

Relevancia ecológica de los ríos temporales para la fauna terrestre

María Mar Sánchez-Montoya^{1,*} 

(1) Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, Unidad Docente de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid, C/ José Antonio Novais 12, Ciudad Universitaria, 28040 Madrid, España.

Autora de correspondencia*: M.M. Sánchez-Montoya [msanch70@ucm.es]

> Recibido el 08 de diciembre de 2023 - Aceptado el 05 de marzo de 2024

Cómo citar: Sánchez-Montoya, M.M. 2024. Relevancia ecológica de los ríos temporales para la fauna terrestre. *Ecosistemas* 33(1): 2694. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2694>

Relevancia ecológica de los ríos temporales para la fauna terrestre

Resumen: Los ríos son considerados ecosistemas críticos para la biodiversidad, principalmente desde una concepción clásica que los concibe principalmente con aguas permanentes en el espacio y el tiempo, proporcionando hábitats y funciones ecológicas esenciales casi exclusivamente para especies acuáticas y semi-acuáticas. Sin embargo, los ríos temporales representan la mayoría de los sistemas fluviales a escala global, y su alternancia entre fases fluyentes y secas les convierte en hábitats relevantes también para la fauna invertebrada y vertebrada terrestre. En el presente artículo, se describe la diversa y abundante comunidad faunística terrestre que alberga estos ecosistemas desde una perspectiva taxonómica y funcional. Además, se sintetizan las funciones ecológicas que estos ecosistemas proporcionan a la fauna terrestre, principalmente durante la fase seca, entre las que destacan su papel como corredores, además de proveedores de agua y alimento, refugios y zonas de descanso y apareamiento. Se describen la amplia variedad de servicios ecosistémicos que los ríos temporales proporcionan a través de la fauna terrestre, y se discuten las implicaciones sobre conservación y gestión al considerar a la fauna terrestre como un componente biológico clave en los ríos temporales. Para concluir, se identifican vacíos de conocimiento que pueden limitar la toma de decisiones a la hora de gestionar y conservar los ríos temporales y su biodiversidad.

Palabras clave: biodiversidad; ecosistemas fluviales; especies invertebradas y vertebradas; funciones ecológicas; ríos intermitentes y efímeros; servicios ecosistémicos

Ecological relevance of temporary rivers for terrestrial fauna

Abstract: Rivers are considered critical ecosystems for biodiversity, mainly from a classical conception that envisions them with perennial flows, providing pivotal habitats and ecological functions almost exclusively for aquatic and semi-aquatic species. However, temporary rivers represent most of fluvial ecosystems at global scale, and the alternation between wet and dry phases makes them relevant habitats also for invertebrate and vertebrate terrestrial fauna. In this article, the diverse and abundant terrestrial fauna community hosted by temporary rivers is described from taxonomic and functional perspectives. In addition, ecological functions provided for temporary rivers to terrestrial fauna mainly during the dry phase are synthesized, highlighting their role as corridors, as well as providers of water and food, shelters and rest and mating areas. The wide variety of ecosystem services that temporary rivers provide through terrestrial fauna are identified, as well as conservation and management implications of considering terrestrial fauna as a key biological component in temporary rivers. To conclude, knowledge gaps are identified that may limit decision-making when managing and conserving temporary rivers and their biodiversity.

Keywords: biodiversity; ecological functions; ecosystem services; fluvial ecosystems; intermittent and ephemeral rivers; invertebrate and vertebrate species

Introducción

Los ecosistemas de aguas continentales albergan una fracción desproporcionadamente grande de la biodiversidad total del mundo en relación con la superficie que ocupan ([Dudgeon et al. 2006](#)). Dicha diversidad ha experimentado un declive mayor en comparación con la de los ecosistemas marinos y terrestres durante las últimas décadas ([Naiman et al. 2008](#)), reflejando el deficiente estado de conservación actual en el que se encuentran debido al cambio global ([Tickner et al. 2020](#)). En este contexto, los ríos se consideran ecosistemas críticos para la fauna ([Baron et al. 2002](#)), principalmente desde una concepción clásica que concibe a los ríos con aguas permanentes, proporcionando hábitats y funciones esenciales mayoritariamente para especies acuáticas y semiacuáticas ([Vörösmarty et al. 2010](#); [Bernhardt y Palmer 2011](#)). Sin embargo, la interrupción recurrente del flujo de agua superficial a lo largo de los cursos fluviales es parte de la hidrología natural de los ríos en todas las zonas climáticas, incluidas las alpinas, polares y templadas ([Messenger et al. 2021](#)). De hecho, estos ríos temporales (RTs), es decir, sistemas que periódicamente dejan de fluir, constituyen aproximadamente el 60% de la red fluvial global en la actualidad ([Messenger et al. 2021](#)) y se esperan que aumenten debido al cambio climático, a los usos de suelo y a la creciente extracción de agua ([Gleick y](#)

Palaniappan 2010; Döll y Schmied 2012). En este contexto, es necesaria la adopción de un nuevo paradigma para gestión de los ríos y la protección de su biodiversidad que considere dicha intermitencia del flujo.

Los RTs se expanden y contraen en respuesta a las condiciones variables del flujo de agua superficial (Stanley et al. 1997; Doering et al. 2007), generando mosaicos cambiantes de hábitats lóticos (aguas corrientes), lénticos (pozas) y terrestres (cauces secos) que alternan entre las fases fluyentes y secas (Fig. 1). Dentro de estas fases, se pueden distinguir cuatro estados hidrológicos (aguas corrientes, pozas desconectadas, cauces secos y restablecimiento de flujo) controlados por la dinámica espacio-temporal de la intermitencia del flujo (es decir, la magnitud, frecuencia, duración y extensión de los eventos de secado y reflujo). Dicha dinámica regula la diversidad, la disposición espacial y el recambio temporal de los distintos hábitats, así como la conectividad entre ellos (Sánchez-Montoya et al. 2023).

Durante las dos últimas décadas, numerosos estudios han reconocido como la presencia de la fase seca en los ríos ejerce una fuerte presión selectiva que controla la estructura, composición y rasgos biológicos de las comunidades acuáticas, incluyendo tapetes microbianos (Sabater et al. 2017), algas (Tornés y Sabater 2010), macrófitos (Westwood et al. 2006), invertebrados acuáticos (Boulton y Lake 1992; Datry 2012; Sánchez-Montoya et al. 2018) y peces (Matthews y Marsh-Matthews 2003). Como resultado, por lo general, los RTs albergan comunidades acuáticas distintas y menos diversas que la de los ríos permanentes (Sánchez-Montoya et al. 2007; Datry 2012). En contraste, recientemente algunos trabajos comienzan a evidenciar los efectos positivos de la fase seca de los ríos sobre la fauna terrestre y, por ende, en su biodiversidad en general (p. ej. Sánchez-Montoya et al. 2016a; 2017; Steward et al. 2022).

El objetivo de este trabajo es presentar a los RTs como ecosistemas relevantes para la fauna invertebrada y vertebrada terrestre, desafiando la visión clásica de que los ríos son meramente importantes para la fauna acuática y semi-acuática. Para ello, se describe la diversidad de fauna terrestre que albergan los RTs, se sintetizan las funciones ecológicas que proporcionan y los servicios ecosistémicos que brindan a través de dicha fauna. Por último, se discuten las implicaciones de la inclusión de la fauna terrestres en la gestión y conservación de estos ecosistemas, y se identifican lagunas de concomimientos y preguntas de investigación sobre la relevancia de los RTs para la fauna terrestre.

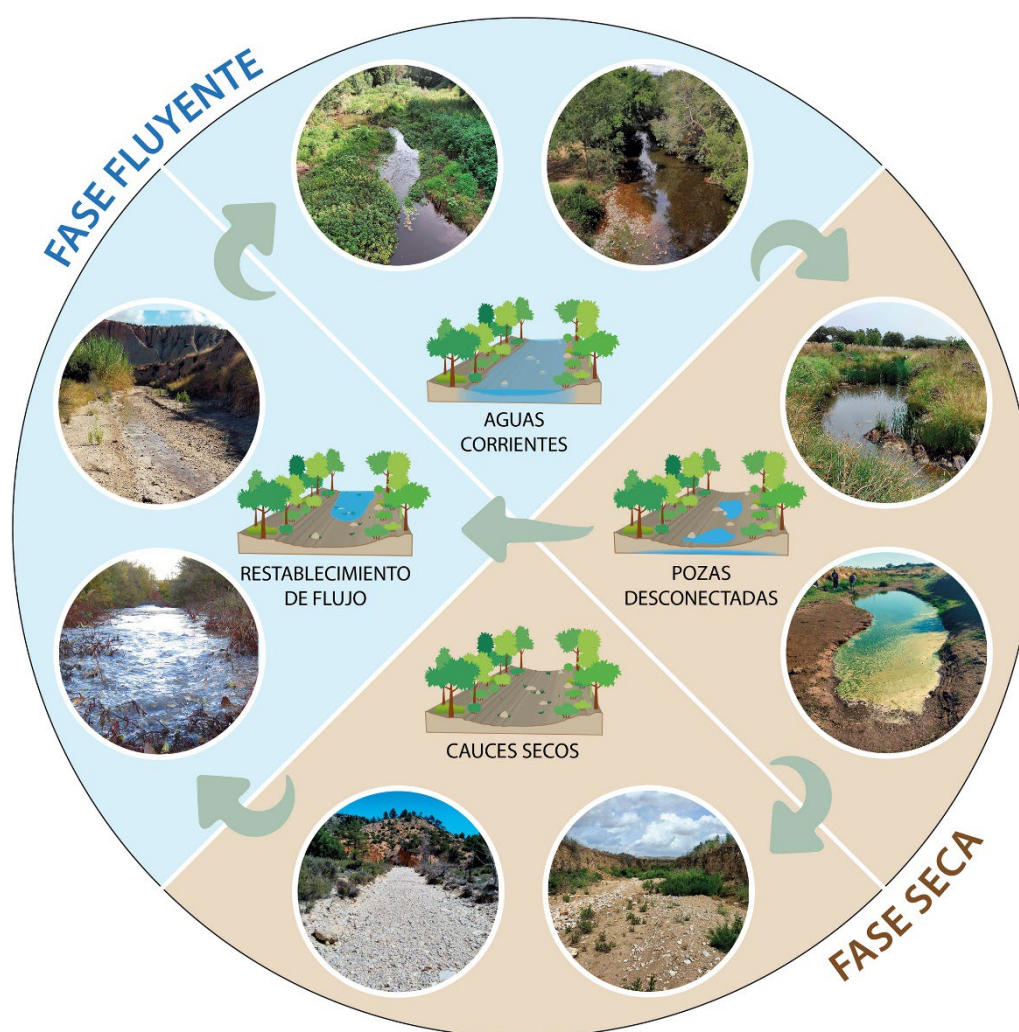


Figura 1. Alternancia de las fases fluyente y seca en ríos temporales, y tránsito entre los cuatro estados hidrológicos generados por las condiciones hidrológicas cambiantes: aguas corrientes, pozas desconectadas, cauces secos y restablecimiento de flujo. Fotos: María Mar Sánchez-Montoya.

Figure 1. Alternation of wet and dry phases in temporary rivers, and transition between the four hydrological states generated by changing hydrological conditions: flowing waters, disconnected pools, dry channels and rewetting. Photos: María Mar Sánchez-Montoya.

Biodiversidad taxonómica y funcional de la fauna terrestre invertebrada y vertebrada en los RTs

Los invertebrados terrestres están presentes en una gran variedad de hábitats fluviales, incluidos zonas riparias, llanuras aluviales, orillas y barras expuestas de los cauces tanto en ríos permanentes como temporales. Sin embargo, la existencia de la fase seca en los RTs proporciona beneficios a los invertebrados terrestres (Sánchez-Montoya et al. 2020a, 2020b; Steward et al. 2022), convirtiéndolos en componentes biológicos claves de estos sistemas desde una perspectiva ecológica, funcional y taxonómica.

La desaparición de la lámina de agua en los cauces, durante la fase seca, trae como consecuencia la expansión del hábitat terrestre y su colonización por parte de invertebrados terrestres desde los ecosistemas adyacentes (riberas y laderas; Steward et al. 2011; Sánchez-Montoya et al. 2020a). Esto permite la existencia de una comunidad diversa y abundante en los cauces secos, descrita en varios continentes (África: Wishart 2000; Sánchez-Montoya et al. 2020b; Australia: Steward et al. 2011; Europa: Steward et al. 2011; Corti y Datry 2016; Sánchez-Montoya et al. 2016a, 2020a). Estudios recientes han detectado que la diversidad de esta comunidad en dichos hábitats es similar (Steward et al. 2011; Sánchez-Montoya et al. 2020b) o incluso mayor (Sánchez-Montoya et al. 2016a, 2020a) a la de las riberas o laderas adyacentes, ya que está compuesta no solo por taxones propios de los hábitats terrestres adyacentes sino también por especies únicas de los cauces (Steward et al. 2011; Sánchez-Montoya et al. 2016a, 2020a, 2020b). Consecuentemente, los cauces secos contribuyen significativamente a la diversidad regional de las cuencas fluviales.

La comunidad de invertebrados terrestres en los RTs está compuesta mayoritariamente por artrópodos (Fig. 2A), principalmente de las clases Insecta (insectos), Arachnida (arañas (Fig. 2B, 2C), garrapatas, escorpiones y ácaros (Fig. 2D)), Chilopoda (ciempiés), Collembola (colémbolos, Fig. 2E), Diplopoda (milpiés), Diplura (dipluros), Gastropoda (caracoles) y Protura (proturos). También están presentes otros grupos minoritarios como Isopoda (cochinillas, Fig. 2F). El grupo de insectos, mayoritario en la comunidad, incluye órdenes como Archaeognatha (pececillos de cobre, Fig. 2G), Blattodea (cucarachas), Coleoptera (escarabajos, Fig. 2H), Diptera (moscas verdaderas), Embioptera (tejedores), Hemiptera (chinches y pulgones), Hymenoptera (hormigas, Fig. 2I), Mantodea (mantis), Neuroptera (crisopas), Orthoptera (saltamontes y grillos), Psocoptera (piojos de libro), Thysanoptera (trips) y Zygentoma (peces plateados). De todos ellos, los más abundantes en los RTs son las hormigas, arañas, coleópteros y colémbolos (Sánchez-Montoya et al. 2016a, 2020a, 2020b; Steward et al. 2017, 2022). La composición de dicha comunidad está fuertemente influenciada a escala local por variables como la humedad y el tamaño del sustrato que conforman los cauces secos (Sánchez-Montoya et al. 2016a; Steward et al. 2017).

Desde un punto de vista funcional, la comunidad de invertebrados de los RTs está formada por depredadores, carroñeros, herbívoros, detritívoros y parásitos (Williams 1993). Los depredadores y carroñeros han sido descritos a menudo como los grupos funcionales dominantes, especialmente en ríos con extensas áreas de barras de grava expuestas (Steward et al. 2012; Steward et al. 2017), debido principalmente a la presencia de subsidios acuáticos con alto valor energético durante la fase fluyente. Los depredadores terrestres que habitan las riberas, como las arañas lobo (Lycosidae) y los escarabajos carábidos (Carabidae), típicamente se alimentan de insectos acuáticos emergentes que pueden llegar a representar el 85% de sus dietas (Paetold et al. 2005). Además, estos grupos se ven claramente beneficiados del secado de los cauces que les proporciona especies acuáticas atrapadas en ellos como subsidio temporal, como peces (Tomberlin et al. 2017) e invertebrados (p. ej. heterópteros) (Lake 2003). De forma similar detritívoros y herbívoros, como hormigas y ortópteros, encuentran subsidio alimentario en los cauces secos en forma de algas y macrófitos (Steward et al. 2022), y también vegetación terrestre que invade los cauces secos principalmente en ríos efímeros (Tooth y Nanson 2000; Sánchez-Montoya et al. 2020b). Por todo ello, cabe esperar que la alternancia de las fases fluyente y seca afecte significativamente a los componentes de las redes alimentarias acuáticas y terrestres a través de cambios en la disponibilidad de recursos alimentarios, y a sus interacciones entre niveles tróficos. Sin embargo, la comprensión de los flujos recíprocos de energía entre el ecosistema fluvial y el terrestre adyacente en los RTs sigue siendo insuficiente.

La comunidad de fauna terrestre vertebrada presente en los RTs es diversa y abundante a escala global (Sánchez-Montoya et al. 2017). Sin embargo, estas comunidades han recibido una escasa atención, posiblemente porque la fase seca de los ecosistemas cae en un vacío entre los campos de la ecología terrestre y la limnología. Como resultado, son escasos los estudios que se han centrado en describir y comprender las interacciones entre los RTs y la fauna terrestre vertebrada (Leggett et al. 2003; Levick et al. 2008; Sánchez-Montoya et al. 2017; 2023).

Entre los distintos grupos de fauna vertebrada destacan, por una notable presencia en estos ecosistemas, los reptiles, aves y mamíferos. Los anfibios también están presentes, pero con una baja diversidad atribuida a la mayor dependencia de este grupo por hábitats acuáticos permanentes. En regiones áridas e hiperáridas, estos ecosistemas cobran un especial protagonismo ya que actúan como oasis lineales para la fauna terrestre (Leggett et al. 2003, 2004), ofreciendo condiciones más húmedas que el paisaje circundante (Krueper 1993). Un estudio reciente realizado en ríos europeos (Sánchez-Montoya et al. 2022) ha demostrado que, a través de las fases fluyentes y secas, los RTs exhiben mayor abundancia y riqueza de especies de vertebrados que los ríos permanentes colindantes, especialmente aquellos sometidos a períodos secos más cortos. Algunas de las especies que habitan los RTs se encuentran actualmente gravemente amenazadas por numerosas actividades antrópicas (Tabla 1), lo que pone de manifiesto el papel principal que pueden desempeñar estos ecosistemas en la conservación de fauna vertebrada terrestre de especial interés.

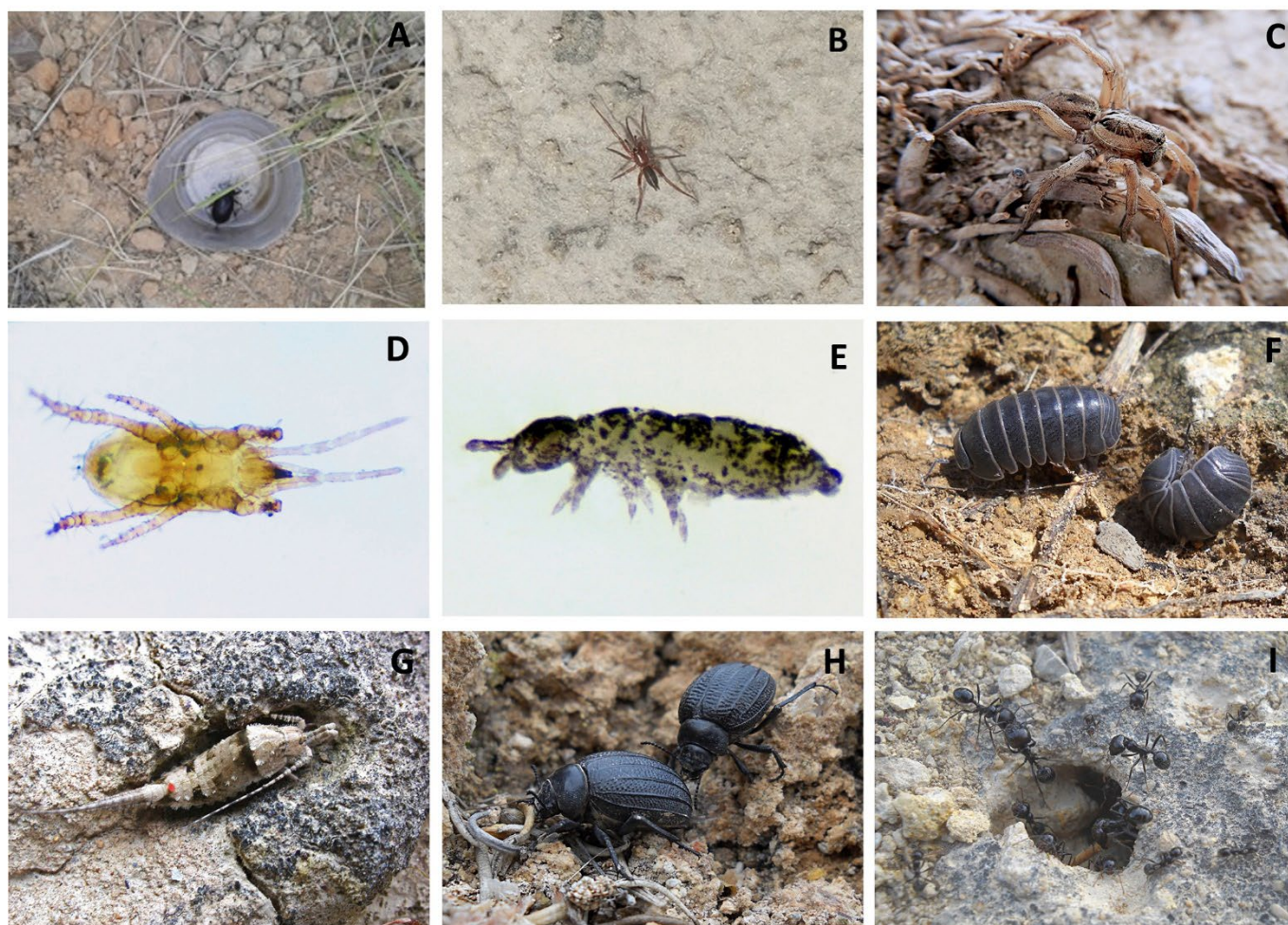


Figura 2. Invertebrados terrestres presentes en ríos temporales. A) Trampa de caída con coleóptero en un cauce seco. B) Araña (Gnaphosidae), C) *Hogna radiata* (Lycosidae), D) ácaro (Acaridae), E) colémbolo del Orden Poduromorpha, F) isópodo del género *Armadillidium* (Armadillidiidae), G) Archaeognata (Machilidae), H) coleóptero del género *Pimelia* (Tenebrionidae) e I) hormigas del género *Messor* (Formicidae) en diferentes cauces de ríos Mediterráneos de la Península Ibérica. Fotos: A, B. María Mar Sánchez-Montoya MM; C-I: Jesús Miñano.

Figure 2. Terrestrial invertebrates inhabiting temporary rivers. A) Pitfall trap containing a coleoptera in a dry riverbed. B) Spider (Gnaphosidae), C) *Hogna radiata* (Lycosidae), D) mite (Acaridae), E) springtail belonging to the Order Poduromorpha, F) isopod belonging to the genus *Armadillidium* (Armadillidiidae), G) Archaeognata (Machilidae), H) beetle belonging to the genus *Pimelia* (Tenebrionidae), and I) ants belonging to genus *Messor* (Formicidae) in different channels in Mediterranean rivers of the Iberian Peninsula. Photos: A, B. María Mar Sánchez-Montoya MM; C-I: Jesús Miñano.

Tabla 1. Algunos ejemplos de especies de vertebrados terrestres en peligro (EN) y en peligro crítico de extinción (CR) según la Lista Roja de la IUCN, su distribución, principales amenazas y referencias que describen su presencia en ríos temporales.

Table 1. Some examples of terrestrial vertebrate threatened species according to IUCN Red List (EN: Endangered; CR: Critically endangered), their distribution, major threats and references describing their presence in temporary rivers.

Nombre científico	Nombre común	Categoría IUCN	Distribución	Principales amenazas	Presencia en RTs
Anfibios Urodela					
<i>Ambystoma ordinarium</i>	Ajolote del Michoacan	EN	México	Pérdida de hábitat; Extracción de aguas subterráneas	Alavarado-Díaz et al. 2002
<i>Echinotriton chinhaiensis</i>	Tritón espinoso de Chinhai	CR	China	Destrucción de hábitat; Contaminación de aguas	Hou et al. 2014
<i>Neurergus microspilotus</i>	Tritón del Kurdistan	CR	Iran	Extracción de aguas; Contaminación de aguas	Sharifi et al. 2009
Anura					
<i>Barbourula kalimantanensis</i>	Rana de cabeza plan de Borneo	EN	Indonesia (Kalimantan)	Contaminación de agua por las minas de oro	Bickford et al. 2008
<i>Taudactylus pleione</i>	Rana Kroombit Tinker	CR	Australia	Incendios; Extracción de madera	Hero y Morrison 2004
Reptiles Testudines					
<i>Glyptemys mühlenbergii</i>	Tortuga del pantano	CR	EEUU	Pérdida de hábitat	Ernst y Lovich 2009
<i>Platysternon megacephalum</i>	Tortuga de cabeza grande	CR	Sureste de Asia	Comercio mascotas	Fong y Qiao 2010
<i>Rafetus euphraticus</i>	Tortuga de caparzón blando de Éufrates	EN	Iran; Irak; Siria; Turquía	Perdida de hábitat; Presas	Ghaffari et al. 2008
Squamata					
<i>Eulamprus leuraensis</i>	Eslizón de montaña azul	EN	Australia	Alteración hidrológica; Degradación de hábitats	Dubey et al. 2013
<i>Shinisaurus crocodilurus</i>	Lagarto cocodrilo chino	EN	China, Vietnan	Pérdidad de hábitat; Comercio de mascotas	Lu et al. 2003
<i>Thamnophis melanogaster</i>	Culebra de agua de panza negra	EN	México	Contaminación de agua	Vasquez y Quintero 2007
Aves					
<i>Eulidia yarrellii</i>	Picaflor de Arica	CR	Chile, Peru	Perdida de hábitat; Pesticidas	Estades et al. 2007
Mamíferos					
<i>Diceros bicornis</i>	Rinoceronte africano	CR	South Africa	Caza furtiva; Pérdida de hábitat	Loutit 1991
<i>Loxodonta africana</i>	Elefante africano	EN	Africa	Caza futiva; Pérdida y fragmentación de hábitat	Loutit 1991
<i>Elephas maximus</i>	Elefante asiático	EN	Asia	Pérdida y fragmentación de hábitat	Lakshminarayanan et al. 2016
<i>Equus africanus</i>	Asno salvaje africano	CR	Etiopia	Caza; Ganadería	Lundgren et al. 2021
<i>Pteronura brasiliensis</i>	Nutria gigante	EN	South America	Caza; Destrucción de las riberas	Carter y Rosas 1997
<i>Bunolagus monticularis</i>	Conejo ribereño	CR	South Africa	Caza futiva; Pérdida y fragmentación de hábitat	Mills y Hes 1997

Funciones ecológicas proporcionadas por los RTs durante la fase seca a la fauna terrestre

Los RTs no solo actúan como proveedores de agua y alimento a la fauna terrestre durante la fase fluyente, sino también durante la fase seca a través de pozas desconectadas y/o cauces secos. Las pozas desconectadas, ya sean temporales o permanentes, representan un recurso de agua esencial para una amplia variedad de fauna vertebrada. Esto ocurre no solo en regiones áridas y semiáridas durante la estación seca, como sucede con la mayoría de los mamíferos en África (Skinner y Chimimba 2005), sino también en áreas templadas durante el verano (Fig. 3A) (Sánchez-Montoya et al. 2022). Además de suministrar agua, estas pozas proporcionan una gran cantidad de alimento en forma de organismos acuáticos (invertebrados, peces, anfibios y reptiles) que utilizan estos hábitats como refugio, debido a su tolerancia a las condiciones físico-químicas del agua estancada (Bogan et al. 2019). Así, mamíferos como la nutria en África (*Aonyx capensis*) y en Europa (*Lutra lutra*) explotan estas pozas en las estaciones secas alimentándose de peces, cangrejos y ranas, entre otras especies acuática (Skinner y Chimimba 2005; Ruíz-Olmo et al. 2007).

A pesar de la falta de agua en superficie, también los cauces secos pueden proporcionar agua a la fauna terrestre. Megafauna como el elefante africano (*Loxodonta africana*) o algunos equinos como los burros salvajes de Arizona (*Equus asinus*) (Fig. 3B) excavan en busca de agua subsuperficial en los lechos secos creando pozas desconectadas que proporcionan agua, alimento y refugio a otros animales, actuando como principales ingenieros del paisaje (Naiman y Rogers 1997; Lundgren et al. 2021). Este comportamiento es común en otras especies que habitan RTs en África como babuinos (*Papio* spp; Hamilton 1985), orix del cabo (*Oryx gazelle*) y cebras de llanura (*Equus quagga*) (Epaphras et al. 2008).

Los cauces secos también actúan como proveedores esenciales de alimento para algunas especies, proporcionando recursos en forma de organismos acuáticos que no son capaces de escapar a hábitats acuáticos permanentes cercanos durante el secado (Velasco y Millán 1998; Bogan y Boersma 2012) o utilizar la zona hiporreica como refugio (Stubbington 2012). Los peces con baja capacidad de dispersión e invertebrados de dispersión pasiva, así como algas y macrófitos, actúan como subsidio alimentario temporal para algunos invertebrados terrestres que colonizan los cauces durante la fase seca (Williams y Hynes 1977). La dinámica temporal de la comunidad de invertebrados terrestres observada en los cauces secos podría estar relacionada con la pérdida de humedad en estos hábitats y su efecto en el recurso alimentario (Sánchez-Montoya et al. 2016a, 2020a; Steward et al. 2022). Tras el aumento de la riqueza y abundancia de taxones como escarabajos, arañas y hormigas en los cauces durante los primeros días de secado, se produce un descenso que se podría atribuir a la pérdida de palatabilidad por falta de humedad de los recursos. Este subsidio acuático proporcionado por los cauces secos también es utilizado por la fauna vertebrada. En RTs europeos se ha observado como diferentes vertebrados utilizan más frecuentemente los cauces para alimentarse que las zonas de ribera durante la fase seca (Sánchez-Montoya et al. 2002). Por ejemplo, los jabalís (*Sus scrofa*) se pueden alimentar de invertebrados acuáticos como cangrejos atrapados en los cauces secos (comunicación personal: Juan Luis Nevado Hurtado). Similarmente, algunos mamíferos insectívoros como los murciélagos no solo se alimentan en los RTs consumiendo los insectos aéreos que emergen de las pozas desconectadas, sino también de los invertebrados terrestres que han colonizado los cauces secos (Seidman y Zabel 2001). Incluso los cauces efímeros, caracterizados por la escasez de recursos en forma de especies acuáticas al estar sometidos a fases secas muy prolongadas, proporcionan alimento por medio de las especies terrestres que albergan. La vegetación terrestre que coloniza los cauces secos desde hábitats terrestres adyacentes (Tooth y Nanson 2000), sirve como alimento para invertebrados herbívoros y omnívoros (Sánchez-Montoya et al. 2020b), así como vertebrados como ungulados en Europa (Fig. 3C, 3D) (Sánchez-Montoya et al. 2022) o elefantes (Fig. 3E) y ungulados en África (Western 1975; Sánchez-Montoya et al. 2017). Además, los cauces secos suministran presas vivas como invertebrados terrestres para depredadores como las arañas (Sánchez-Montoya et al. 2016a, 2020a) y micromamíferos para carnívoros como zorros o mapaches (Fig. 3F) (Sánchez-Montoya et al. 2022).

Los cauces secos también proporcionan importantes funciones ecológicas al actuar como refugios y zonas de descanso y apareamiento para la fauna terrestre. Algunos invertebrados terrestres se entierran en los sedimentos no saturados (Langhans y Tockner 2014) y en los tapetes de algas (Steward et al. 2017) y hojarasca de los cauces secos (Fig. 3G) (Sánchez-Montoya et al. 2020b) como estrategia de protección a las altas temperaturas que se registran en superficie. Las arañas lobo de la familia Lycosidae tienen preferencia por cauces secos con sustrato grueso (Moring y Steward 1994) donde se protegen de altas temperaturas, mientras otros coleópteros seleccionan sustratos finos donde cavar en busca de mayor humedad y alimento y evitar depredadores (Hashimoto y Hayashi 2012). Otras arañas como *Latrodectus revivensis* utiliza los cauces secos como hábitats prioritarios para el apareamiento (Segev et al. 2003). También algunos vertebrados terrestres utilizan los cauces secos como hábitats preferentes durante su ciclo de vida. Es el caso del cerdo hormiguero nativo de África (*Orycteropus afer*) que excava en los cauces secos para crear madrigueras donde vive y se reproduce (Fig. 3H), evitando altas temperaturas extremas y depredadores durante el día (Melton 1976). De manera similar, el cocodrilo de agua dulce australiano (*Crocodylus johnsoni*) anida en madrigueras arenosas en los cauces durante la estación seca cerca de pozas desconectadas (Webb et al. 1983), y la tortuga mora (*Testudo graeca*, Fig. 3I) selecciona cauces secos arenosos mediterráneos como sitios de anidación (Anadón et al. 2005).

Por último, recientemente se ha evidenciado que los cauces secos actúan como corredores de movimiento preferentes para la fauna terrestre (Sánchez-Montoya et al. 2023). Los invertebrados terrestres se mueven en estos hábitats en búsqueda de pareja, presas, nuevos hábitats y/o alimento (Sánchez-Montoya et al. 2016a, Steward et al. 2022). La escasa vegetación de estos cauces, en la mayoría de los casos, podrían facilitar sus movimientos. De hecho, algunos artrópodos terrestres exhiben las tasas netas de desplazamiento más altas en hábitats con baja resistencia espacial local (sensu Heydemann 1957) como el suelo desnudo y, por el contrario, tasas más bajas en áreas con vegetación (Wiens y Milne 1989).



Figuras 3. Los ríos temporales durante la fase seca proporcionan funciones ecológicas claves para la fauna terrestre invertebrada y vertebrada. **A)** Poza desconectada como recurso en forma de agua para ungulados como el ciervo mulo (*Odocoileus hemionus*, Coyote Creek en EEUU). **B)** Agua subsuperficial como recurso para asnos salvajes (*Equus asinus*, Black Canyon en EEUU) capaces de excavar en los cauces secos. Vegetación terrestre de los cauces secos como alimento para: **C)** jabalís (*Sus scrofa*, Arroyo Ubacas en España), **D)** cabras montesas (*Capra pirenaica*, Rambla de la Rogativa en España) y **E)** elefantes africanos (*Loxodonta africana*, Río Ugab en Namibia). **F)** Presas vivas en cauces secos como alimento para mapaches boreales (*Procyon lotor*, Coyote Creek en EEUU). **G)** Acumulación de materia orgánica vegetal en los cauces secos como refugio-hábitat para invertebrados terrestres (Río Ugab en Namibia). **H)** Madriguera excavada en un cauce seco por cerdos hormigueros (*Orycteropus afer*, Río Ugab en Namibia). **I)** Cauce seco como lugar de anidación para la tortuga mora (*Testudo graeca*). Caudes secos como corredores de movimiento para diversos vertebrados como: **J)** el zorro rojo (*Vulpes vulpes*, Rambla de la Rogativa en España), **K)** el linco rojo (*Lynx rufus*, Coyote Creek en EEUU) y **L)** pavos salvajes (*Meleagris gallopavo*, Coyote Creek en EEUU). Fotos: A, F, K, L: Pablo Rodríguez-Lozano; B: Erick Lundgren; C-E, G-J: María Mar Sánchez-Montoya.

Figuras 3. Temporary rivers during their dry phase provide key ecological functions for terrestrial invertebrate and vertebrate fauna. **A)** Disconnected pool as water subsidy for ungulates such as mule deer (*Odocoileus hemionus*, Coyote Creek in the USA). **B)** Subsurface water as a resource for wild asses (*Equus asinus*, Black Canyon in the USA) which are able of digging in dry channels. Terrestrial vegetation of dry riverbeds as food for: **C)** wild boars (*Sus scrofa*, Arroyo Ubacas in Spain), **D)** mountain goats (*Capra pirenaica*, Rambla de la Rogativa in Spain) and **E)** african elephants (*Loxodonta africana*, Ugab River in Namibia). **F)** Live prey in dry channels as food for boreal raccoons (*Procyon lotor*, Coyote Creek in the USA). **G)** Debris piles in dry channels as refuge-habitat for terrestrial invertebrates (Ugab River in Namibia). **H)** Burrow excavated in a dry riverbed by aardvark (*Orycteropus afer*, Ugab River in Namibia). **I)** Dry riverbed as a nesting place for the Moorish turtle (*Testudo graeca*). Dry riverbeds as movement corridors for different vertebrates such as: **J)** the red fox (*Vulpes vulpes*, Rambla de la Rogativa in Spain), **K)** the red lynx (*Lynx rufus*, Coyote Creek in the USA) and **L)** wild turkeys (*Meleagris gallopavo*, Coyote Creek in the USA). Photos: A, F, K, L: Pablo Rodríguez-Lozano; B: Erick Lundgren; C-E, G-J: María Mar Sánchez-Montoya.

Similarmente, los vertebrados terrestres también utilizan los cauces secos como vías de movimiento, incluso más frecuentemente que los hábitats terrestres adyacentes (es decir, zonas de ribera y laderas; [Sánchez-Montoya et al. 2016b, 2022](#)). Así estos hábitats, desprovistos de vegetación inmersos en una matriz vegetada, parecen conferir una menor resistencia al movimiento (sensu [Zeller et al. 2012](#)) facilitando el desplazamiento de fauna, operando de forma similar a las denominadas estructuras lineales suaves (SLD) como caminos sin pavimentar y cortafuegos ([Haddad et al. 2003](#)). Esta función ha sido registrada en RTs en Europa para ungulados y carnívoros ([Fig 3J](#)), entre otros, ([Sánchez-Montoya et al. 2022](#)) y en América del Norte para carnívoros como los pumas (*Puma concolor*) y linceos (*Lynx rufus*) ([Fig. 3K](#)), ungulados e incluso aves ([Fig. 3L](#)) ([Sánchez-Montoya et al. 2023](#)). En algunos casos, la presencia de pozas desconectadas en los cauces secos puede atraer a diversas especies. En África, por ejemplo, los cocodrilos del Nilo ([Martin 2008](#)), elefantes y ungulados ([Kok y Nel 1996](#); [Skinner y Chimimba 2005](#)) utilizan lechos de ríos secos como corredores de movimiento hacia pozas permanentes.

Los RTs como proveedores de servicios ecosistémicos a través de la fauna terrestre

Los RTs proporcionan una amplia variedad de servicios ecosistémicos de aprovisionamiento, regulación, apoyo y culturales que contribuyen al bienestar humano, de forma similar a los ríos permanentes ([Datry et al. 2017](#)). Sin embargo, la alternancia de las fases fluyente y seca, generan tasas variables de provisión debido al efecto de la intermitencia de flujo ([Koundouri et al. 2017](#)). Actualmente, la mayoría de las aproximaciones a la evaluación de estos servicios en los RTs se centran exclusivamente en comunidades acuática y semi-acuática como componentes biológicos responsable del aprovisionamiento de estos servicios ([Koundouri et al. 2017](#)). Sin embargo, la fauna terrestre asociada a los RTs también contribuye de forma relevante a la generación de servicios ecosistémicos ([Vidal-Abarca et al. 2023](#)).

Entre los servicios de aprovisionamiento más relevantes prestados por la fauna terrestre de los RTs destacan el de provisión de alimento. Muchos taxones de invertebrados terrestres que habitan los RTs son considerados insectos comestibles por su alto valor nutritivo, y constituyen un alimento tradicional para más de 300 grupos étnicos en 113 países del mundo ([Van Huis et al. 2013](#)). Por ejemplo, las termitas que se encuentran con frecuencia en los RTs de África, además de otras regiones del mundo, son el segundo insecto más consumido a nivel mundial ([Pal y Roy 2014](#)). En cuanto a fauna vertebrada, son numerosas las especies utilizadas como alimento. Este es el caso del conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*), comúnmente observado en cauces secos y márgenes ribereños en áreas semiáridas mediterráneas ([Sánchez-Montoya et al. 2016b, 2017](#)). Esta especie ha sido un componente clave de la dieta mediterránea y en la subsistencia humana desde el Paleolítico Superior en la península ibérica ([Hockett y Bicho 2000](#)). Otros ejemplos notables incluyen al jabalí en Europa y al cerdo hormiguero en África, que han sido persistentemente cazados para el consumo de su carne ([Liebenberg 2006](#)). Similarmente, los canguros que habitan los RTs en Australia han sido tradicionalmente consumidos por nativos aborígenes del noroeste de Australia (Withnell 1901, datos sin publicar), y su consumo actualmente se ha visto incrementado frente a otras carnes disponibles ([Ratnasiri y Bandara 2017](#)). Además, los RTs proporcionan servicio de abastecimiento de agua gracias al comportamiento de creación de pozas con agua de origen subsuperficial mediante excavación de cauces secos por parte de algunos vertebrados terrestres, los cuales a menudo generan la única fuente de agua en grandes áreas o acortan las distancias entre los cuerpos de agua existentes ([Lundgren et al. 2021](#)).

Entre los servicios de regulación proporcionados por la fauna vertebrada en los RTs destaca el que dispensan muchas especies actuando como polinizadores al ser consumidores oportunistas de néctar ([Herrera 2020](#)). Este es el caso de los *Haplothrips* sp. (Orden Thysanoptera) que polinizan flores de *Mollugo cerviana*, una hierba anual que crece en los RTs de India ([Maddala y Aluri 2019](#)), o de los lagartos machos adultos de *Podarcis lilfordi* que consumen el néctar y polinizan a *Ephedra fragilis* en cauces temporales mediterráneos ([Garilieti et al. 2012](#); [Fuster y Traveset 2019](#)).

Los servicios de soporte brindados por los RTs están especialmente vinculados al movimiento de la fauna vertebrada ([Ortega et al. 2023](#)) a lo largo de los cauces secos. Dichos desplazamientos pueden tener importantes consecuencias ecológicas al promover la dispersión de semillas, influir en el ciclo de nutrientes y la formación del suelo. Por ejemplo, el estiércol depositado por los elefantes africanos en los lechos secos de los ríos contiene semillas de árboles de Acacia que se dispersan durante la fase fluyente cuando aumentan las posibilidades de germinación ([Dudley 2006](#)). Así mismo, el zorro que utiliza frecuentemente los RTs en el sureste de España como corredores ([Sánchez-Montoya et al. 2022](#)), actúa como dispersor de semillas para muchas especies del hábitat prioritario para la conservación formado por matorral arborescente mediterráneo con *Ziziphus loto* ([Cancio et al. 2017](#)). De manera más general, los vertebrados terrestres en cauces secos pueden excretar y agregar nutrientes que son suministrados a los productores primarios a través de la descomposición y remineralización de sus heces por parte del microbiota, reciclarlos o trasladarlos a través de hábitats ([Delibes-Mateos et al. 2008](#)). De esta forma, las letrinas de conejos europeos que se observan comúnmente en las riberas de las RTs mediterráneas constituyen fértiles islas de suelo ([Puigdefábregas et al. 1996](#)) y facilitan el crecimiento de las plantas ([Delibes-Mateos et al. 2008](#)). Este mismo efecto de fertilización es esperable por parte de la amplia variedad de vertebrados terrestres que utiliza los cauces secos de los ríos como corredores de movimiento ([Sánchez-Montoya et al. 2023](#)).

Finalmente, la mera presencia de fauna vertebrada en los RTs proporciona servicios culturales como es el uso recreacional. Este es el caso de megafauna como los elefantes africanos, componentes visualmente destacados en los RTs durante la estación seca, cuya atracción para turistas internacionales ([Lindsey et al. 2007](#)) genera importantes rendimientos económicos ([Naidoo et al. 2016](#)). A su vez, estas especies pueden generar oportunidades educativas en los RTs, como es el caso de la tortuga mora en el sureste de España ([Pérez et al. 2004](#)).

Implicaciones para la conservación y gestión

La preservación y restauración de los regímenes de flujo natural, que generan el mosaico cambiante de hábitats acuáticos y terrestres, son vitales para preservar las funciones ecológicas proporcionadas por los RTs a la fauna terrestre, al igual que para mantener los procesos y servicios ecosistémicos que estas especies sustentan (Fig. 4).

Los esfuerzos de conservación en ríos se han centrado en cursos de agua permanentes y en la biodiversidad acuática que albergan, resultando en una subrepresentación de los RTs en las redes de áreas protegidas (Stubbington et al. 2018). Sin embargo, ignorar la existencia de la fase seca de los ríos y la importancia de esta para la fauna terrestre puede limitar la toma de decisiones en cuanto a estrategias de conservación de la biodiversidad en los dominios terrestres y acuáticos continentales. En un estudio reciente, Bruno et al. (2022) evaluaron el valor de conservación de los RTs en base a sus comunidades acuáticas y terrestres en unas de las regiones más áridas de Europa. Detectaron que la identificación de sitios prioritarios de conservación exclusivamente en base a la biodiversidad acuática conlleva a la subrepresentación de taxones terrestres, concluyendo en la necesidad de integrar a las comunidades terrestres y acuáticas al identificar áreas prioritarias para conservación en cuencas con presencia de RTs.

La evaluación ecológica de los RTs constituye uno de los mayores retos actuales en la gestión que no ha sido adecuadamente considerado por la Directiva Marco del Agua (DMA, 2000/60/EC; European Commission 2000) (Nikolaidis et al. 2013; Skoulikidis et al. 2017; Stubbington et al. 2019). Esto ha generado, junto con los escenarios futuros de cambio climático, una urgente necesidad de aumentar el conocimiento ecológico de la estructura y funcionamiento de estos ecosistemas fluviales, así como de generar nuevas herramientas que permitan la evaluación el estado ecológico de los ecosistemas fluviales durante su fase seca (Prat et al. 2014). En este sentido, recientemente los invertebrados comienzan a ser considerados como bioindicadores de calidad de los ríos durante su fase seca (ver Bonada et al. en este número), dada su respuesta ante las perturbaciones antrópicas más comunes en los RTs (Steward et al. 2018).

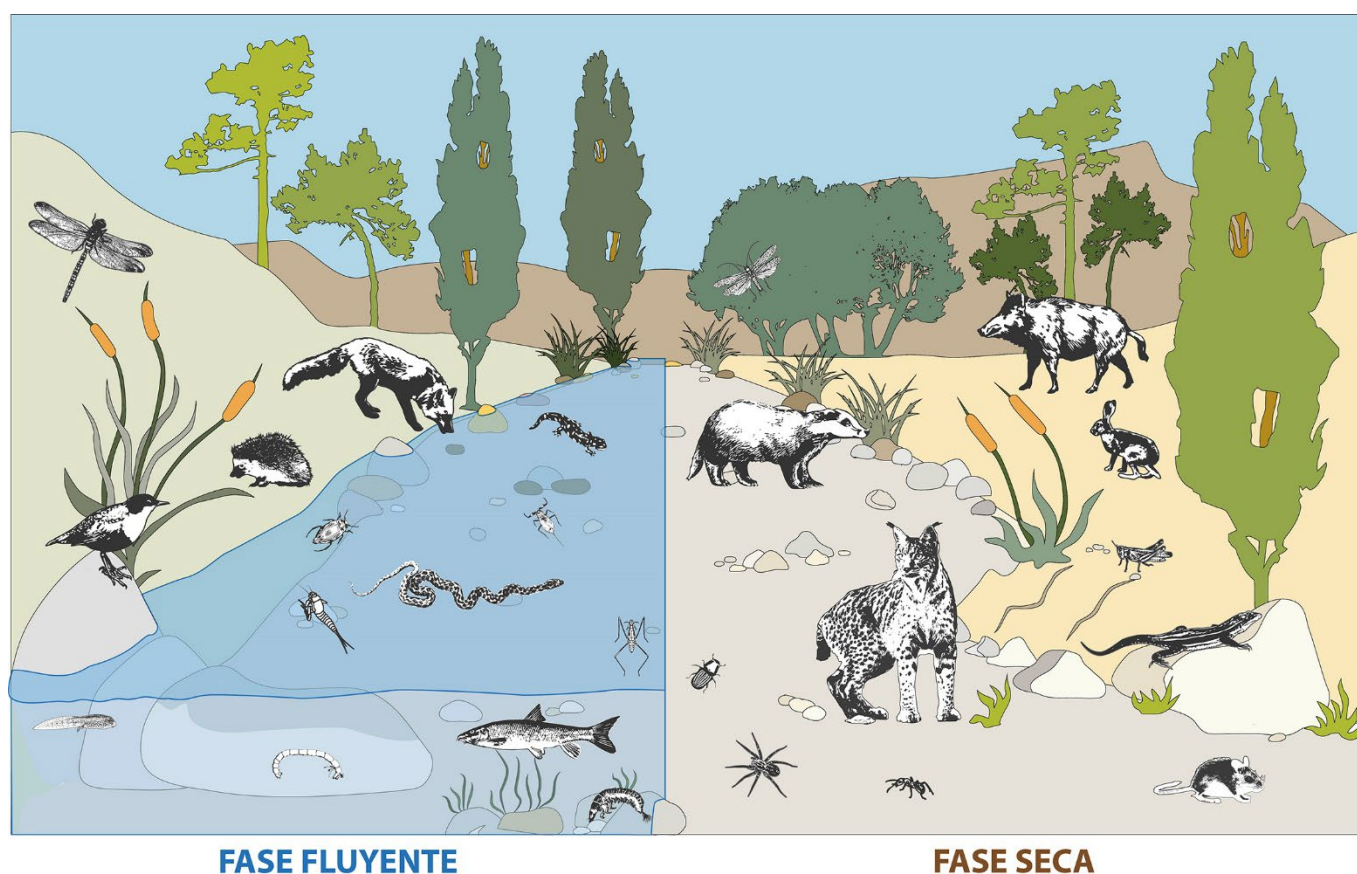


Figura 4. La conservación y gestión de los ríos debe considerar tanto la fase fluyente como la seca, y por tanto sus comunidades acuáticas y terrestres asociadas.

Figure 4. The conservation and management of temporary rivers must consider both the flowing and dry phases, and therefore their associated aquatic and terrestrial communities.

La creciente apreciación de la importancia de los cauces secos para el movimiento de vertebrados terrestres podría tener importantes implicaciones para la conservación. Esto es particularmente relevante en el contexto del diseño de red de corredores que conecten hábitats críticos y que ayuden a mitigar los impactos de la fragmentación y la pérdida de hábitats (Clerici y Vogt 2013). Hasta ahora, el modelado de conectividad entre áreas protegidas para la fauna vertebrada ha tenido en cuenta casi exclusivamente a las riberas como elemento de conectividad fluvial (p. ej. de la Fuente et al. 2018), debido a su reconocida importancia para el movimiento de anfibios, reptiles, mamíferos y aves (Hilty et al. 2006). Sin embargo, la inclusión de los cauces secos como corredores de movimiento podría mejorar la conectividad natural entre hábitats, particularmente en áreas donde la urbanización e infraestructuras han disminuido la conectividad a lo largo las riberas fluviales. En esta línea, Sánchez-Montoya et al. (2023) demostraron recientemente como la inclusión de los RTs en una red de corredores diseñada para la conexión de hábitats protegidos de la Red Natura 2000 en base a propiedades de los bosques, arbustos y zonas ribereñas, puede incrementar hasta el doble su longitud, aumentando significativamente la conexión entre dichos hábitats protegidos.

Vacíos de conocimiento y líneas futuras de investigación

Actualmente existen numerosos vacíos de conocimiento y preguntas centrales sobre las conexiones entre los RTs y la fauna terrestre (Tabla 2). Esto dificulta la toma de decisiones para la conservación y gestión de estos ecosistemas y su biodiversidad. Destacan las carencias básicas como el conocimiento de las especies terrestres que habitan los RTs, su relación con las distintas fases hidrológicas y los factores que gobiernan estas comunidades en comparación con los de los ecosistemas terrestres. Igualmente, se requiere mayor comprensión de la interacción entre comunidades acuáticas y terrestres en estos ecosistemas, las funciones ecológicas que desempeñan y los efectos del cambio climático en la distribución de la fauna terrestre en los RTs. La integración de disciplinas como la limnología, la ecología terrestre y la hidrología ofrece una plataforma prometedora para futuras líneas de investigación que aborden de manera satisfactoria el estudio de las interacciones entre los RTs y sus comunidades biológicas.

Tabla 2. Algunos de los principales vacíos de conocimiento y preguntas de investigación sobre el papel ecológico de los ríos temporales para la fauna invertebrada y vertebrada terrestre.

Table 2. Some of major knowledge gaps and research questions concerning ecological role of temporary river for invertebrate and vertebrate terrestrial fauna.

Vacío de conocimiento/tema	Preguntas de investigación
Comunidades faunísticas terrestres	¿Cuáles son las especies de invertebrados y vertebrados terrestres que albergan los RTs a través de sus fases fluyentes y secas?
	¿Cuáles son los principales factores bióticos y abiótico que gobiernan a las comunidades de invertebrados terrestres en los cauces durante la fase seca, y sus diferencias con los que actúan en los ecosistemas terrestres adyacentes (riberas y laderas)?
	¿Cuáles son las tolerancias de los invertebrados terrestres a la pérdida de humedad de los cauces secos y cómo estás varían entre distintos grupos taxonómicos?
	¿Las comunidades acuáticas que habitan los RTs durante la fase fluyente determinan las comunidades terrestres de invertebrados y vertebrados presentes durante la fase seca?
Funciones ecológicas	¿Qué fauna vertebrada utiliza los RTs como corredores de movimiento preferentes durante el período seco? ¿Son similares a las que utilizan las riberas fluviales durante la fase fluyente?
	¿En qué medida la fauna vertebrada terrestre, desplazándose a lo largo de los cauces secos, actúa como dispersora de semillas?
Bioindicadores de calidad	¿Los invertebrados terrestres son sensibles a las presiones antrópicas y por tanto pueden ser utilizados como indicadores de calidad de los ríos durante su fase seca, al igual que los invertebrados acuáticos en los ríos permanentes?
Efectos directos e indirectos del cambio climático	¿Cómo afectará los cambios producidos por el cambio climático en la hidrología de los RTs (p. ej. alteración en la conectividad hidrológica, alternancia de las fases fluyente y seca, y en la duración de los periodos secos) a las comunidades de invertebrados y vertebrados terrestres de los RTs?
	¿Cómo afectará la creciente frecuencia y duración de los periodos secos a las funciones ecológicas que proporcionan los RTs a la fauna terrestre?

Agradecimientos

La autora agradece a las editoras del monográfico 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. Agradecimientos a Joaquín Pajarón por su colaboración con el diseño gráfico de las figuras. Este estudio está financiado por el proyecto “DRY-Guadalmed: Herramientas avanzadas para la evaluación del estado ecológico de ríos temporales mediterráneos durante la fase seca” (PID2021-126143OB-C21 y PID2021-126143OB-C22) financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación (MCIN/AEI/10.13039/501100011033/).

Referencias

- Alavaredo-Díaz, J., García-Garrido, P., Suazo-Ortuño, I. 2002. Food habits of a paedomorphic population of the Mexican salamander, *Ambystoma ordinarius* (Caudata: mbystomatidae). *The Southwestern Naturalist* 28: 100-102.
- Anadón, J.D., Giménez, A., Pérez, I., Martínez, M., Esteve, M.A. 2005. The role of relief in local abundance patterns of the spurthighed tortoise *Testudo graeca graeca* in south-east Spain. *Herpetological Journal* 15: 285-290.
- Baron, J.S., Poff, N.L., Angermeier, P.L., Dahm, C.N., Gleick, P.H., Hairston Jr., et al. 2002. Meeting ecological and societal needs for freshwater. *Ecological Applications* 12: 1247-1260.
- Bernhardt, E.S., Palmer, M.A. 2011. River restoration: the fuzzy logic of repairing reaches to reverse catchment scale degradation. *Ecological Applications* 21: 1926-1931.
- Bickford, D., Iskandar, D., Barlian, A. 2008. A lungless frog discovered on Borneo. *Current Biology* 18: R374-R375.
- Bogan, M.T., Boersma, K.T. 2012. Aerial dispersal of aquatic invertebrates along and away from arid-land streams. *Freshwater Science* 31: 1131-1144.
- 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: 976-989.
- Boulton, A.J., Lake, P.S. 1992. The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. Temporal changes in faunal composition. *Freshwater Biology* 27: 123-138.
- Bruno, D., Hermoso, V., Sánchez-Montoya, M.M., Belmar, O., Gutiérrez-Cánovas, C., Cañedo-Argüelles, M. 2022. Ecological relevance of non-perennial rivers for the conservation of terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 36: e13982.
- Cancio, I., González-Robles, A., Bastida, J.M., Isla, J., Manzaneda, A.J., Salido, T., Rey, P.J. 2017. Landscape degradation affects red fox (*Vulpes vulpes*) diet and its ecosystem services in the threatened *Ziziphus lotus* scrubland habitats of semiarid Spain. *Journal of Arid Environments* 145: 24-34.
- Carter, S.K., Rosas, F.C.W. 1997. Biology and conservation of the Giant Otter *Pteronura Brasiliensis*. *Mammal Review* 27: 1-26.
- Clerici, N., Vogt, P. 2013. Ranking European regions as providers of structural riparian corridors for conservation and management purposes. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 21: 477-483.
- 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.
- Datry, T. 2012. Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a flow intermittence gradient: effects of duration of dry events. *Freshwater Biology* 57: 563-574.
- Datry, T., Boulton, A.J., Bonada, N., Fritz, K., Leigh, C., Sauquet, E., et al. 2017. Flow intermittence and ecosystem services in rivers of the Anthropocene. *Journal of Applied Ecology* 55: 1-12.
- de la Fuente, B., Mateo-Sánchez, M.C., Rodríguez, G., Gastón, A., de Ayala, R.P., Colomina-Pérez, D., Saura, S. 2018. Natura 2000 sites, public forests and riparian corridors: the connectivity backbone of forest green infrastructure. *Land Use Policy* 75: 429-441.
- Delibes-Mateos, M., Delibes, M., Ferreras, P., Villafuerte, R. 2008. Key role of European rabbits in the conservation of the Western Mediterranean Basin hotspot. *Conservation Biology* 22: 1106-1117.
- Doering, M., Uehlinger, U., Rotach, A., Schlaepfer, D.R., Tockner, K. 2007. Ecosystem expansion and contraction dynamics along a large Alpine alluvial corridor (Tagliamento River, Northeast Italy). *Earth Surface Processes and Landforms* 32: 1693-1704.
- Döll, P., Schmied, H.M. 2012. How is the impact of climate change on river flow regimes related to the impact on mean annual runoff? A global-scale analysis. *Environmental Research Letters* 7: 1-11.
- Dubey, S., Sinsch, U., Dehling, M.J., Chevalley, M., Shine, R. 2013. Population demography of an endangered lizard, the Blue Mountains Water Skink. *BMC Ecology* 13: 4.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z., Knowler, D.J., Lévêque, C., et al. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163-182.
- Dudley, J.P. 2006. Seed dispersal by elephants in semiarid woodland habitats of Hwange National Park, Zimbabwe. *Biotropica* 32: 556-561.
- Epaphras, A.M., Gereta, E., Lejora, I.A., Ole Meing'ataki, G.E., Ng'umbi, G., Kiwango, Y., et al. 2008. Wildlife water utilization and importance of artificial waterholes during dryseason at Ruaha National Park, Tanzania. *Wetlands Ecology and Management* 16: 183-188.
- Ernst, C.H., Lovich, J.E. 2009. *Turtles of the United States and Canada*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, USA.
- Estades, C.F., Aguirre, J., Escobar, M.A.H., Tomasevic, J.A., Vukasovic, M.A., Tala, C. 2007. Conservation status of the Chilean Woodstar, *Eulidia yarrellii*. *Bird Conservation International* 17: 163-175.
- European Commission, 2000. Directive 2000/60/EC of the European parliament of the council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy. *Official Journal of the European Communities* L327: 1-72.
- Fong, J.J., Qiao, G.X. 2010. New localities of endangered Chinese turtles from museum specimens and the practical and ethical challenges using and reporting natural history collection data. *Zootaxa* 2393: 59-68.
- Fuster, F., Traveset, A. 2019. Evidence for a double mutualistic interaction between a lizard and a Mediterranean gymnosperm, *Ephedra fragilis*. *AoB Plants* 11: 1-11.
- Garilleti, R., Calleja, J.A., Lara, F. 2012. *Vegetación ribereña de los ríos y ramblas de la España meridional (península y archipiélagos)*. Centro de Publicaciones, Secretaría General Técnica, Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid, España.
- Ghaffari, H., Taskavak, E., Karami, M. 2008. Conservation status of the Euphrates Softshell Turtle, *Rafetus euphraticus*, in Iran. *Chelonian Conservation and Biology* 7, 223-229.
- Gleick, P.H., Palaniappan, M. 2010. Peak water limits to freshwater withdrawal and use. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 11155-11162.
- Haddad, N.M., Bowne, D.R., Cunningham, A., Danielson, B.J., Levey, D.J., Sargent, S., Sprira, T. 2003. Corridor use by diverse taxa. *Ecology* 84: 609-615.
- Hamilton, W.J. 1985. Demographic consequences of a food and water shortage to desert chacma baboons, *Papio ursinus*. *International Journal of Primatology* 6: 451-462.
- Hashimoto, K., Hayashi, F. 2012. Structure and function of the large pronotal horn of the sand-living anthicid beetle *Mecynotarsus tenuipes*. *Entomological Science* 15: 274-279.
- Hero, J.M., Morrison, C. 2004. Frog declines in Australia: global implications. *Herpetological Journal* 14: 175-186.

- Herrera, C.M. 2020. Flower traits, habitat, and phylogeny as predictors of pollinator service: a plant community perspective. *Ecological Monographs* 90: e01402.
- Heydemann, B. 1957. Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumfülle für die Tierwelt. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 20: 332-347.
- Hilty, J.A., Lidicker Jr., W.Z., Merelender, A.M. 2006. *Corridor Ecology: The Science and Practice of Linking Landscapes for Biodiversity Conservation*. Island Press, Washington, DC., USA.
- Hockett, B.S., Bicho, N.F. 2000. The rabbits of Picareiro cave: small mammal hunting during the late upper palaeolithic in the Portuguese Estremadura. *Journal of Archaeological Science* 27: 715-723.
- Hou, M., Wu, Y., Yang, K., Zheng, S., Yuan, Z., Li, P. 2014. A missing geographic link in the distribution of the genus *Echinotriton* (Caudata: Salamandridae) with description of a new species from southern China. *Zootaxa* 3895: 89-102.
- Kok, O.B., Nel, J.A.J. 1996. The Kuiseb River as a linear oasis in the Namib Desert. *African Journal of Ecology* 34: 39-47.
- Koundouri, P., Boulton, A.J., Detry, T., Souliotis, I. 2017. Ecosystem services, values, and societal perceptions of intermittent rivers and ephemeral streams. En: Detry, T., Bonada, N., Boulton, A. (Eds), *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams: Ecology and Management*, pp. 455-476 Burlington: Academic Press.
- Krueper, D.J. 1993. *Conservation Priorities in Naturally Fragmented and Human-Altered Riparian Habitats of the Arid West*. General Technical Report RM-43; U.S. Department of Agriculture, Cornell Laboratory of Ornithology, Cornell University, Ithaca, NY, USA.
- Lake, P.S. 2003. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater Biology* 48: 1161-1172.
- Lakshminarayanan, N., Karanth, K.K., Goswami, V.R., Vaidyanathan, S., Karanth, K.U. 2016. Determinants of dry season habitat use by Asian elephants in the Western Ghats of India. *Journal of Zoology* 298: 169-177.
- Langhans, S.D., Tockner, K. 2014. Is the unsaturated sediment a neglected habitat for riparian arthropods? Evidence from a large gravel-bed river. *Global Ecology and Conservation* 2: 129-137.
- Leggett, K.E.A., Fennessy, J., Schneider, S. 2003. Seasonal distributions and social dynamics of elephants in the Hoanib River catchment, north-western Namibia. *African Zoology* 38: 305-316.
- Leggett, K.E.A., Fennessy, J., Schneider, S. 2004. A study of animal movement in the Hoanib River catchment, northwestern Namibia. *African Zoology* 39: 1-11.
- Levick, L., Fonseca, J., Goodrich, D., Hernandez, M., Semmens, D., Stromberg, J., et al., 2008. *The Ecological and Hydrological Significance of Ephemeral and Intermittent Streams in the Arid and Semi-Arid American Southwest*. EPA/600/R-08/134, ARS/233046, U.S. Environmental Protection Agency and USDA/ARS. Southwest Watershed Research Center, Washington, DC., USA.
- Liebenberg, L. 2006. Persistence hunting by modern hunter-gatherers. *Current Anthropology* 47: 1017-1025.
- Lindsey, P.A., Alexander, R., Mills, M.G.L., Romanach, S., Woodrofe, R. 2007. Wildlife viewing preferences of visitors to protected areas in South Africa: implications for the role of ecotourism in conservation. *Journal of Ecotourism* 6: 19-33.
- Loutit, R. 1991. Western flowing ephemeral rivers and their importance to the wetlands of Namibia. En: Simmons, R.E., Brown, C.J., Griffin, M. (Eds.), *The Status and Conservation of Wetlands in Namibia*. pp. 135-140. Madoqua, vol. 17(2).
- Lu, Z., Zhou, F., Xie, B., Luo, Y. 2003. Discovery of imminent rare *Shinisaurus crocodilurus* in Zhaoping County, Guangxi Autonomous Region. *Sichuan Journal of Zoology* 2: 85-85.
- Lundgren, E., Ramp, D., Stromberg, J.C., Wu, J., Nieto, N. C., Sluk, M., et al. 2021. Equids engineer desert water availability. *Science* 372: 491-495.
- Maddala S., Aluri, J.S.R. 2019. Pollination ecology of the species *Mollugo cerviana* (L.) Ser. (Molluginaceae). *Transylvanian Review of Systematical and Ecological Research* 21: 13-22.
- Martin, S. 2008. Global diversity of crocodiles (Crocodylia, Reptilia) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 587-591.
- Matthews, W.J., Marsh-Matthews, E. 2003. Effects of drought on fish across axes of space, time and ecological complexity. *Freshwater Biology* 48: 1232-1253.
- Melton, D.A. 1976. The biology of armadillo (Tubulidentata-Orycteropodidae). *Mammal Review* 6: 75-88.
- Messenger, M.L., Lehner, B., Cockburn, C., Lamoroux, N., Pella, H., Snelder, T., et al. 2021. Global prevalence of non-perennial rivers and streams. *Nature* 594: 391-397.
- Mills, G., Hes, L. 1997. *The Complete Book of South African Mammals*. Struik, Cape Town, South Africa.
- Moring, J.B., Stewart, K.W. 1994. Habitat partitioning by the wolf spider (Araneae, Lycosidae) guild in streamside and riparian vegetation zones of the Conejos River, Colorado. *Journal of Arachnology* 22: 205-217.
- Naidoo, R., Fisher, B., Manica, A., Balmford, A. 2016. Estimating economic losses to tourism in Africa from the illegal killing of elephants. *Nature Communications* 7: 13379.
- Naiman, R.J. 2008. Freshwater animal diversity assessment – Foreword. *Hydrobiologia* 595: 1-2.
- Naiman, R.J., Rogers, K.H. 1997. Large animals and system-level characteristics in river corridors. *Bioscience* 47: 521-529.
- Nikolaidis, N.P., Demetropoulou, L., Froeblich, J., Jacobs, C., Gallart, F., Prat, N., et al. 2013. Towards sustainable management of Mediterranean river basins: policy recommendations on management aspects of temporary streams. *Water Policy* 15: 830-849.
- Ortega, Z., Arrondo, E., Pérez-García, J.M. 2023. Ecología del Movimiento: del análisis individual a la provisión de servicios ecosistémicos. *Ecosistemas* 32: 2608.
- Paetold, A., Schubert, C.J., Tockner, K. 2005. Aquatic terrestrial linkages along a braided-river: riparian arthropods feeding on aquatic insects. *Ecosystems* 8: 748-759.
- Pal, P., Roy, S. 2014. Edible insects: future of human food-a review. *International Letters of Natural Sciences* 26: 1-11.
- Pérez, I., Giménez, A., Sánchez-Zapata, J.A., Anadón, J.D., Martínez, M., Esteve, M.A. 2004. Non-commercial collection of spur-thighed tortoises (*Testudo graeca graeca*): A cultural problem in southeast Spain. *Biological Conservation* 118: 175-181.
- Prat, N., Gallart, F., von Schiller, D., Polesello, S., García-Roger, E.M., Latron, J., et al. 2014. The Mirage Toolbox: an integrated assessment tool for temporary streams. *River Research and Applications* 30: 1318-1334.
- Puigdefábregas, J., Alonso, J.M., Delgado, L., Domingo, F., Cueto, M., Gutiérrez, L., et al. 1996. The Rambla Honda field site: interactions of soil and vegetation along a catena in semiarid Southeast Spain. En: Brandt, J., Thornes, J. (Eds), *Mediterranean Desertification and Land Use*, pp 137-168. John Wiley, Chichester, UK.
- Ratnasiri, S., Bandara, J. 2017. Changing patterns of meat consumption and greenhouse gas emissions in Australia: will kangaroo meat make a difference? *PLoS ONE* 12: e0170130.

- Ruíz-Olmo, J., Jiménez, J., Chacón, W. 2007. The importance of ponds for the otter (*Lutra lutra*) during drought periods in Mediterranean ecosystems: a case study in Bergantes River. *Mammalia* 71: 16-24.
- Sabater, S., Timoner, X., Bornette, G., De Wilde, M., Stromberg, J.C., Stella, J.C. 2017. The biota of intermittent rivers and ephemeral streams: Algae and vascular plants. En: Datry, T., Bonada, N., Boulton, A. (Eds.), *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams: Ecology and Management*, pp. 189-216. Academic Press. Burlington, NJ, USA.
- Sánchez-Montoya, M.M., Puntí, T., Suárez, M.L., Vidal-Abarca, M.R., Rieradevall, M., Poquet, J.M., et al. 2007. Concordance between ecotypes and macroinvertebrate assemblages in Mediterranean streams. *Freshwater Biology* 52: 2240-2255.
- Sánchez-Montoya, M.M., von Schiller, D., Ruhi, A., Pechar, G.S., Proia, L., Miñano, J., Vidal-Abarca, M.R., Suárez, M.L., Tockner, K. 2016a. Responses of ground-dwelling arthropods to surface flow drying in channels and adjacent habitats along Mediterranean streams. *Ecohydrology* 9: 1376-1387.
- Sánchez-Montoya, M.M., Moleón, M., Sánchez-Zapata, J.A., Tockner, K. 2016b. Dry riverbeds: corridors for terrestrial vertebrates. *Ecosphere* 7: e01508.
- Sánchez-Montoya, M.M., Moleón, M., Sánchez-Zapata, J.A., Escoriza, D. 2017. The biota of intermittent and ephemeral rivers: amphibians, reptiles, birds, and mammals. En: Datry, T., Bonada, N., Boulton, A. (Eds.), *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams: Ecology and Management*, pp. 199-322. Academic Press. Burlington, NJ, USA.
- Sánchez-Montoya, M.M., von Schiller, D., Barbera, G.G., Díaz, A.M., Arce, M.I., del Campo, R., Tockner, K. 2018. Understanding the effects of predictability, duration, and spatial pattern of drying on benthic invertebrate assemblages in two contrasting intermittent streams. *PLoS ONE* 13: e0193933.
- Sánchez-Montoya, M.M., Tockner, K., von Schiller, D., Miñano, J., Catarineu, C., Lencina, J.L., et al. 2020a. Dynamics of ground-dwelling arthropod metacommunities in intermittent streams: The key role of dry riverbeds. *Biological Conservation* 241: 108328.
- Sánchez-Montoya, M.M., Guerrero-Brotons, M., Miñano, J., Gómez, R. 2020b. Effects of debris piles and pools along dry riverbeds on nutrients, microbial activity, and grounddwelling arthropods: a namibian ephemeral river case. *Journal of Arid Environment* 175: 104082.
- Sánchez-Montoya, M.M., Gómez, R., Calvo, J.F., Bartonickâ, T., Datry, T., Paril, P. 2022. Ecological values of intermittent rivers for terrestrial vertebrate fauna. *Science of the Total Environment* 806: 151308.
- Sánchez-Montoya, M.M., Datry, T., Ruhi, A., Carlson, S.M., Corti, R., Tockner, C. 2023. Intermittent rivers and ephemeral streams are pivotal corridors for aquatic and terrestrial animals. *BioScience* 73: 291-301.
- Segev, O., Ziv, M., Lubin, Y. 2003. The male mating system in a desert widow spider. *Journal of Arachnology* 31: 379-393.
- Seidman, V.M., Zabel, C.J. 2001. Bat activity along intermittent streams in Northwestern California. *Journal of Mammalogy* 82: 738-747.
- Sharifi, M., Bafti, S.S., Papenfuss, T., Anderson, S., Kuzmin, S., Rastegar-Pouyani, N. 2009. *Neurergus microspilotus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T59451A11944058. [https:// dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T59451A11944058.en](https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T59451A11944058.en) [Accedido el 05/09/2023]
- Skinner, J.D., Chimimba, C.T. 2005. *The Mammals of the Southern African Subregion*. Third Ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Skoulidakis, N.T., Sabater, S., Datry, T., Morais, M.M., Buffagni, A., Dörflinger, G., et al. 2017. Non-perennial Mediterranean rivers in Europe: status, pressures, and challenges for research and management. *Science of The Total Environment* 577: 1-18.
- Stanley, E.H., Fisher, S.G., Grimm, N.B. 1997. Ecosystem expansion and contraction in streams. *BioScience* 47: 427-435.
- Steward, A.L., Marshall, J.C., Sheldon, F., Harch, B., Choy, S., Bunn, S.E., Tockner, K. 2011. Terrestrial invertebrates of dry river beds are not simply subsets of riparian assemblages. *Aquatic Sciences* 73: 551-566.
- Steward, A.L., von Schiller, D., Tockner, K., Marshall, J.C., Bunn, S.E. 2012. When the rivers runs dry: Human and ecological values of dry riverbeds. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10: 202-209.
- Steward, A.L., Langhans, S.D., Corti, R., Datry, T. 2017. The biota of intermittent rivers and ephemeral streams: Terrestrial and semiaquatic invertebrates. En: Datry, T., Bonada, N., Boulton, A. (Eds.), *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams: Ecology and Management*, pp. 245-271322. Academic Press. Burlington, NJ, USA.
- Steward, A.L., Negus, P., Marshall, J.C., Clifford, S.E., Dent, C. 2018. Assessing the ecological health of rivers when they are dry. *Ecological Indicators* 85: 537-547.
- Steward, A.L., Datry, T., Langhans, S.D. 2022. The terrestrial and semi-aquatic invertebrates of intermittent rivers and ephemeral streams. *Biological Reviews* 97: 1408-1425.
- Stubbington, R. 2012. The hyporheic zone as an invertebrate refuge: A review of variability in space, time, taxa and behaviour. *Marine and Freshwater Research* 63: 293-311.
- Stubbington, R., Chadd, R., Cid, N., Csabai, Z., Miliša, M., Morais, M., et al. 2018. Biomonitoring of intermittent rivers and ephemeral streams in Europe: Current practice and priorities to enhance ecological status assessments. *Science of Total Environment* 618: 1096-1113.
- Stubbington, R., Paillex, A., England, J., Barthès, A., Bouchez, A., Rimet, F., et al. 2019. A comparison of biotic groups as dry-phase indicators of ecological quality in intermittent rivers and ephemeral streams. *Ecological Indicators* 97: 165-174.
- Tickner, D., Opperman, J.J., Abell, R., Acreman, M., Arthington, A.H., Bunn, S.E., et al. 2020. Bending the curve of global freshwater biodiversity loss: An emergency recovery plan. *BioScience* 70: 330-342.
- Tomberlin, J.K., Barton, B.T., Lashley, M.A., Jordan, H.R. 2017. Mass mortality events and the role of necrophagous invertebrates. *Current Opinion in Insect Science* 23: 7-12.
- Tooth, S., Nanson, G.C. 2000. The role of vegetation in the formation of anabranching channels in an ephemeral river, Northern plains, arid central Australia. *Hydrological Processes* 14: 3099-3117.
- Tornés, E., Sabater, S. 2010. Variable discharge alters habitat suitability for benthic algae and cyanobacteria in a forested Mediterranean stream. *Marine and Freshwater Research* 61: 441-450.
- Van Huis, A., Dicke, M., van Loon, J.J.A. 2015. Insects to feed the world. *Journal of Insects as Food and Feed* 1: 3-5.
- Vasquez Díaz, J., Quintero Díaz, G.E. 2007. *Thamnophis melanogaster*. The IUCN Red List of Threatened Species 2007: e.T63982A12725746. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2007.RLTS.T63982A12725746.en> [Accedido el 05/09/2023].
- Velasco, J., Millán, A. 1998. Insect dispersal in a drying desert stream: effects on temperature and water loss. *The Southwestern Naturalist* 43: 80-87.
- Vidal-Abarca, M.R., Nicolas-Ruiz, N., Sánchez-Montoya, M.M., Suárez, M.L. 2023. Ecosystem services provided by dry river socio-ecological systems and their drivers of change. *Hydrobiologia* 850: 2585-2607.
- Vörösmarty, C.J., McIntyre, P.B., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., Davies, P.M. 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467: 555-561.

- Webb, G.J.W., Manolis, S.C., Buckworth, R. 1983. *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River Area, N.T. VI. Nesting biology. *Wildlife Research* 10: 607-637.
- Western, D. 1975. Water availability and its influence on the structure and dynamics of a savannah large mammal community. *African Journal of Ecology* 13: 265-286.
- Westwood, C.G., Teeuw, R.M., Wade, P.M., Holmes, N.T.H., Guyard, P. 2006. Influences of environmental conditions on macrophyte communities in drought-affected headwater streams. *River Research and Applications* 22: 703-726.
- Wiens, J.A., Milne, B.T. 1989. Scaling of "landscapes" in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle's perspective. *Landscape Ecology* 3: 87-96.
- Williams, D.D., Hynes, H.B. 1977. The ecology of temporary streams II. General remarks on temporary streams. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 62: 53-61.
- Williams, K.S. 1993. Use of terrestrial arthropods to evaluate restored riparian woodlands. Restoration. *Ecology* 1: 107-116.
- Wishart, M. 2000. The terrestrial invertebrate fauna of a temporary stream in southern Africa. *African Journal of Zoology* 35: 193-200.
- Zeller, K.A., McGarigal, K., Whiteley, A.R. 2012. Estimating landscape resistance to movement: A review. *Landscape Ecology* 27: 777-797.