* 100: 93-99.
- Johnson B.L.; W.B. Richardson; T.J. Naimo. 1995. Past present and future concepts in large River Ecology. *BioScience* 45(3):134-141
- Jones J.B., Jr.; B. Holmes. 1996. Surface-subsurface interactions in stream ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 11:239-242.
- Jones J.B.; S.G. Fisher; N.B. Grimm. 1995 a. Nitrification hyporheic zone of a desert stream ecosystem. *Journal of the North American Benthological Society*, 14:249-258.
- Jones J.B.; S.G. Fisher; N.B. Grimm. 1995 b. Vertical hydrological exchange and ecosystem metabolism in a Sonoran Desert stream. *Ecology* 76: 942-952.
- Junk W.G.; P.B. Bayley; R.E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river floodplain systems. In: D.P. Dodge (ed.) *Proceedings of the International Large River Symposium (LARS)*: 110-127 Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 106.

Kalff, J., 2002. *Limnology*. Prentice Hall. New Jersey (USA).592 pp.

Kemp M.J.; W.K. Dodds. 2001. Spatial and temporal pattern of nitrogen concentrations in pristine and agriculturally-influenced prairie streams. *Biogeochemistry* 53:125-141.

Lake P.S.; L.A. Barmura; A.J. Boulton; I.C. Campbell;R.M. St. Clair. 1986. Australian streams and Northern Hemisphere stream ecology: Comparisons and problems. *Proc. Ecol. Soc. Aust.* 14:61-82

Likens G.E.; F.H. Bormann, 1985. An ecosystem approach. In: *An ecosystem approach to aquatic ecology* (G.E. Likens, ed.):1-8. Springer. New York.

Maltchik L. ; S. Mollá; C. Casado; C. Montes. 1994. Measurement of nutrient spiralling in a Mediterranean stream: Comparison of two extreme hydrological periods. *Arch. Hydrobiol.* 130(2):215-227.

Martí E.; N.B. Grimm; S.G. Fisher. 1997. Pre-and post-flood nutrient retention efficiency in a desert stream ecosystem. *Journal of the North American Benthological Society* 16:805-819.

Martí E.; N.B. Grimm; S.G. Fisher. 1998. Pre and postflood retention efficiency of nitrogen in a Sonoran Desert Stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 16: 805-819.

Martí E.; F. Sabater. 1996. High variability in temporal and spatial nutrient retention in mediterranean streams. *Ecology*: 77(3): 854-869.

Martí E.; S.G. Fisher; J.D. Schade; N.B. Grimm. 2000. Effect of flood frequency on hydrological and chemical linkages between streams and their riparian zones: an intermediate disturbances model.

Mihuc T.B. ; J.W. Feminella. 2001. Understanding large-river systems. *J.N. Am. Benthol. Soc.* 20(2):223-224.

Mollá, S. 1994. Dinámica de la materia orgánica y metabolismo en un arroyo temporal del sur de España . Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.

Mulholland P.J.; J.W. Elwood; J.D.Newbold; L.A. Ferren; J.R. Webster. 1985. Phosphorus spiralling in a woodland stream: seasonal variations. *Ecology* 66: 1012-1023.

Mulholland P.J.; A.D. Steinman; E.R. Marzolf; D.R. Hart; D.L. DeAngelis. 1994. Effect of peryphyton biomass on hydraulic characteristics and nutrient cycling in streams. *Oecología*, 98:40-47.

Mulholland P.J.; E.R. Marzolf; J.R. Webster; D.R. Hart; S.P. Hendricks. 1997. Evidence that hyporheic zones increase heterotrophic metabolism and phosphorus uptake in forest streams. *Limnology and Oceanography*, 42: 443-451.

Mulholland P.J.; J.L. Tank; J.R. Webster; W.B. Bowden; W.K. Dodds; S.V. Gregory; N.B. Grimm; S.K. Hamilton, et al., 2002. Can uptake length in streams be determined by nutrient addition experiments?. Results from an interbiome comparison study. *Journal of the North American Benthological Society*, 21(4): 544-560.

Naiman, R.J. ; J.M. Melillo ; J.E. Hobbie. 1986. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*). *Ecology*, 67:1254-1269.

Naiman R.J.; M.M. Holland; H. Décamps; P.G. Risser. 1988. A new UNESCO programme: research and management of land/inland water ecotone. *A New look at Ecotones*. Special Issue of Biology International. 17:107-136

Newbold, J.D.; J.W. Elwood; R.V. O'Neill; W. Vamn Winkle. 1981. Measuring nutrient spiralling in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 860-863.

Palmer M; A.P. Covich; B.J. Finlay; J. Gibert; K.D. Hyde; R.K. Johnson; T. Kairesalo; S. Lake, et al., 1997. Biodiversity and ecosystem processes in freshwater sediments. *Ambio* 26(8):571-577.

Palmer M. 1992. Incorporating lotic meiofauna into our understanding of faunal transport processes. *Limnol. Oceanogr.* 37:329-341.

Pepin D.M; F.R. Hauer. 2002. Benthic responses to groundwater-surface exchange in two alluvial rivers in northwestern Montana. *Journal of the North American Benthological Society* 21(3): 370-383.

Peterjohn W.T.; D.L. Correll. 1984. Nutrient Dynamics in an agricultural watershed: observations on the role of a riparian forest. *Ecology* 65(5): 1466-1475.

Pickett S.T.A.; P.S. White. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. San Diego, California, USA.

Peterson, B.J.; W.H. Wollheim; P.J. Mulholland; J.R. Webster; J.L. Meyer; J.L. Tank; E. Martí; W.B. Bowden; H.M. Valett; A.E. Hershey; W.H. McDowell; W.K. Dodds; S.K. Hamilton; S. Gregory y D.J. Morrall. 2001. Control of nitrogen export from watersheds by headwater streams. *Science* 292:86-90.

Pickett S.T.A.; P.S. White. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamic*. Academic Press, San Diego, California, USA

Pinay, G.; H. Decamps. 1988. The role of riparian woods in regulating nitrogen fluxes between the alluvial aquifer and surface water: a conceptual model. *Regulated rivers: Research and Management*, 2: 507-516.

Pinay, G.; H. Decamps; E. Chauvet; E. Fustec. 1990. Functions of ecotones in fluvial systems. In Naiman R.J.; Décamps H. (eds.): 141-170 pp: *Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones*. Man and the Biosphere Series. Unesco Paris y Parthenon Publishing, Carnforth.

Pinay, G., Roques, L. y Fabre, A. 1993. Spatial and temporal patterns of denitrification in riparian forest. *Journal of Applied Ecology*, 30: 581-591.

Pinay, G.; N.E. Haycock; C. Ruffinoni; R.M. Holmes. 1994. The role of denitrification in nitrogen retention in river corridors. In: Mitch W.J. (ed.):107-116. *Global Wetlands:Old World and New*. Elsevier, Amsterdam.

Pinay, G.; T. O'keefe; R. Edwards; R.J. Naiman. 2003. Potential denitrification activity in the landscape of a western Alaska drainage basin. *Ecosystems* 6:336-343.

Prat N. 1991. Present trends in river studies. In: Homage to Ramon Margalef; or Why there is such pleasure in studying nature (J.D. Ros y N. Prat, eds.) *Oecología Aquatica*, 10:1-12.

Pringle, C.M.; R.J. Naiman; G. Bretschko; J.R. Karr; M.W. Oowood; J.R. Webster; R.L. Welcomme; M.J. Winterbourn. 1988. Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. *Journal of the North American Benthological Society* 7:503-524.

Rosemond, A.D.; P.J. Mulholland; J.W. Elwood. 1993. Top-down and bottom-up control of stream periphyton: effects of nutrient and herbivores. *Ecology*, 74: 1264-1280.

Runkel R.L.2002. A new metric of describing transient storage in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 21: 529-543.

Sabater F.; A. Butturini; E. Martí; I. Muñoz; A. Romani; J. Wray; S. Sabater. 2000. Effects of riparian vegetation removal on nutrient retention in a Mediterranean stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 19(4):609-620

Sabater, S.; A. Butturini; J.C. Clement; T. Burt; D. Dowrick; M. hefting; V. Maitre; G.Pinay; C. Postolache; M. Rzepecki; F. Sabater. 2003. Nitrogen removal by riparian buffers along a European climatic gradient: pattern and factors of variation. *Ecosystems* 6: 20-30.

Sanzone D.M.; J.L: Meyer; E. Martí; E.P. Gardiner; J.L. Tank; N.B. Grimm. 2003. Carbon and nitrogen transfer from a desert stream to riparian predators. *Oecologia*, 134: 238-250.

Schade, J.D.; S.G. Fisher; N.B: Grimm; J.A. Seddon. 2001. The influence of a riparian shrub on nitrogen cycling in a Sonoran desert stream. *Ecology*, 82(12):3363-3376.

Schade, J.D.; E. Martí J.R. Welter; S.G. Fisher, N.B. Grimm. 2002. Sources of nitrogen to the riparian zone of a desert stream: implications for riparian vegetation and nitrogen retention. *Ecosystems*, 5: 68-79

Smith R.E.W.; R.G. Pearson. 1987. The macroinvertebrate communities of temporary pools in an intermittent stream in tropical Queensland. *Hydrobiologia* 150: 45-61.

Standford J.A.; J.V. Ward. 1993. An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor. *Journal of the North American Benthological Society* 12:48-60.

Stanley E.H.; A.J. Boulton. 1995. Hyporheic processes during flooding and drying in a Sonoran Desert stream. I. Hydrologic and chemical dynamics. *Arch. Hydrobiol* 134(1):1-26.

Stanley, V.G.; F.J. Swanson; W.A. Mackee; K.W. Cummins. 1991. An ecosystem Perspective of Riparian Zones. Focus on links between land and water. *BioScience* 41(8): 540-551.

Stanley, E.H.; S.G. Fisher; N.B. Grimm. 1997. Ecosystem expansion and contraction in streams. *BioScience* 47(7):427-435.

Stream Solute Workshop. 1990. Concepts and methods for assessing solute dynamics in stream ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 9:95-119.

Suberkropp, K.; E. Chauvet. 1995. Regulation of leaf breakdown by fungi in streams: influences of water chemistry. *Ecology*, 76: 1433-1445.

Swanson F.J.; S.V. Gregory; J.R. Sedell; C. Campbell. 1982. Land-water interactions: the riparian zone. In: Edmonds R.L. (ed.): 267-291pp *Analysis of Coniferous Forest Ecosystem in the Western United States*. Hutchinson Ross, Stroudsburg.

Thomas S.A.; H.M. Valett; J.R. Webster; P.J. Mulholland. 2003. A regression approach to estimating reactive solute uptake in advective and transient storage zones of streams ecosystems. *Advances in Water Research* 26:965-976.

Townsend C.R. 1989. The patch dynamic concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 8:36-50.

Triska, F.J.; ., Duff, J.H. y Avanzino, R.J. 1993 a. Patterns of hydrological exchange and nutrient transformation in the hyporheic zone of a gravel bottom stream: examining terrestrial-aquatic linkages. *Freshwater Biology* 29:259-274.

Triska, F.J., Duff, J.H. y Avanzino, R.J. 1993 b. The role of water exchange between a stream channel and its hyporheic zone in nitrogen cycling at the terrestrial-aquatic interface. *Hydrobiologia*, 251: 167-184.

Valett, H.M; S.G. Fisher; E.H. Stanley. 1990. Physical and chemical characteristics of the hyporheic zone of a Sonoran desert stream. *Journal of the North American Benthological Society* 9: 201-215.

Valett, H.M; S.G. Fisher; N.B. Grimm; P. Camill. 1994. Vertical hydrologic exchange and ecological stability of a desert stream ecosystem. *Ecology* 75(2):548-560.

Valett, H.M.; Morrice, J.A.; C.N. Dahm; M.E. Campana. 1996. Parent lithology, groundwater-surface water exchange and nitrate retention in headwater streams. *Limnol Oceanogr*, 41: 333-45.

Vannote R.L., G.W. Minshall, K.W. Cummins, J.R. Sedell y C.E. Cushing. 1980. The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 130-137.

Vaux W.G. 1962. *Interchange of Stream and Intergravel Water in a Salmon Spawning Riffle*. United States Fish and Wildlife Service. Special Scientific Report-Fisheries 405. Washington, DC.

Vervier, P., Gibert, J., Marmonier, P., Dole-Olivier, M.J. 1992. A perspective on the permeability of the surface freshwater-groundwater ecotone. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 11(1): 93-102.

Vervier, P., R.J. Naiman. 1992. Spatial and temporal fluctuations of dissolved organic carbon in subsurface flow of the Stillaguamish (Washington, USA). *Arch. Fur. Hydrobiologie* 123:401-412.

Vervier, P; M. Dobson; J. Pinay. 1993. Role of interactions zones between surface and groundwaters in DOC transport and processing: consideration for river restoration. *Freshwater Biology* 29:275-284.

Wallis P.M.; H.B.N. Hynes; S.A. Telang. 1981. The importance of groundwater in the transportation of alloctonous dissolved organic matter to the streams draining a small mountain basin. *Hydrobiologia* 79:77-90.

Ward J.V.; J.A. Stanford. 1983. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In: Fontaine; S.M. Bartell (eds.): 29-42 pp *Dynamics of Lotic Ecosystems*.T.D.. Ann Arbor Science, Ann Arbor, M.I.

Webster, J.R. ; B.C. Patten. 1979. Effects of watershed perturbation on stream potassium and calcium dynamics. *Ecological Monographs* 49: 51-72.

Webster J.R.; J.L. Tank; J.B. Wallace; J.L. Meyer; S.L. Eggert; T.P. Ehrman; B.R. Ward; B.L. Bennett, et al. 2000. Effects of litter exclusion and wood removal on phosphorus and nitrogen retention in a forest stream. *Verh. Intern. Ver. Limnol.* 27: 1337-1340.

Winterbourn, M.J.; Rounick, J.S. ; B. Cowie. 1981. Are New Zealand ecosystems really different?. *N.Z.J. Mar. Freshwat. Res.* 15:321-328.

Wood D.J.; S.G. Fisher; N.B. Grimm. 1992. Pools in desert streams: limnology and response to disturbance. *Journal of Arizona-Nevada Academy Science* 2: 171-179.

Wright K.K; J.L. Li. 2002. From continua to patches: examining stream community structure over large environmental gradients. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59:1404-1417.