

# Descomposición de la hojarasca en ríos intermitentes: una visión general

Meritxell Abril<sup>1,\*</sup> , Isabel Muñoz<sup>2</sup> , Margarita Menéndez<sup>2</sup> 

- (1) Centre Tecnològic BETA, Universitat de Vic-Universitat Central de Catalunya, Carretera de Roda, 70, E-08500 Vic, Barcelona, España.  
(2) Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Av. Diagonal, 643, E-08028, Barcelona, Spain.

Autora de correspondencia\*: M. Abril [[meritxell.abril@uvic.cat](mailto:meritxell.abril@uvic.cat)]

> Recibido el 25 de noviembre de 2023 - Aceptado el 18 de marzo de 2024

**Cómo citar:** Abril, M., Muñoz, I., Menéndez, M. 2014. Descomposición de la hojarasca en ríos intermitentes: una visión general. *Ecosistemas* 33(1): 2684. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2684>

## Descomposición de la hojarasca en ríos intermitentes: una visión general

**Resumen:** La descomposición de la hojarasca es un proceso ecosistémico clave aún poco explorado en ríos intermitentes. Durante la fase seca, la hojarasca experimenta diversos modos de procesamiento, ya sea acuático, terrestre o combinado, generando un proceso heterogéneo. En pozas aisladas, las condiciones adversas y la falta de corriente limitan la actividad de hongos acuáticos y fragmentadores, reduciendo la descomposición. En sedimentos emergidos, la sequía prolongada también disminuye la actividad de descomponedores, afectando a la vez su composición. Los fragmentadores acuáticos declinan con la desaparición del agua, mientras los invertebrados terrestres contribuyen limitadamente al procesado de la hojarasca. En estas condiciones de sequía, la descomposición microbiana también se reduce, pero en menor medida, destacando la prevalencia de hongos acuáticos resistentes a la desecación. Durante la fase seca, los procesos abióticos como la temperatura, radiación solar y precipitación aumentan su contribución en la descomposición. En todo caso, la duración de la sequía y las condiciones locales son factores claves que modulan la reducción de la descomposición durante la fase seca. En la posterior fase húmeda, la descomposición también es más lenta que en ríos permanentes, atribuible a cambios durante la sequía en la calidad de la hojarasca y en las comunidades de descomponedores. Es necesario entender la dinámica de la materia orgánica en los ríos intermitentes, y en especial, los procesos que ocurren durante la fase seca en toda su complejidad, para comprender el destino de la materia orgánica terrestre en las redes fluviales.

**Palabras clave:** descomponedores; intermitencia; heterogeneidad; materia orgánica; ríos temporales

## Leaf litter decomposition in intermittent streams: An Overview

**Abstract:** Litter decomposition is a key ecosystem process that has been relatively little studied in intermittent rivers. During the dry phase, leaf litter undergoes various modes of processing, whether aquatic, terrestrial, or a combination, resulting in a heterogeneous decomposition process. In isolated pools, adverse conditions and lack of flow limit the activity of aquatic fungi and shredders, reducing decomposition. In exposed sediments, prolonged drought reduces the activity of decomposers, also impacting their community composition. Aquatic shredders decline with water disappearance, while terrestrial invertebrates contribute limitedly to the decomposition process. Microbial decomposition is also reduced, albeit to a lesser extent, emphasizing the prevalence of drought-resistant aquatic fungi. During drought, abiotic processes such as air temperature, solar radiation, and precipitation increase their contribution to decomposition. Overall, the duration of drought and local conditions modulate the reduction in decomposition during the dry phase. Upon the return of flow, decomposition is slower than in permanent rivers, attributed to changes in leaf litter quality and decomposer communities during the dry phase. Understanding the dynamics of organic matter in intermittent rivers, especially during the dry phase and considering all its complexity, is essential to understand the fate of terrestrial organic matter in river networks.

**Keywords:** decomposers; intermittency; heterogeneity; organic matter; temporary streams

## Introducción

Los ríos de cabecera representan más del 85% de la longitud total de la red fluvial (Wipfli et al. 2007; Beaufort et al. 2018). Estos sistemas están estrechamente vinculados al ecosistema terrestre adyacente, del que reciben grandes aportes de materia orgánica. Especialmente en regiones de clima templado, la mayor parte de estos ríos discurren bajo una densa vegetación de ribera, que limita la entrada de luz al cauce y dificulta el desarrollo de los productores primarios (Vannote et al. 1980; Webster y Meyer 1997). Como resultado, la producción secundaria en estos sistemas depende principalmente de la entrada de esta materia orgánica alóctona, principalmente en forma de hojarasca (Pozo et al. 1997; Abelho 2001). Estos aportes son incorporados a la red trófica mediante su descomposición (Wallace et al. 1997), un proceso clave para el funcionamiento del ecosistema fluvial, y fundamental en los ciclos del carbono y nutrientes a escala de cuenca (Marks 2019; Swan et al. 2021), con implicaciones significativas descritas también a nivel global (Battin et al. 2009; Hotchkiss et al. 2015).

Los ríos de cabecera son naturalmente propensos a la intermitencia de caudal (Beaufort et al. 2018), por lo que es frecuente que experimentan una fase seca de duración temporal y extensión espacial variable a lo largo de su curso. Esta variabilidad extrema en el flujo genera cambios drásticos en las condiciones ambientales a lo largo del río que implican, a la vez, fluctuaciones en el procesamiento de la materia orgánica (del Campo et al. 2021). Aunque se estima que más del 50% de la red fluvial mundial deja de fluir en algún momento (Messenger et al. 2021), la mayor parte del conocimiento actual sobre la ecología de los ríos procede de ríos permanentes (Leigh et al. 2016; Doretto et al. 2020), por lo que funciones ecológicas tan relevantes como el procesamiento de la materia orgánica han sido poco estudiados en ríos intermitentes. Por ejemplo, el *River Continuum Concept* (RCC; Vannote et al. 1980) se basa en el transporte y procesado continuo de materia orgánica desde la cabecera a la desembocadura del río a través de un flujo permanente de agua. En cambio, en los ríos intermitentes, el transporte y procesado de materia orgánica se ralentiza en los tramos secos y se reactiva cuando vuelve el flujo, por lo que, en vez de sistemas continuos, son frecuentemente considerados reactores biogeoquímicos puntuales (Larned et al. 2010; von Schiller et al. 2017; Catalan et al. 2023).

Debido a la abundancia de los ríos intermitentes, su relevancia ecológica y su previsible aumento como consecuencia del efecto del cambio global (Asadieh y Krakauer 2017; Datry et al. 2017), el conocimiento sobre el funcionamiento de los ríos intermitentes ha aumentado considerablemente en los últimos años, al igual que la necesidad de adaptar conceptos clásicos como el RCC a sus peculiaridades. En este sentido, el número de estudios ecológicos sobre los efectos de la sequía en la descomposición de la hojarasca ha crecido exponencialmente en los últimos años (Ferreira et al. 2023). Aumentar nuestro conocimiento de los mecanismos que impulsan el transporte y procesamiento de la materia orgánica en estos sistemas es una prioridad clave para entender mejor el ciclo de carbono y nutrientes en los ecosistemas fluviales y sus implicaciones a escala global.

## ¿Cuáles son los factores que influyen en la descomposición de la hojarasca durante la fase seca?

En los ríos intermitentes, considerados reactores biogeoquímicos puntuales, la materia orgánica es acumulada, transportada o procesada a lo largo del río en respuesta a las fluctuaciones del caudal, entendiendo que su transporte y procesado se interrumpe en los tramos secos y se reactiva cuando vuelve el flujo (Larned et al. 2010). Sin embargo, más que una interrupción, actualmente ya existe amplia evidencia científica de que varios factores siguen actuando sobre la materia orgánica durante la fase seca, siendo además determinantes para su procesado cuando regresa el flujo. Estas evidencias se detallan a lo largo de este apartado.

Durante la fase seca, el flujo superficial del río disminuye gradualmente hasta su fragmentación, interrumpiendo superficialmente la conectividad hidrológica del río (Fig. 1). La fragmentación del flujo puede dar lugar a la aparición de pozas aisladas, antes de que el agua superficial desaparezca por completo y los sedimentos emergidos dominen el lecho del río (Bernal et al. 2013). La transición gradual de condiciones acuáticas a terrestres define un ecotono temporal (Larned et al. 2007; Steward et al. 2012) aún poco explorado, formado por un mosaico de hábitats acuáticos y terrestres que incluye pozas aisladas de diferentes tamaños y sedimentos emergidos en el lecho del río con diferentes niveles de humedad (Fig. 1). A través de este mosaico, la materia orgánica terrestre acumulada en el lecho del río es sometida a modos de procesamiento típicamente acuáticos, terrestres o incluso combinaciones de ambos (Larned et al. 2010), por lo que la fase seca engloba un proceso de descomposición muy heterogéneo (Abril et al. 2016). En general, la descomposición de la hojarasca se reduce durante la fase seca en ríos intermitentes (Ferreira et al. 2023). Sin embargo, la duración de la sequía y los diversos factores ambientales a escala local que afectan la hojarasca durante esta fase parecen ser determinantes para su descomposición y posterior aprovechamiento.

### Descomposición de la hojarasca en las pozas aisladas

Durante la fase seca, la hojarasca puede acumularse en pozas aisladas (Acuña et al. 2005; Fig. 1). En estas pozas, desconectadas además del aporte de agua subterránea, la evaporación del agua y la acumulación de hojarasca pueden aumentar la concentración de nutrientes, provocando una disminución gradual de los niveles de oxígeno disuelto y del pH, además de un aumento de la temperatura y la conductividad eléctrica (von Schiller et al. 2011, 2017; Bonada et al. 2020). Aunque inmediatamente después de su formación, estas pozas pueden actuar como refugio de organismos descomponedores y mantener tasas de descomposición elevadas (Abril et al. 2016; Bogan et al. 2019), a largo plazo la predominancia de estas condiciones limita la actividad de los principales descomponedores, hongos hifomicetos (Schlief y Mutz 2007; Medeiros et al. 2009; Canhoto et al. 2013) y fragmentadores (Schlief y Mutz 2009; Stubbington et al. 2017). La actividad de estos organismos también puede verse afectada por la acumulación de lixiviados procedentes de la hojarasca que se deposita en las pozas (Schlief y Mutz 2007; Canhoto et al. 2013), y por la ausencia de corriente, que limita la reproducción y el desarrollo de los hifomicetos acuáticos, al impedir la liberación de nuevos conidios (Ferreira y Graça 2006). Además, se reduce o elimina el efecto de la abrasión física, un factor abiótico importante para la descomposición de la hojarasca en condiciones acuáticas (Gessner et al. 1999). Las características fisicoquímicas del agua en las pozas aisladas tienden a empeorar a lo largo del tiempo de desconexión (Bonada et al. 2020), por lo que la duración de la fase seca es un factor determinante en la descomposición de la hojarasca en estos hábitats. En este sentido, aunque es un ámbito aún poco explorado, algunos autores han señalado la importancia del flujo hiporreico, que puede mantener la conexión hidrológica entre las pozas y, por lo tanto, preservar condiciones ambientales favorables en ellas (Bonada et al. 2020) que pueden permitir la descomposición de la hojarasca incluso en ausencia de flujo.



**Figura 1.** Fase de fragmentación en ríos intermitentes. Durante la fase seca, el flujo superficial del río disminuye gradualmente (A) hasta fragmentarse, interrumpiendo la conectividad hidrológica y formando pozas aisladas (B, C), antes de que los sedimentos emergidos dominen el lecho del río (D). (Río Fluvià, Cataluña, España. Fotos de los autores).

**Figure 1.** Fragmentation phase in intermittent rivers. During the dry phase, the river's surface flow gradually decreases (A) until it fragments, interrupting hydrological connectivity and forming isolated pools (B, C), before emerged sediments dominate the riverbed (D). (Fluvià river, Catalonia, Spain. Photos by the Authors).

### Descomposición de la hojarasca en los sedimentos emergidos

Además de las pozas aisladas, durante la fragmentación del flujo superficial, el sedimento del lecho del río emerge cómo un hábitat destacado en ríos intermitentes, que puede convertirse en dominante durante la fase seca (Abril et al. 2016). La descomposición de la hojarasca se reduce considerablemente en condiciones prolongadas de sequía (Ferreira et al. 2023), debido principalmente a cambios en la composición de la comunidad de organismos descomponedores y a una menor actividad de estos (Corti et al. 2011; Datry 2012; Foulquier et al. 2015; Duarte et al. 2017; Mora-Gómez et al. 2018).

Por su parte, la contribución de los macroinvertebrados a la descomposición de hojarasca en sedimentos emergidos parece ser muy limitada (Fig. 2). Los fragmentadores acuáticos (algunos ejemplos incluyen tricópteros, dípteros, plecópteros y anfípodos) sufren un marcado declive con la desaparición del agua (Corti et al. 2011; Datry et al. 2011; Schlieff y Mutz 2011; Martínez et al. 2015; Abril et al. 2016; Monroy et al. 2016), mientras aquellos que sobreviven sufren una inhibición de su actividad durante la emersión (Leberfinger et al. 2010). Por el contrario, las condiciones de sequía permiten la colonización por invertebrados terrestres (Corti et al. 2013, Corti y Datry 2016, Sánchez-Montoya et al. 2016; Crabot et al. 2021) que pueden participar también en la descomposición de la hojarasca acumulada durante la fase seca. Sin embargo, los invertebrados terrestres no sustituyen en la misma medida a los acuáticos, y son principalmente depredadores y no detritívoros (Maamri et al. 1997), por lo que su contribución al proceso de descomposición es mucho más limitada que en condiciones acuáticas.

Las condiciones de sequía también reducen significativamente la descomposición microbiana de la hojarasca (Fig. 2), aunque en menor medida que la descomposición total, es decir, aquella dónde también intervienen los macroinvertebrados (Ferreira et al. 2023). La sequía reduce la humedad del sedimento y, por lo tanto, el potencial hídrico, limitando la difusión de nutrientes y aumentando el estrés osmótico en los microorganismos, lo que reduce su actividad y producción de biomasa (Boulton 1991; Schimel et al. 2007; Manzoni et al. 2012). La sequía, y especialmente su duración, también determinan la composición de la comunidad microbiana (Duarte et al. 2017; Mora-Gómez et al. 2018). Aunque no existen muchos indicios sobre lo que ocurre a la comunidad bacteriana, diversos trabajos han analizado los efectos de la sequía sobre la comunidad de hifomicetos acuáticos. Arias-Real et al. (2022) encontraron, por ejemplo, que con la sequía se llevaba a cabo una selección de las especies más resistentes, mientras aquellas más sensibles a la desecación desaparecían. Estos cambios se producen especialmente al aumentar la intensidad de la fase seca, condición que también reduce la riqueza de especies de hongos acuáticos, un factor clave para amortiguar los efectos de la desecación en la descomposición de la hojarasca (Arias-Real et al. 2022, 2023; Simoes et al. 2021, 2022).

Así, aunque se considera que la sequía inhibe la descomposición microbiana de la hojarasca, la duración e intensidad de la fase seca, y especialmente los niveles de humedad en el sedimento emergido, parecen modular la actividad microbiana (Cortez 1998; Manzoni et al. 2012; Lee et al. 2014). Corti et al. (2011) y Foulquier et al. (2015) encontraron una relación negativa entre la tasa de descomposición de la hojarasca y la duración de la fase seca, presumiblemente relacionada con la reducción de la actividad microbiana a medida que se reducía la humedad del sedimento (Tzoraki et al. 2007; Amalfitano et al. 2008). En la misma línea, también se han observado tasas de descomposición relativamente altas en zonas del lecho del río que pueden mantener más humedad en el sedimento durante la fase seca, por ejemplo, zonas sombreadas cerca de la ribera o zonas subsuperficiales (Solagaistua et al. 2015; Burrows et al. 2017; Gionchetta et al. 2019; Arias-Real et al. 2020). Otros autores también indicaron que los hifomicetos acuáticos pueden persistir prácticamente inactivos en los sedimentos emergidos cuando

retienen algo de humedad, explicando así la rápida reanudación de la actividad microbiana detectada una vez que se recupera el caudal (Maamri et al. 2001; Bruder et al. 2011; Ghate y Sridhar 2015; Martínez et al. 2015; Romaní et al. 2017) o cuando la hojarasca es parcialmente rehidratada por la lluvia o el rocío (Langhans y Tockner 2006; Muñoz et al. 2018).

De este modo, la actividad microbiana parece estar estrechamente ligada a los niveles de humedad del sedimento, con períodos de sequía prolongados afectando más negativamente la descomposición que períodos frecuentes y de corta duración, entre los cuales el sedimento puede retener la humedad (Corti et al. 2011). Es necesario seguir investigando en este campo para dilucidar aspectos como la resistencia y adaptación de los descomponedores microbianos a la desecación (incluyendo también bacterias), la existencia de umbrales de humedad críticos para su actividad, los cambios en la composición y funcionalidad de su comunidad a lo largo de un gradiente de humedad, la relevancia de los eventos de precipitación o rocío para mantener su funcionalidad, o la importancia de la zona hiporreica como refugio de estos organismos y para la descomposición de la hojarasca. En este sentido, sería muy interesante explorar los vínculos que existen en este ecotono temporal entre las comunidades microbianas acuáticas y terrestres, además del papel de estas últimas en la descomposición de la materia orgánica en ríos intermitentes.

### La relevancia de los procesos abióticos para la descomposición durante la fase seca

En ríos intermitentes, durante la fase seca, aumenta la contribución relativa de los procesos abióticos en la descomposición de la hojarasca, en comparación con lo que ocurre en condiciones acuáticas (Austin y Vivanco 2006; Steward et al. 2012; Fig. 2). Aunque la ausencia de corriente limita el efecto de la abrasión física y reduce las tasas de lixiviación, la hojarasca acumulada en el lecho del río seco está expuesta de forma directa a otros factores abióticos, tales como, temperaturas más altas, la radiación solar o las precipitaciones. En ríos con escasa cobertura riparia, la radiación solar se ha descrito como el principal factor que afecta a la hojarasca y promueve su fotodegradación mediante reacciones de fotólisis (Austin y Vivanco 2006; Gallo et al. 2006; Almagro et al. 2015; Wang et al. 2015). Los eventos de precipitación también pueden contribuir a la pérdida de biomasa de la hojarasca al promover el lixiviado de los compuestos solubles presentes en esta (Langhans et al. 2008; Abril et al. 2016). Aunque la contribución de estos dos factores a la descomposición puede ser reducida, sí pueden promover alteraciones en la composición química de la hojarasca (ver abajo) determinantes para su aprovechamiento tras la vuelta del flujo (Dieter et al. 2011, 2013; Austin et al. 2016; Sanpera-Calbet et al. 2017; Mora-Gómez et al. 2020; del Campo et al. 2021).

## GRADO DE SEQUÍA



### CONTRIBUCIÓN RELATIVA A LA DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA

#### Factores Bióticos

Macroinvertebrados

Hongos (hifomicetos acuáticos)

Bacterias

#### Factores Abióticos

Fotodegradación, lixiviación

**Figura 2.** Contribución relativa de los diferentes factores bióticos (macroinvertebrados, hongos y bacterias) y abióticos (principalmente fotodegradación y lixiviación) que contribuyen a la descomposición de la hojarasca a lo largo de un gradiente de sequía en ríos intermitentes. Para cada factor, la intensidad en el color indica la contribución relativa a la descomposición.

**Figure 2.** Relative contribution of different biotic factors (Macroinvertebrates, Fungi, and Bacteria) and abiotic factors (primarily photodegradation and leaching) to leaf litter decomposition along a drought gradient in intermittent rivers. For each factor, colour intensity indicates the relative contribution to decomposition.

## ¿Cuáles son los factores que influyen la descomposición de la hojarasca durante la fase húmeda?

Cuando el flujo se recupera, las grandes cantidades de hojarasca que se han acumulado durante la fase seca en el lecho del río se movilizan rápidamente. Esta movilización va asociada a una importante y repentina liberación por lixiviación de materia orgánica disuelta y nutrientes a la columna de agua (Ylla et al. 2010; Vázquez et al. 2015; von Schiller et al. 2015; Shumilova et al. 2019), y a una rápida activación de las comunidades microbianas asociadas a la hojarasca (Datry et al. 2018). La combinación entre estos dos factores genera un pico desproporcionado de actividad metabólica en el río, que justifica la denominación del retorno del flujo en un río intermitente como un "momento biogeoquímico caliente" (McClain et al. 2003) y que se ha demostrado que influye de manera significativa a las emisiones fluviales de CO<sub>2</sub> a nivel global (Datry et al. 2018; von Schiller et al. 2019).

A pesar de este momento de gran actividad biológica, la descomposición de la hojarasca en los ríos intermitentes tiende a ser un proceso más lento que en ríos permanentes, también cuando vuelve el flujo (Herbst y Reice 1982; Tate y Gurtz 1986; Hill et al. 1988; Richardson et al. 1990; Maamri et al. 2001; Gruppuso et al. 2022). Esto se atribuye principalmente a la reducción en la eficiencia de procesamiento durante la fase seca, pero también a su efecto en la calidad de la hojarasca y al cambio en las comunidades de descomponedores propiciado por las condiciones de sequía, que persisten cuando vuelve el flujo. La persistencia de estos efectos en el proceso de descomposición cuando vuelve el flujo se ha descrito como "memoria de sequía", donde los diferentes procesos que afectan a la hojarasca durante la fase seca preconditionan su posterior aprovechamiento durante la fase húmeda (Datry et al. 2011). La magnitud de este efecto está estrechamente relacionada con las características e intensidad de la fase seca precedente, con una reducción más pronunciada de las tasas de descomposición al aumentar la duración y frecuencia de esta (Ferreira et al. 2023).

Los diferentes factores bióticos y abióticos implicados en el proceso descomposición durante la fase seca pueden afectar la calidad de la hojarasca y determinar su posterior disponibilidad y aprovechamiento, en un proceso conocido como "preacondicionamiento" (Dieter et al. 2011; Sanpera-Calbet et al. 2017; Mora-Gómez et al. 2020; del Campo et al. 2021). Por ejemplo, la exposición de la hojarasca a una intensa radiación solar puede aumentar su biodegradabilidad debido a la degradación de la lignina por fotodegradación (Austin et al. 2016, del Campo y Gómez 2016), mientras que la hojarasca en pozas aisladas puede reducir su biodegradabilidad como resultado de la lixiviación de compuestos lábiles y la acumulación de fenoles (Dieter et al. 2011 y 2013). La irradiación solar de las hojas durante la fase seca también promueve la lixiviación de materia orgánica disuelta y nutrientes cuando vuelve el flujo (Dieter et al. 2013; Abril et al. 2016). Sin embargo, a pesar de la relevancia de estas observaciones, los efectos del "preacondicionamiento" durante la fase seca sobre la descomposición de la hojarasca y sus consecuencias para el resto de la red trófica fluvial en ríos intermitentes permanecen en gran medida inexplorados.

En relación con las comunidades de descomponedores, varios autores han indicado una menor abundancia de macroinvertebrados fragmentadores en la fase húmeda de ríos intermitentes en comparación con ríos permanentes (Richardson 1990; Maamri et al. 1997; Muñoz 2003; Schlieff y Mutz 2011; Martínez et al. 2015; Monroy et al. 2016; Sabatino et al. 2021; Gruppuso et al. 2022). Por el contrario, los descomponedores microbianos parecen menos influenciados por el efecto de la sequía precedente cuando vuelve el flujo, lo que sugiere una mayor resistencia de esta comunidad a la desecación (Maamri et al. 2001; Datry et al. 2011). Sin embargo, el número de estudios que comparan la diversidad de comunidades de hongos y bacterias en ríos intermitentes y perennes es aún muy limitado (Febria et al. 2015; Romaní et al. 2017; Blackman et al. 2021; Arias Real et al. 2022), y se requiere de más investigación en este ámbito para entender la dinámica de las comunidades microbianas implicadas en la descomposición de la hojarasca en los ríos intermitentes, también cuando vuelve el flujo.

## Conclusiones: La heterogeneidad y discontinuidad en los ríos intermitentes como factor clave en el procesamiento de la hojarasca

En resumen, en los ríos intermitentes, la alternancia entre fases secas y húmedas dirige el procesamiento de la materia orgánica, en ciclos de acumulación, transporte y descomposición (Larned et al. 2010). Durante la fase seca, la hojarasca tiende a acumularse en el lecho del río, donde en general se ralentiza su descomposición. Por el contrario, la fase húmeda sostiene la descomposición activa de esta hojarasca. Entre estas dos fases, la reanudación del flujo transporta este material aguas abajo. Sin embargo, tal y como hemos comentado, tanto la intensidad de la fase seca como los diferentes factores que afectan a la hojarasca durante esta tienen un papel importante en el procesamiento de la materia orgánica en los ríos intermitentes, así como también, durante la posterior fase húmeda. Conocer las características de la fase seca en los ríos intermitentes es indispensable para comprender la dinámica de la materia orgánica en estos sistemas.

Las características de la fase seca dependen de las condiciones climáticas, como las precipitaciones, pero también de las condiciones locales (por ejemplo, la cobertura riparia, anchura y pendiente del cauce, nivel freático o permeabilidad del sustrato). Estos factores determinan la duración de la fase seca, la velocidad de secado y las características del mosaico de hábitats que se producen durante la fragmentación del flujo. En un mismo tramo, dependiendo de las condiciones locales, pueden ocurrir simultáneamente diferentes hábitats con diferente capacidad de procesar la materia orgánica, englobando un proceso de descomposición muy heterogéneo, con gran variabilidad espacial y temporal tanto de los factores que influyen en el procesado como de las tasas de descomposición de la hojarasca (Abril et al. 2016). Las características de este mosaico y su transformación a lo largo del secado del río determinarían el destino de la hojarasca durante la fase seca y su posterior aprovechamiento durante la fase húmeda.

La complejidad de los ríos intermitentes está lejos del gradiente ambiental continuo descrito en el RCC (Vanotte et al. 1980) y en el que se basa la mayor parte del conocimiento actual sobre el funcionamiento de los sistemas fluviales. Esta complejidad encaja mejor con modelos conceptuales que contemplan los sistemas fluviales como meta-ecosistemas (Datry et al. 2017) o

como una serie de parches discretos (Pringle et al. 1988; Poole 2002; Winemiller et al. 2010; Doretto et al. 2020), en lugar de gradientes continuos longitudinales. Esta perspectiva permite incluir la complejidad de la dinámica de la materia orgánica en ríos intermitentes. El mosaico de hábitats terrestres y acuáticos a diferentes escalas temporales y espaciales se puede entender cómo distintos parches con diferentes capacidades para retener, transportar o procesar la materia orgánica a lo largo de la red fluvial dependiendo de las condiciones ambientales locales. La capacidad del sistema fluvial de procesar esta materia orgánica resultará de la integración de los diferentes procesos que ocurren en estos parches y de las interacciones entre ellos en el tiempo y espacio. Por lo tanto, la correcta caracterización de este mosaico de parches podría ayudarnos a comprender el destino de la materia orgánica terrestre a lo largo de las redes fluviales (Stanley et al. 1997) y a estimar con más precisión su contribución a las emisiones de carbono globales. La aplicación de nuevas herramientas y técnicas que permitan caracterizar este mosaico, cómo por ejemplo las empleadas por la ecología del paisaje (Datry et al. 2016; Eros y Lowe 2019), conjuntamente con la realización de nuevos estudios sobre el funcionamiento del ecosistema considerando esta heterogeneidad, y el desarrollo de nuevos modelos que incluyan esta complejidad, nos ayudaría a alcanzar una visión más precisa de la estructura y funcionamiento de las redes fluviales, incluido su papel como transformadores de la materia orgánica terrestre y su contribución actual y futura al ciclo global del carbono.

Los ríos y arroyos intermitentes son un fenómeno común en todo el mundo, y en una proporción mayor a la estimada anteriormente (Messenger et al. 2021). Además, los efectos del cambio climático están causando una redistribución de las precipitaciones y una mayor frecuencia de fenómenos extremos como sequías e inundaciones (Asadieh y Krakauer 2017; IPCC 2023), alterando la hidrología de muchos sistemas fluviales y aumentando el número de ríos que experimentan una fase seca (Spinoni et al. 2020). Una mayor frecuencia de sequías e inundaciones tendrá implicaciones directas para la dinámica de la materia orgánica. A la luz de lo comentado anteriormente, fases secas prolongadas afectarán negativamente a los organismos descomponedores, tanto macroinvertebrados como microbianos, reduciendo la descomposición de la gran cantidad de hojarasca acumulada en el cauce del río debido al estrés hídrico de la vegetación riparia. Esta hojarasca, podría sufrir una rápida movilización durante eventos de crecidas repentinas, lo que supondría un importante aporte de materia orgánica y nutrientes para los organismos acuáticos. Sin embargo, la biodisponibilidad y utilización de estos recursos dependería de los procesos que afectan a la materia orgánica y a la comunidad de descomponedores durante la fase seca precedente, y también de la intensidad de la inundación (Grimm et al. 2013), lo que podría aumentar el riesgo de que estos recursos fueran arrastrados río abajo antes de ser procesados. Además, el aumento de la frecuencia de eventos extremos puede afectar también la sincronización entre los aportes de materia orgánica al río y los ciclos de vida de descomponedores condicionados por la disponibilidad de alimento, todo ello comprometiendo el funcionamiento del sistema y la biodiversidad. Así pues, es necesario entender la dinámica de la materia orgánica en los ríos intermitentes, y en especial, los procesos que ocurren durante la fase seca, para comprender el destino de la materia orgánica terrestre en las redes fluviales.

## Contribución de los autores

Meritxell Abril: Conceptualización, Metodología, Investigación, Redacción – borrador inicial, Redacción – revisión y edición. Isabel Muñoz y Margarita Menéndez: Conceptualización, Redacción – revisión y edición.

## Agradecimientos

Las autoras agradecen a las editoras del monográfico por la invitación a participar en esta edición de la revista y a los revisores anónimos por sus comentarios para mejorar la versión final del artículo.

## Referencias

- Abelho, M. 2001. From litterfall to breakdown in streams: a review. *The Scientific World Journal* 1: 656–80.
- Abril, M., Muñoz, I., Menéndez, M. 2016. Heterogeneity in leaf litter decomposition in a temporary Mediterranean stream during flow fragmentation. *Science of Total Environment* 553: 330–339.
- Acuña, V., Muñoz, I., Giorgi, A., Omella, M., Sabater, F., Sabater, S. 2005. Drought and postdrought recovery cycles in an intermittent Mediterranean stream: structural and functional aspects. *Journal of the North American Benthological Society* 24 (4): 919–933.
- Almagro, M., Maestre, F., Martínez-López, J., Valencia, E., Rey, A. 2015. Climate change may reduce litter decomposition while enhancing the contribution of photodegradation in dry perennial Mediterranean grasslands. *Soil Biology and Biogeochemistry* 90: 214–223.
- Amalfitano, S., Fazi, S., Zoppini, A., Caracciolo, A.B., Grenni P., Puddu, A. 2008. Responses of benthic bacteria to experimental drying in sediments from Mediterranean temporary rivers. *Microbial Ecology* 55: 270–279.
- Arias-Real, R., Muñoz, I., Gutiérrez-Cánovas, C., Granados, V., Lopez-Laseras, P., Menéndez, M. 2020. Subsurface zones in intermittent streams are hotspots of microbial decomposition during the non-flow period. *Science of the Total Environment* 703: 135485.
- Arias-Real, R., Gutiérrez-Cánovas, C., Muñoz, I., Pascoal, C., Menéndez, M. 2022. Fungal biodiversity mediates the effects of drying on freshwater ecosystem functioning. *Ecosystems* 25 (4): 780–794.
- Arias-Real, R., Menéndez, M., Muñoz, I., Pascoal, C. 2023. Drying shapes the ecological niche of aquatic fungi with implications on ecosystem functioning. *Science of the Total Environment* 859: 160374
- Asadieh, B., Krakauer, N.Y. 2017. Global change in streamflow extremes under climate change over the 21st century. *Hydrology and Earth System Sciences* 21 (11): 5863–5874.
- Austin, A.T., Vivanco, L. 2006. Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature* 442: 555–558.
- Austin, A.T., Méndez, M.S., Ballaré, C.L. 2016. Photodegradation alleviates the lignin bottleneck for carbon turnover in terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(16): 4392–4397.

- Battin, T.J., Luysaert S., Kaplan, L.A., Aufdenkampe, A.K., Richter, A., Tranvik, L.J. 2009. The boundless carbon cycle. *Nature Geoscience* 2: 598–600.
- Beaufort, A., Lamouroux, N., Pella, H., Datry, T., Sauquet, E. 2018. Extrapolating regional probability of drying of headwater streams using discrete observations and gauging networks. *Hydrology and Earth System Sciences* 22 (5): 3033-3051.
- Bernal, S., von Schiller, D., Sabater, F., Martí, E. 2013. Hydrological extremes modulate nutrient dynamics in Mediterranean climate streams across different spatial scales. *Hydrobiologia* 719: 31–42.
- Blackman, R.C., Altermatt, F., Foulquier, A., Lefebvre, T., Gauthier, M., Bouchez, A., Stubbington, R., et al. 2021. Unlocking our understanding of intermittent rivers and ephemeral streams with genomic tools. *Frontiers in Ecology and the Environment* 19(10): 574-583.
- Bogan, M.T., Leidy, R.A., Neuhaus, L., Hernandez, C.J., Carlson, S.M. 2019. Biodiversity value of remnant pools in an intermittent stream during the great California drought. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 29 (6): 976-989.
- Bonada, N., Cañedo-Argüelles, M., Gallart, F., von Schiller, D., Fortuño, P., Latron, J., Llorens, P., et al. 2020. Conservation and management of isolated pools in temporary rivers. *Water* 12 (10): 2870.
- Boulton, A.J. 1991. Eucalypt leaf decomposition in an intermittent stream in south-eastern Australia. *Hydrobiologia* 211: 123–136.
- Bruder, A., Chauvet, E., Gessner, M.O. 2011. Litter diversity, fungal decomposers and litter decomposition under simulated stream intermittency. *Functional Ecology* 25: 1269–1277.
- Burrows, R.M., Rutledge, H., Bond, N.R., Eberhard, S.M., Auhl, A., Andersen, M.S., Valdez, D.G., et al. 2017. High rates of organic carbon processing in the hyporheic zone of intermittent streams. *Scientific Reports* 7:13198.
- Canhoto, C., Calapez, R., Gonçalves, A.L., Moreira-Santos, M. 2013. Effects of Eucalyptus leachates and oxygen on leaf-litter processing by fungi and stream invertebrates. *Freshwater Science* 32 (2): 411-424.
- Catalan, N., Campo, R.D., Talluto, M., Mendoza-Lera, C., Grandi, G., Bernal, S., von Schiller, D., et al. 2023. Pulse, shunt and storage: Hydrological contraction shapes processing and export of particulate organic matter in river networks. *Ecosystems* 26(4): 873-892.
- Cortez, J. 1998. Field decomposition of leaf litters: relationships between decomposition rates and soil moisture, soil temperature and earthworm activity. *Soil Biology and Biogeochemistry* 30: 783–793.
- Corti, R., **Datry**, T. 2016. Terrestrial and aquatic invertebrates in the riverbed of an intermittent river: parallels and contrasts in community organisation. *Freshwater Biology* 61: 1308-1320.
- Corti, R., **Datry**, T., Drummond, L., Larned, S.T. 2011. Natural variation in immersion and emersion affects breakdown and invertebrate colonization of leaf litter in a temporary river. *Aquatic Sciences* 73(4): 537-550.
- Corti, R., Larned, S.T., Datry, T. 2013. A comparison of pitfall-trap and quadrat methods for sampling ground-dwelling invertebrates in dry riverbeds. *Hydrobiologia* 717: 13-26.
- Crabot, J., Mondy, C.P., Usseglio-Polatera, P., Fritz, K.M., Wood, P.J., Greenwood, M.J., Bogan, M.T., et al. 2021. A global perspective on the functional responses of stream communities to flow intermittence. *Ecography* 44(10): 1511-1523.
- Datry, T. 2012. Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a flow intermittence gradient: effects of duration of dry events. *Freshwater Biology* 57(3): 563-574.
- Datry, T., Corti, R., Claret, C., Philippe, M. 2011. Flow intermittence controls leaf litter breakdown in a French temporary alluvial river: the “drying memory”. *Aquatic Science* 73: 471–478
- Datry, T., Pella, H., Leigh, C., Bonada, N., Hugueny, B. 2016. A landscape approach to advance intermittent river ecology. *Freshwater Biology* 61: 1200–1213.
- Datry, T., Corti, R., Heino, J., Hugueny, B., Rolls, R.J., Ruhí, A. 2017. Habitat fragmentation and metapopulation, metacommunity, and metaecosystem dynamics in intermittent rivers and ephemeral streams. En: Datry, T., Bonada, N., Boulton, A. (eds.), *Intermittent rivers and ephemeral streams*, pp. 377–403. Academic Press, London, UK.
- Datry, T., Foulquier, A., Corti, R., Von Schiller, D., Tockner, K., Mendoza-Lera, C., Clément, J.C., et al. 2018. A global analysis of terrestrial plant litter dynamics in non-perennial waterways. *Nature Geoscience* 11 (7): 497-503.
- Del Campo, R., Gómez, R. 2016. Exposure of wood in floodplains affects its chemical quality and its subsequent breakdown in streams. *Science of the Total Environment* 543: 652-661.
- Del Campo, R., Foulquier, A., Singer, G., Datry, T. 2021. Plant litter decomposition in intermittent rivers and ephemeral streams. *The Ecology of Plant Litter Decomposition in Stream Ecosystems* 73-100.
- Dieter, D., von Schiller, D., Garcia-Roger, E., Sánchez-Montoya, M.M., Gómez R., Mora-Gómez J., Sangiorgio, F., et al. 2011. Preconditioning effects of intermittent stream flow on leaf litter decomposition. *Aquatic Science* 73: 599–609.
- Dieter, D., Frindte, K., Krüger, A., Wurzbacher, C. 2013. Preconditioning of leaves by solar radiation and anoxia affects microbial colonisation and rate of leaf mass loss in an intermittent stream. *Freshwater Biology* 58: 1918–1931.
- Doretto, A., Piano, E., Larson, C.E. 2020. The River Continuum Concept: lessons from the past and perspectives for the future. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 77(11): 1853-1864.
- Duarte, S., Mora-Gómez, J., Romani, A.M., Cássio, F., Pascoal, C. 2017. Responses of microbial decomposers to drought in streams may depend on the environmental context. *Environmental Microbiology Reports* 9: 756-765.
- Erős, T., Lowe, W.H. 2019. The landscape ecology of rivers: from patch-based to spatial network analyses. *Current Landscape Ecology Reports* 4: 103-112.
- Febria, C.M., Hosen, J.D., Crump, B.C., Palmer, M.A., Williams, D.D. 2015. Microbial responses to changes in flow status in temporary headwater streams: a cross-system comparison. *Frontiers in Microbiology* 6: 522.
- Ferreira, V., Graça, M. 2006. Do invertebrate activity and current velocity affect fungal assemblage structure in leaves? *International Review of Hydrobiology* 91: 1–14.
- Ferreira, V., Graça, M.A.S., Elozegi, A. 2023. A meta-analysis of drought effects on litter decomposition in streams. *Hydrobiologia* 850: 1715–1735.
- Foulquier, A., Artigas, J., Pesce, S., Datry, T. 2015. Drying responses of microbial litter decomposition and associated fungal and bacterial communities are not affected by emersion frequency. *Freshwater Science* 34: 1233–1244.
- Gallo, M.E., Sinsabaugh, R.L., Cabaniss, S.E. 2006. The role of ultraviolet radiation in litter decomposition in arid ecosystems. *Applied Soil Ecology* 34: 82–91.
- Gessner, M.O., Chauvet, E., Dobson, M. 1999. A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos* 85: 377–384.

- Ghate, S.D., Sridhar, K.R. 2015. Diversity of aquatic hyphomycetes in streambed sediments of temporary streamlets of Southwest India. *Fungal Ecology* 14: 53–61
- Gionchetta, G., Oliva, F., Menéndez, M., Lopez Laseras, P., Romani, A.M. 2019. Key role of streambed moisture and flash storms for microbial resistance and resilience to long-term drought. *Freshwater Biology* 64(2): 306–322.
- Grimm, N.B., Chapin, F.S., Bierwagen, B., Gonzalez, P., Groffman, Luo, Y., Melton, F., et al. 2013. The impacts of climate change on ecosystem structure and function. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11: 474–482
- Gruppuso, L., Doretto, A., Falasco E., Fenoglio, S., Freppaz, M., Benbow, M.E., Bona, F. 2022. Flow intermittency affects leaf decomposition and benthic consumer communities of alpine streams: A case study along the Po River. *Water* 14: 258
- Herbst, G., Reice, S.R. 1982. Comparative leaf litter decomposition in temporary and permanent streams in semi-arid regions of Israel. *Journal of Arid Environments* 5: 305–318.
- Hill, A.R., Gardner, T.J., Eklisola, O.F. 1988. Breakdown of gallery forest leaf litter in intermittent and perennial prairie streams. *The Southwestern Naturalist* 33: 323–331.
- Hotchkiss, E.R., Hall, R.O., Sponseller, R.A., Butman, D., Klaminder, J., Laudon, H., Rosvall, M., Karlsson, J. 2015. Sources of and processes controlling CO<sub>2</sub> emissions change with the size of streams and rivers. *Nature Geoscience* 8: 696–699.
- IPCC 2023. Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 35–115.
- Langhans, S., Tockner, K. 2006. The role of timing, duration, and frequency of inundation in controlling leaf litter decomposition in a river-floodplain ecosystem (Tagliamento, northeastern Italy). *Ecosystem Ecology* 147: 501–509.
- Langhans, S., Tieg, S., Gessner, M.O., Tockner, K. 2008. Leaf-decomposition heterogeneity across a riverine floodplain mosaic. *Aquatic Science* 70: 337–346.
- Larned, S.T., Datry, T., Robinson, C.T. 2007. Invertebrate and microbial responses to inundation in an ephemeral river reach in New Zealand: Effects of preceding dry periods. *Aquatic Sciences* 69: 554–567.
- Larned, S.T., Datry, T., Arscott, D.B., Tockner, K. 2010. Emerging concepts in temporary-river ecology. *Freshwater Biology* 55: 717–738.
- Leberfinger, K., Bohman, I., Herrmann, J. 2010. Drought impact on stream detritivores: experimental effects on leaf litter breakdown and life cycles. *Hydrobiologia* 652: 247–254.
- Lee, H., Fitzgerald, J., Hewins, D.B., McCulley, R.L., Archer, S.R., Throop, H.L. 2014. Soil moisture and soil-litter mixing effects on surface litter decomposition: A controlled environment assessment. *Soil Biology and Biogeochemistry* 72: 123–132.
- Leigh, C., Boulton, A.J., Courtwright, J.L., Fritz, K., May, C.L., Walker, R.H., Datry, T. 2016. Ecological research and management of intermittent rivers: an historical review and future directions. *Freshwater Biology* 61(8): 1181–1199.
- Maamri, A., Chergui, H., Pattée, E. 1997. Leaf litter processing in a temporary northeastern Moroccan river. *Archiv für Hydrobiologie* 140: 513–31.
- Maamri, A., Bärlocher, F., Pattée, E., Chergui, H. 2001. Fungal and bacterial colonization of *Salix pedicellata* leaves decaying in permanent and intermittent streams in eastern Morocco. *International Review of Hydrobiology* 86: 337–348.
- Manzoni, S., Schimel, J.P., Porporato, A. 2012. Responses of soil microbial communities to water stress: results from a meta-analysis. *Ecology* 93: 930–938.
- Marks, J.C. 2019. Revisiting the fates of dead leaves that fall into streams. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 50: 547–568.
- Martínez, A., Pérez, J., Molinero, J., Sagarduy M., Pozo J. 2015. Effects of flow scarcity on leaf-litter processing under oceanic climate conditions in calcareous streams. *Science of The Total Environment* 503: 251–257.
- McClain, M., Boyer, E., Dent, C., Gergel, S.E., Grimm, N.B., Groffman, P.M., Hart, S.C., et al. 2003. Biogeochemical Hot Spots and Hot Moments at the Interface of Terrestrial and Aquatic Ecosystems. *Ecosystems* 6: 301–312.
- Medeiros, A.O., Pascoal, C., Graça, M.A.S. 2009. Diversity and activity of aquatic fungi under low oxygen conditions. *Freshwater Biology* 54(1): 142–149.
- Messenger, M.L., Lehner, B., Cockburn, C., Lamouroux, N., Pella, H., Snelder, T., Tockner, K., et al. 2021. Global prevalence of non-perennial rivers and streams. *Nature* 594: 391–397
- Monroy, S., Menéndez, M., Basaguren, A., Pérez, J., Elosegi, A., Pozo, J. 2016. Drought and detritivores determine leaf litter decomposition in calcareous streams of the Ebro catchment (Spain). *Science of the Total Environment* 573: 1450–1459.
- Mora-Gómez, J., Duarte, S., Cássio, F., Pascoal, C., Romani, A.M. 2018. Microbial decomposition is highly sensitive to leaf litter emersion in a permanent temperate stream. *Science of The Total Environment* 621: 486–496.
- Mora-Gómez, J., Boix, D., Duarte, S., Cassio, F., Pascoal, C., Elosegi, A., Romani, A.M. 2020. Legacy of Summer Drought on Autumnal Leaf Litter Processing in a Temporary Mediterranean Stream. *Ecosystems* 23: 989–1003.
- Muñoz, I. 2003. Macroinvertebrate community structure in an intermittent and a permanent Mediterranean streams (NE Spain). *Limnetica* 22(3-4): 107–116.
- Muñoz, I., Abril, M., Casas-Ruiz, J.P., Casellas, M., Gómez-Gener, L., Marcé, R., Menéndez, M., et al. 2018. Does the severity of non-flow periods influence ecosystem structure and function of temporary streams? A mesocosm study. *Freshwater Biology* 63(7): 613–625.
- Poole G.C. 2002. Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum. *Freshwater Biology* 47: 641–660.
- Pozo, J., González, E., Díez, J.R., Molinero, J., Elosegui, A. 1997. Inputs of particulate organic matter to streams with different riparian vegetation. *Journal of the North American Benthological Society* 16: 602–611
- Pringle, C.M., Naiman, J.R., Bretschko, G., Karr, J.R., Oswood, M.W., Webster, J.R., Welcomme, R.L., et al. 1988. Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 503–524.
- Richardson, W.B. 1990. A comparison of detritus processing between permanent and intermittent headwater streams. *Journal of Freshwater Ecology* 5: 341–357.
- Romani, A.M., Chauvet, E., Febria, C., Mora-Gómez, J., Risse-Buhl, U., Timoner, X., Weitene, M., et al. 2017. The biota of intermittent rivers and ephemeral streams: prokaryotes, fungi, and protozoans. En: Datry, T., Bonada, N., Boulton, A. (eds.), *Intermittent rivers and ephemeral streams*, pp. 161–188. Academic Press, London, UK.
- Sabatino, A., Coscieme, L., Cristiano, G. 2021. Effects of antecedent drying events on structure, composition and functional traits of invertebrate assemblages and leaf litter breakdown in a former perennial river of Central Apennines (Aterno River, Abruzzo, Central Italy). *Ecohydrology* e2358.



- Sánchez-Montoya, M.D.M., von Schiller, D., Ruhí, A., Pechar, G.S., Proia, L., Miñano, J., Vidal-Abarca, M.R., et al. 2016. Responses of ground-dwelling arthropods to surface flow drying in channels and adjacent habitats along Mediterranean streams. *Ecohydrology* 9(7): 1376-1387.
- Sanpera Calbet, I., Ylla, I., Romani i Cornet, A.M., Sabater, S., Muñoz, I. 2017. Drought effects on resource quality in a Mediterranean stream: fatty acids and sterols as indicators. *Limnetica* 36 (1): 29-43.
- Schimel, J., Balsler, T.C., Wallenstein, M. 2007. Microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function. *Ecology* 88(6): 1386-1394.
- Schlief, J., Mutz, M. 2007. Response of aquatic leaf associated microbial communities to elevated leachate DOC: a microcosm study. *International Review of Hydrobiology* 92(2): 146-155.
- Schlief, J., Mutz, M. 2009. Effect of sudden flow reduction on the decomposition of alder leaves (*Alnus glutinosa* [L.] Gaertn.) in a temperate lowland stream: a mesocosm study. *Hydrobiologia* 624: 205-217.
- Schlief, J., Mutz, M. 2011. Leaf Decay Processes during and after a supra-seasonal hydrological drought in a temperate lowland stream. *International Review of Hydrobiology* 96: 633-655
- Shumilova, O., Zak, D., Datry, T., von Schiller, D., Corti, R., Foulquier, A., Obrador, B., et al. 2019. Simulating rewetting events in intermittent rivers and ephemeral streams: A global analysis of leached nutrients and organic matter. *Global Change Biology* 25(5): 1591-1611.
- Simões, S., Canhoto, C., Bärlocher, F., Gonçalves, A.L. 2021. Hydrological contraction patterns and duration of drying period shape microbial-mediated litter decomposition. *Science of the Total Environment* 785: 147312
- Simões, S., Gonçalves, A.L., Jones, T.H., Sousa, J.P., Canhoto, C. 2022. Air temperature more than drought duration affects litter decomposition under flow intermittency. *Science of The Total Environment* 829: 154666.
- Solagaistua, L., Arroita, M., Aristi, I., Larrañaga, A., Eloegi, A. 2015. Changes in discharge affect more surface than subsurface breakdown of organic matter in a mountain stream. *Marine and Freshwater Research* 67(12): 1826-1834.
- Spinoni, J., Barbosa, P., Bucchignani, E., Cassano, J., Cavazos, T., Christensen, J.H., Christensen, O.B., et al. 2020. Future global meteorological drought hotspots: a study based on CORDEX data. *Journal of Climate* 33(9): 3635-36561.
- Stanley, E.H., Fisher, S.G., Grimm, N.B. 1997. Ecosystem expansion and contraction in streams. *BioScience* 47(7): 427-435.
- Steward, A.L., von Schiller, D., Tockner, K., Marshall, J.C., Bunn, S.E. 2012. When the river runs dry: Human and ecological values of dry riverbeds. *Frontier in Ecology and Environment* 10: 202-209.
- Stubbington, R., Bogan, M.T., Bonada, N., Boulton, A.J., Datry, T., Leigh, C., Vander Vorste, R. 2017. The biota of intermittent rivers and ephemeral streams: aquatic invertebrates. En: Datry, T., Bonada, N., Boulton, A. (eds.), *Intermittent rivers and ephemeral streams*, pp. 217-243. Academic Press, London, UK.
- Swan, C.M., Boyero, L., Canhoto, C. 2021. The ecology of plant litter decomposition in stream ecosystems: an overview. En: Swan, C.M., Boyero, L., Canhoto, C. (Eds.) *The Ecology of Plant Litter Decomposition in Stream Ecosystems*, pp. 3-5. Springer International Publishing, Cham, Switzerland.
- Tate, C.M., Gurtz, M.E. 1986. Comparison of mass loss, nutrients, and invertebrates associated with elm leaf litter decomposition in perennial and intermittent reaches of tallgrass prairie streams. *The Southwestern Naturalist* 31:511-520.
- Tzoraki, O., Nikolaidis, N.P., Amaxidis, Y., Skoulikidis, N.T. 2007 In-Stream Biogeochemical Processes of a Temporary River. *Environmental Science & Technology* 41: 1225-1231.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R., Cushing, C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.
- Vázquez, E., Ejarque, E., Ylla, I., Romani, A.M., Butturini, A. 2015. Impact of drying/rewetting cycles on the bioavailability of dissolved organic matter molecular-weight fractions in a Mediterranean stream. *Freshwater Science* 34: 263-275.
- von Schiller, D., Acuña, V., Graeber, D., Martí, E., Ribot, M., Sabater, S., Timoner, X., et al. 2011. Contraction, fragmentation and expansion dynamics determine nutrient availability in a Mediterranean forest stream. *Aquatic Sciences* 73: 485-497.
- von Schiller, D., Graeber, D., Ribot, M., Timoner, X., Acuña, V., Martí, E., Sabater S., Tockner, K. 2015. Hydrological transitions drive dissolved organic matter quantity and composition in a temporary Mediterranean stream. *Biogeochemistry* 123: 429-446.
- von Schiller, D., Bernal, S., Dahm, C.N., Martí, E. 2017. Nutrient and organic matter dynamics in intermittent rivers. En: Datry, T., Bonada, N., Boulton, A. (eds.), *Intermittent rivers and ephemeral streams*, pp. 135-160. Academic Press, London, UK.
- von Schiller, D., Datry, T., Corti, R., Foulquier, A., Tockner, K., Marcé, R., García-Baquero Moneo, G., et al. 2019. Sediment respiration pulses in intermittent rivers and ephemeral streams. *Global Biogeochemical Cycles* 33(10): 1251-1263.
- Wallace, J.B., Eggert, S.L., Meyer, J.L., Webster, J.R. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science* 227: 102-104.
- Wang, J., Liu, L., Wang, X., Chen, Y. 2015. The interaction between abiotic photodegradation and microbial decomposition under ultraviolet radiation. *Global change biology* 21: 2095-104.
- Webster, J.R., Meyer, J.L. 1997. Organic matter budgets for streams: a synthesis. *Journal of the North American Benthological Society* 16: 141-161
- Winemiller, K.O., Flecker, A.S., Hoeninghaus, D.J. 2010. Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 84-99.
- Wipfli, M.S., Richardson, J.S., Naiman, R.J. 2007. Ecological linkages between headwaters and downstream ecosystems: Transport of organic matter, invertebrates, and wood down headwater channels. *Journal of the American Water Resources Association* 43: 72-85.
- Ylla, I., Sanpera-Calbet, I., Vázquez, E., Romani, A.M., Muñoz, I., Butturini, A., Sabater, S. 2010. Organic matter availability during pre- and post-drought periods in a Mediterranean stream. *Hydrobiologia* 657: 217-232.