

METABOLISMO DE PRODUCTORES DE UN ARROYO PAMPEANO

C. VILCHES Y A. GIORGI

PRODEA- Departamento de Ciencias Básicas, Universidad Nacional de Luján
Programa de Investigación en Ecofisiología Aplicada, Universidad Nacional de Luján
adonis@coopenetlujan.com.ar

ABSTRACT. Low current velocities, high nutrient levels, the lack of riparian forest vegetation, and the development of dense and rich macrophyte communities characterize many Pampean streams. The objective of this study was to describe the most important sources of production and respiration in different communities of a pampean stream, and to compare the energetic support of the trophic web in streams of other places. Production and respiration estimations were carried out using clear and opaque acrylic chambers in the same reach of the stream, in two opportunities in summer and one opportunity in winter. The results indicated that the macrophyte community is the most important one in capturing and transforming light energy, although the epiphyton and phytobenthos communities support many herbivorous and are the bottom of the trophic web at this stream. Therefore, the gross production is higher than many others are streams but no the food offer to grazers.

Keywords: metabolism, producers, streams, pampean plain.

Palabras Clave: metabolismo, productores, arroyos, llanura pampeana.

INTRODUCCIÓN

El concepto de River Continuum (RCC) (Vannote *et al.*, 1980) ha sido una herramienta para muchos estudios de arroyos en los últimos 25 años. Esta teoría propone que los ríos tienen un gradiente longitudinal originado por cambios en la morfología e hidrología desde las nacientes hasta la desembocadura. Dichos cambios se reflejarían en la biota y el funcionamiento del arroyo. En arroyos de cabecera (órdenes 1 a 3) los autores proponen la existencia de una fuerte influencia de los bosques ribereños, los cuales reducirían la producción autotrófica por el sombreado que generan y además contribuirían con grandes cantidades de material alóctono. En los arroyos de orden intermedio (4 a 6) la reducción de la importancia de las entradas orgánicas por vía terrestre coincide con el incremento de la importancia de la producción primaria y el transporte de materia orgánica desde aguas arriba.

Los estudios posteriores en ríos de zonas tropicales y subtropicales han contribuido a una redefinición del concepto de River Continuum, (Minshall *et al.*, 1985). Dichos autores proponen un "corrimiento de escala" en la cual arroyos de bajo or-

den que se encuentren en zonas sin árboles, como los de las zonas desérticas, tendrían algunas características de los arroyos de ordenes intermedios como la presencia de macrófitos y un índice P/R mayor que 1.

Tanto la presencia de macrófitas como la falta de bosque ribereño son características comunes en los arroyos pampeanos (Giorgi *et al.*, 2005). Pese a estas particularidades, existe relativamente poca información de las características ecológicas de estos arroyos (Claps, 1991, 1996; Solari y Claps 1996; Giorgi *et al.*, 1998; Feijoó *et al.*, 1999, Bauer *et al.*, 2000, Giorgi *et al.*, 2005). Particularmente no se ha investigado la importancia relativa de las comunidades de productores en este tipo de arroyos. El objetivo de este estudio fue estimar el metabolismo (producción y respiración) de los productores de un arroyo pampeano y compararlo con los valores hallados en arroyos de otro tipo de ambientes.

El estudio se llevó a cabo en un tramo de segundo orden del arroyo Las Flores donde se encuentran diferentes comunidades que contribuyen a la producción del sistema. Este arroyo ha sido poco perturbado por actividades humanas (Feijoó *et al.*, 1999; Giorgi *et al.*, 2005).

Área de Estudio

El arroyo Las Flores es un arroyo de segundo orden localizado en la cuenca media del río Luján (Noreste de la provincia de Buenos Aires) (Fig. 1). Este curso de agua se desarrolla a través del pastizal de llanura pampeano, con suelos fértiles con alto contenido de materia orgánica y nutrientes formados por depósitos de loes durante el cuaternario (Papadakis, 1980; Sala *et al.*, 1983). El pastizal esta compuesto por hierbas anuales adaptadas que sufren el efecto del fuego en verano y de congelamiento en invierno. No existen plantas perennes en forma natural excepto dos especies de árboles (*Celtis tala* Gill. ex Planch y *Salix humboldtiana* Willd.) que crecen en áreas con condiciones particulares. Sin embargo es muy común encontrar varias zonas forestadas con especies introducidas, especialmente cerca de los cursos de agua (Cabrera y Willink, 1973). El clima es templado húmedo con una media anual de precipitación entre 600 y 1200 mm y una media anual de temperatura de 16 °C. Si bien la precipitación se distribuye en el curso del año, el máximo de lluvias se halla generalmente en otoño y primavera. (Andrade, 1985).

Muchos arroyos pampeanos usualmente se originan en pequeñas depresiones con plantas emergentes tales como *Juncus* spp. o *Typha latifolia* L., las cuales también pueden encontrarse en los cursos de orden medio. Los arroyos reciben agua por precipitación e infiltración de agua subterráneas y presentan un flujo y un caudal muy bajo debido a la suave pendiente de la región. Los fondos de los arroyos pre-

sentan un sustrato con alto contenido de carbonato de calcio y una ausencia total de rocas o guijarros sobre el que se depositan sedimentos finos, principalmente limo y arcilla. En zonas poco perturbadas, la falta de vegetación ribereña permite que la luz solar alcance fácilmente el fondo de los arroyos permitiendo el desarrollo de densas comunidades de macrófitas que se establecen directamente adheridas sobre el fondo, en muchos casos mediante raíces adventicias. Además las algas epifitas que crecen asociadas a dichas plantas o en el fondo, en las zonas donde las macrófitas no han colonizado. La presencia de macrófitas permite generar refugios para numerosos consumidores (invertebrados y peces) que viven asociados a esta comunidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las experiencias se realizaron en el verano e invierno de 2005. Tanto la producción como la respiración se estimaron utilizando cámaras rectangulares de acrílico de 400 cm² de base y 11 cm de profundidad (Fig. 2). Debido a que el flujo fue muy lento se consideró el sistema similar a uno léntico por lo que no se utilizaron bombas de recirculación (Velasco *et al.*, 2003). La temperatura de las cámaras nunca excedió la temperatura del arroyo en más de 2°C. Los periodos de incubación fueron de una hora debido a la alta producción. Se registraron las concentraciones de fósforo reactivo soluble y de amonio al comienzo y al final del experimento para comprobar que no hubiera déficit de nutrientes durante el mismo. Dichos iones se determinaron de acuerdo a APHA, 1995 utilizando un espectrofotómetro Shimadzu UV-Visible para la lectura de las absorbancias de los extractos.

Las cámaras se sumergieron dentro del arroyo durante todo el período de incubación. Las condiciones de oscuridad se obtuvieron cubriendo las cámaras con material opaco que impidiera el paso de la luz. Los sustratos utilizados fueron: 1) Macrófitas: macrófitas sumergidas lavadas (*Egeria densa*, *Ceratophyllum demersum*); 2) Epifiton: macrófitas sumergidas sin lavar, y 3) Fitobentos: ladrillos colonizados en el fondo del arroyo por más de 20 años. Todos ellos se colectaron del arroyo mo-

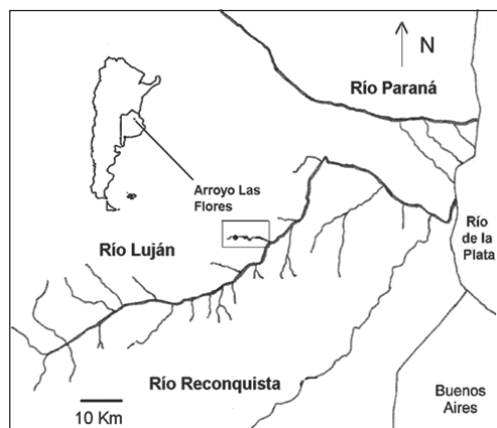


Figura 1. Mapa mostrando la localización del arroyo Las Flores y el sitio de muestreo.

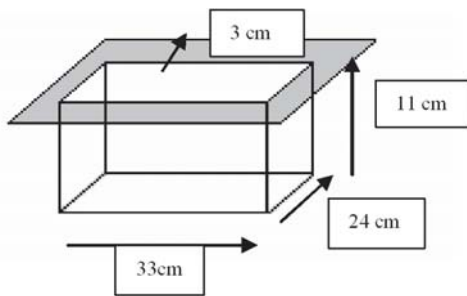


Figura 2. Esquema de una cámara de metabolismo utilizada en este estudio

mentos antes del inicio del experimento y se realizaron tres réplicas para cada tipo de sustrato. Además se utilizaron como control tres cámaras llenas únicamente con agua del arroyo. Se midió el oxígeno disuelto antes y al final de cada incubación con oxímetro Hanna HI9142. Se registró también, en cada oportunidad, la temperatura del agua, el pH y la conductividad con un sensor Hanna HI9023 y Hanna HI9033 respectivamente, para verificar que no hubiera cambios notables en relación al medio circundante.

Se utilizó el volumen de cada cámara para corregir los valores de variación de oxígeno en cada caso. La respiración de la comunidad (RC) se calculó a partir de la variación en la incubación a oscuridad extrapolada a un período de 24 hs. La producción neta de la comunidad (PNC) se calculó de las incubaciones realizadas a la luz y extrapoladas a un período de 15 hs para el verano y de 12 hs para el invierno. La producción bruta de la comunidad (PBC) se calculó por la suma de PNC y RC. Tanto la respiración como las producciones bruta y neta se corrigieron por la biomasa del sustrato correspondiente. La producción de oxígeno se convirtió a carbono fijado multiplicándolo por 0,375 asumiendo la relación asociada con la ecuación de fotosíntesis (Margalef, 1983).

La biomasa de cada sustrato se calculó como se describe a continuación. En el caso de las macrofitas se lavaron previamente y luego se secaron a 60 °C hasta peso constante (PS) y posteriormente se calcinó a 480 °C por 4 hs para estimar el porcentaje de material orgánico e inorgánico. Para el sustrato epifiton se utilizaron macrofitas sumergidas sin lavar que luego del experimento se llevaron al laboratorio para limpiar cuidadosamente. Las

macrofitas limpias se secaron para las estimaciones de PS y peso orgánico. Para obtener la biomasa de epifiton se filtró una porción de la resuspensión mediante una bomba de vacío utilizando filtros Whatman GF/F que luego se secaron a 60 °C hasta peso constante y a 480 °C para obtener el peso orgánico e inorgánico. Estos valores se convirtieron en carbono orgánico dividiéndolos por un factor de 2,4 (Margalef, 1983). Para el sustrato fitobentos, se utilizaron ladrillos que estuvieron sumergidos en el arroyo al menos por 20 años. Luego del experimento se cepillaron y una porción del material obtenido se filtró y secó igual que en el caso de epifiton para obtener las estimas de biomasa. La superficie de los ladrillos fue calculada por el método del pesaje (Lopretto y Tell, 1995).

En el tramo de estudio de 50 metros de longitud se estimó para cada fecha el área cubierta por cada comunidad. Esto se hizo para extrapolar los valores estimados en las cámaras de metabolismo a una unidad de superficie mediante la cual pudiera calcularse la contribución relativa de cada comunidad al metabolismo del arroyo.

RESULTADOS

La contribución relativa de cada comunidad al metabolismo por unidad de superficie indica que las macrofitas tienen la mayor producción tanto en invierno como en verano. Su producción neta en ambas estaciones fue similar (alrededor de 11, 5 mg C/m². día). Dicha producción representó aproximadamente el 60 % de la producción del sistema en verano y el 40 % de la producción en invierno. Esta diferencia se debió a que, en invierno se duplicó la producción neta del epifiton que fue de 7, 53 mg C/m². día en verano y de 14, 48 mg C/m². día en invierno. El fitobentos en cambio tuvo valores bajos de producción neta tanto en verano (0,39 mg C/m². día) como en invierno (0,30 mg C/m². día) (Fig. 3 a y b). También es interesante destacar que las macrofitas reducen su respiración en invierno mientras que el epifiton, la incrementa. Esto puede deberse a un incremento de la actividad del epifiton en invierno donde se registró una mayor biomasa por superficie de planta. Si bien las macrofitas también incrementaron su biomasa, el sombreado pro-

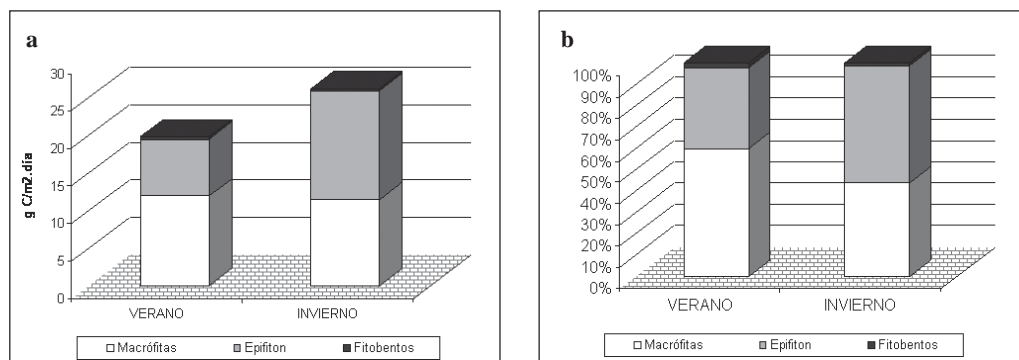


Figura 3. Contribución de las diferentes comunidades a la producción en el arroyo. a) producción estimada para cada comunidad, b) porcentaje de aporte de cada comunidad.

ducido por el perifiton puede haber limitado su actividad metabólica (Fig. 4). El fitobentos, por otro lado no presentó cambios en la respiración registrada en verano y en invierno (Tabla 1).

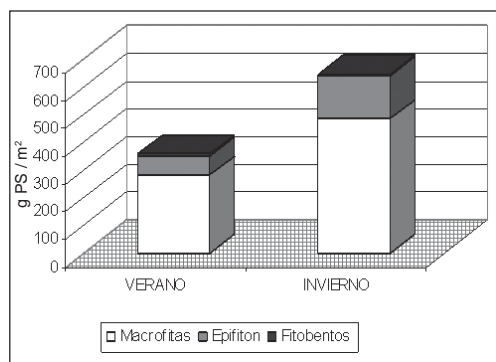


Figura 4. Biomasa de macrófitas, epifiton y fitobentos en verano e invierno.

		Verano	Invierno
Macrófitas	PNC	11.90	11.46
	RC	4.27	2.51
	PBC	16.17	13.97
Epifiton	PNC	7.53	14.48
	RC	1.85	5.72
	PBC	9.38	20.20
Fitobentos	PNC	0.39	0.30
	RC	0.17	0.16
	PBC	0.56	0.46

Tabla 1. Comparación del metabolismo de macrófitas, epifiton y fitobentos entre verano e invierno de acuerdo con la superficie del tramo y la representación de cada comunidad en él. Todos los datos se expresan en gC/m².día.

DISCUSIÓN

Algunos ríos y arroyos carecen en sus nacientes de vegetación boscosa ribereña. Este es el caso de los ríos de pradera (Wiley *et al.*, 1990), arroyos en regiones áridas (Fisher y Grimm 1988; Suárez y Vidal Abarca 2000), y algunos arroyos de llanura. En ellos, las comunidades de macrófitas suelen tener amplio desarrollo en alguna época (Sand-Jensen *et al.*, 1988; Young y Huryn 1996). El arroyo Las Flores es un arroyo pampeano caracterizado por la falta de vegetación ribereña, bajas velocidades de corrientes, altos niveles de nutrientes, la ausencia de periodos secos o de temperaturas extremas, y el desarrollo de densas y ricas comunidades de macrófitas que suelen estar presentes durante todo el año.

Debido a algunas características tales como la baja pendiente, la homogeneidad de materiales en el lecho y la falta de fuertes restricciones para el crecimiento de los productores primarios, los arroyos pampeanos presentan buenas condiciones para el desarrollo de esas comunidades. Los altos niveles de nutrientes contribuyen a la alta productividad al no estar la incidencia lumínica limitada por la vegetación ribereña.

La comparación entre nuestros resultados y los de otros autores (Tabla 2) se presentan en las Figuras 5 y 6. Esas figuras muestran que los arroyos con bosques en sus márgenes presentan bajos valores de producción bruta pero que aquellos de vegetación no boscosa, también suelen presentar valores bajos de producción (menores a 10 mg C/m².día). El arroyo Las Flores, en particular, es el segundo de más

Arroyo	Estación	Cita	Arroyo	Estación	Cita
1 Deep Creek	media anual	Minshall, 1978 (4)	46 Topehaehae	media anual	Wilcock <i>et al</i> , 1998
2 Rattlesnake Creek	media anual	Cushing & Wolf 1984 (4)	47 Waiau	verano	Wilcock <i>et al</i> , 1998
3 Necker	media anual	Uehlinger & Naegeli 1998	48 Waihekau	primavera	Wilcock <i>et al</i> , 1998
4 Hassayampa river	media anual	Uehlinger <i>et al</i> , 2002 (1)	49 Waihou	primavera	Wilcock <i>et al</i> , 1998
5 Agüera	media anual	Elósegui & Pozo 1998	50 Waitoa	media anual	Wilcock <i>et al</i> , 1998
6 Agüera	media anual	Elósegui & Pozo 1998	51 Whakapipi	primavera	Wilcock <i>et al</i> , 1998
7 Stradomka2	verano	Fleituch, 1999	52 Wharekawa	verano	Wilcock <i>et al</i> , 1998
8 Walker Branch	media anual	Marzolf <i>et al</i> , 1998 (1)	53 Fuirosos stream	media anual	Acuña <i>et al</i> , 2004
9 Walker Branch	media anual	Marzolf <i>et al</i> , 1994	54 Riera major	media anual	Guash & Sabater 1998 (4)
10 Walker Branch	primavera	Hill <i>et al</i> , 2001	55 La Solana	media anual	Guash & Sabater 1998 (4)
11 White Oak creek	primavera	Hill <i>et al</i> , 2001	56 Ogeechee River	media anual	Edwards & Meyer, 1987 (1)
12 White Clay creek	verano	Bott <i>et al</i> , 1978	57 Ivel River	media anual	Edwards & Owens, 1962 (1)
13 White Clay creek	verano	Bott <i>et al</i> , 1978	58 Neuse River	media anual	Hoskin, 1959 (1)
14 Silver Spring	invierno	Odum,1956	59 Mühlbach	media anual	Kaenel <i>et al</i> , 2000 (1)
15 Itchen river	media anual	Butcher <i>et al</i> , 1930 (2)	60 La Trobe River	media anual	Chessman, 1985 (1)
16 River Lark	media anual	Butcher <i>et al</i> , 1930 (2)	61 South saskatchewan r.	primavera	Bott <i>et al</i> , 1997
17 Taieri river	media anual	Young & Huryn, 1996 (1)	62 Vermilion river1	verano	Wiley <i>et al</i> , 1990
18 Sutton	media anual	Young & Huryn, 1999 (1)	63 Vermilion river2	verano	Wiley <i>et al</i> , 1990
19 Powder	media anual	Young & Huryn, 1999 (1)	64 Vermilion river3	verano	Wiley <i>et al</i> , 1990
20 Lee	media anual	Young & Huryn, 1999 (1)	65 Vermilion river4	verano	Wiley <i>et al</i> , 1990
21 Big	media anual	Young & Huryn, 1999 (1)	66 Vermilion river5	verano	Wiley <i>et al</i> , 1990
22 Three o'clock	media anual	Young & Huryn, 1999 (1)	67 Vermilion river6	verano	Wiley <i>et al</i> , 1990
23 Rapphannoch River	primavera	Hornberger <i>et al</i> , 1977 (3)	68 Vermilion river7	verano	Wiley <i>et al</i> , 1990
24 S. Fork Rivanna R.	primavera	Hornberger <i>et al</i> , 1977 (3)	69 Big Creek	verano-otoño	Bachmann <i>et al</i> , 1988 (3)
25 Rivanna River	verano	Hornberger <i>et al</i> , 1977 (3)	70 White river	verano	Denham 1938 (2)
26 South River	verano	Hornberger <i>et al</i> , 1977 (3)	71 White river	verano	Denham 1938 (2)
27 Mechums River	otoño-invierno	Hornberger <i>et al</i> , 1977 (3)	72 Las Flores	media anual	Este estudio
28 Baker River	verano	Hornberger <i>et al</i> , 1977 (3)	73 Montesina	media anual	Mollá <i>et al</i> , 1994
29 New Hope Creek	media anual	Hall, 1972 (3)	74 Chicamo	media anual	Velasco <i>et al</i> , 2003
30 Black Creek	media anual	Meyer & Edwards 1990 (3)	75 Chicamo	media anual	Suárez & Vidal - Abarca 2000 (4)
31 Buffalo Creek	verano	McDiffet <i>et al</i> , 1972 (3)	76 Sycamore Creek	verano	Grimm & Fisher 1984 (3)
32 Fort River	media anual	Fisher & Carpenter 1976 (3)	77 Sycamore Creek	primavera	Mulholland <i>et al</i> , 2001(4)
33 Awaroa	verano	Wilcock <i>et al</i> , 1998	78 Pinto Creek (est 1)	primavera	Lewis & Gerking 1979 (3)
34 Kaniwhaniwha	verano	Wilcock <i>et al</i> , 1998	79 Pinto Creek (est 2)	primavera	Lewis & Gerking 1979 (3)
35 Kaniwhaniwha	verano	Wilcock <i>et al</i> , 1998	80 Río Calaberías	media anual	Fellows <i>et al</i> , 2001
36 Mangaone	verano	Wilcock <i>et al</i> , 1998	81 Río Calaberías	media anual	Fellows <i>et al</i> , 2001
37 Mangaoronga	verano	Wilcock <i>et al</i> , 1998	82 Río Calaberías	media anual	Fellows <i>et al</i> , 2001
38 Mangaotama	primavera	Wilcock <i>et al</i> , 1998	83 Río Calaberías	media anual	Fellows <i>et al</i> , 2001
39 Matahuru	verano	Wilcock <i>et al</i> , 1998	84 Gallina Creek	media anual	Fellows <i>et al</i> , 2001
40 Ohinemuri	verano	Wilcock <i>et al</i> , 1998	85 Gallina Creek	media anual	Fellows <i>et al</i> , 2001
41 Oponitui	primavera	Wilcock <i>et al</i> , 1998	86 Gallina Creek	media anual	Fellows <i>et al</i> , 2001
42 Oraka	verano	Wilcock <i>et al</i> , 1998	87 Gallina Creek	media anual	Fellows <i>et al</i> , 2001
43 Piako	media anual	Wilcock <i>et al</i> , 1998	88 Pindso	verano	Sand-Jensen <i>et al</i> , 1989
44 Piakonui	verano	Wilcock <i>et al</i> , 1998	89 Pindso	verano	Prahl <i>et al</i> , 1991
45 Toenepi	verano	Wilcock <i>et al</i> , 1998	90 Vettierslev	verano	Sand-Jensen <i>et al</i> , 1989

(1) Acuña *et al.*, 2004; (2) Odum, 1956; (3) Mollá *et al.*, 1984; (4) Velasco *et al.*, 2003.

Tabla 2. Arroyos presentados en las figuras 5 y 6 con indicación de los artículos de referencia de los cuales se obtuvo información.

alto nivel de producción bruta ya que el primer valor es uno reportado por Velasco *et al.*(2003) en el arroyo Chicamo. Adicionalmente, hay pocos valores de P/R más altos que uno porque la respiración es a

menudo mucho mayor o similar a la producción bruta haciendo que el cociente P/R sea generalmente 1 o menor. (Fig. 6). Dado que en el arroyo Las Flores fueron consideradas las comunidades de produc-

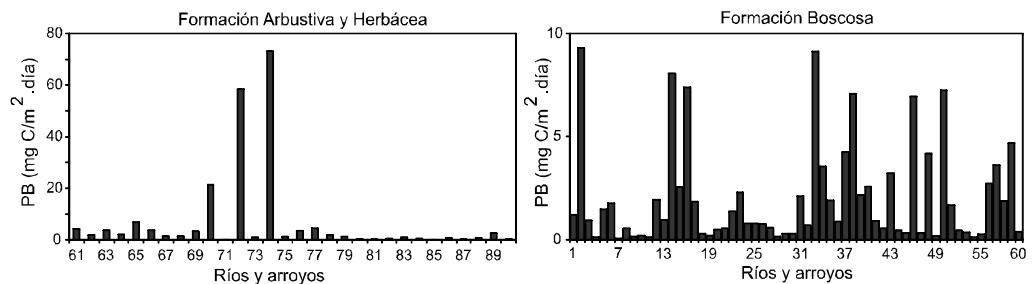


Figura 5. Producción bruta (PB) de 90 arroyos. Los mismos se agruparon de acuerdo a la vegetación predominante en el paisaje. Biotomas según Smith & Smith, 2001. Referencias en Tabla 2.

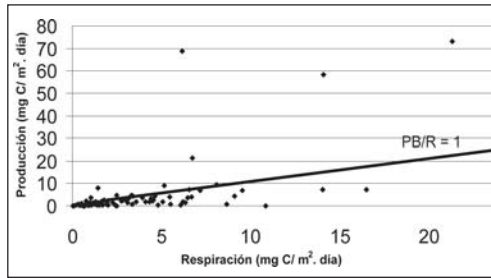


Figura 6. Producción bruta versus respiración en 90 arroyos del mundo. Referencias en Tabla 2.

tores únicamente, es posible que los valores del P/R del ecosistema sean mucho menores a los presentados. Sin embargo, debe destacarse que en arroyos con macrófitas como el Chicamo (España), Sycamore (Estados Unidos), Pindso (Dinamarca), y Las Flores (Argentina), el exceso de producción es tal que el índice P/R alcanza valores mucho más altos que 1.

Este exceso de producción no es aprovechado directamente por los herbívoros ya que la mayoría de los encontrados en este cuerpo de agua se desarrollan en relación a la producción aportada por el epifiton (Giorgi *et al.*, 2005). Sin embargo, el desarrollo de las macrófitas es importante por dos aspectos estructurales y uno trófico. Las macrófitas generan la heterogeneidad del sistema y estructuran el resto de las comunidades constituyéndose de ese modo en una comunidad clave en los ecosistemas acuáticos pampeanos. Desde el punto de vista trófico, las macrófitas parecieran cobrar importancia en la vía de los detritívoros y en la circulación de nutrientes. Dado que el desarrollo del epifiton depende de la presencia de macrófitas, los arroyos pampeanos deberían considerarse como extremadamente frágiles. La presencia de macrófitas asegura en el arroyo Las Flores un buen desarrollo de las epifitas y consecuentemente de los macroinvertebrados y consumidores asociados a éstos. Su ausencia, producto de perturbaciones antrópicas puede modificar las características ecológicas más importantes de este tipo de arroyos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Lucas Miranda, Eduardo Troitino, Claudia Feijoó y Rubén Carmody por su asistencia en las tareas de

campo y las sugerencias del referee que ayudaron a mejorar el manuscrito. Este estudio fue apoyado por CONICET (Res. Número 1584) y el Departamento de Ciencias Básicas de la Universidad Nacional de Luján.

BIBLIOGRAFÍA

- APHA (American Public Health Association). 1995. Standard methods for the examination of water and wastewater. APHA, Washington D.C., 1196 pp.
- Acuña, V., A. Giorgi, I. Muñoz, U. Uehlinger y S. Sabater. 2004. Flow extremes and benthic organic matter shape the metabolism of a headwater mediterranean stream. *Freshwater Biology*, 49: 960-971
- Andrade, M. I. 1986. Factores de deterioro ambiental en la cuenca del Río Luján. Contribución del Instituto de Geografía, Facultad de Filosofía y Letras (UBA), Bs. As.
- Bauer, D., N. Gómez, M. Licursi, C.S. Ocon, A. Paggi, A. Rodríguez Capitulo y M. Tangorra. 2002. Ecological Status of Pampean Plain Streams and Rivers. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, Stuttgart, 28: 259-262.
- Bott, T.L., J.T. Brock, C.E. Cushing, S.V. Gregory, D. King y R.C. Petersen. 1978. A comparison of methods for measuring primary productivity and community respiration in streams. *Hydrobiologia*, 60: 3-12
- Bott, T.L., J.T. Brock, A. Baatrup-Pedersen, P.A. Chambers, W.K. Dodds, K.T. Himbeatult, J.R. Lawrence, D. Planas, E. Zinder y G.M. Wolfaardt. 1997. An evaluation of techniques for measuring periphyton metabolism in chambers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 715-725
- Cabrera, A. y Willink, A. 1973. Biogeografía de América Latina. Serie Biología. Monografía N° 13. Organización de Estados Americanos.
- Claps M. C. 1991. Diatom communities on aquatic macrophytes of pampasic lotic environments (Argentina). *Acta Hydrobiologica*, 33: 195 - 208.
- Claps M. C. 1996. Structure and dynamics of epipellic algae from a plain river (Samborombón River, Buenos Aires, Argentina). *Archiv für Hydrobiologie*, 137: 251-263.
- Elósegui, A. y M.J. Pozo. 1998. Epilithic biomass and metabolism in a north Iberian stream. *Aquatic Science*, 60: 1-16.
- Fellows, C.S., H.M. Vallet y C.N. Dahm. 2001. Whole-stream metabolism in two montane streams: contribution of the hyporheic zone. *Limnology and Oceanography*, 46 (3): 523-531
- Feijoó C., Giorgi A., García M. E. y F. Momo. 1999. Temporal and spatial variability in streams of a pampean basin. *Hydrobiologia*, 394: 41-52.
- Fisher S. G. y N. B. Grimm. 1988. Disturbance as a determinant of structure in a Sonoran Desert stream ecosystem. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte*

- Limnologie, 23: 1183-1189.
- Fleituch, T.** 1999. Responses of benthic community metabolism to abiotic factors in a mountain river in southern Poland. *Hydrobiologia*, 380, 27-41
- Hill, W. R., P. J. Mulholland y E. R. Marzolf.** 2001. Stream ecosystem responses to forest leaf emergence in spring. *Ecology*, 82: 2306-2319.
- Giorgi A., Feijoó C., Calviño P. y F. Dutweiler.** 1998. Annual variation of periphyton biomass in two plain streams with different macrophyte abundance. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 26: 1698-1701.
- Giorgi, A., C. Feijoó y G. Tell.** 2005. Primary producers in a Pampean stream: Temporal variation and structuring role. *Biodiversity and Conservation*. 14: 1699-1718
- Lopretto E. y G. Tell.** 1995. Ecosistemas de aguas continentales: metodologías para su estudio. Tomo I. Ed. Sur, La Plata. 895 pp.
- Margalef, R.** 1983. *Limnología*. Ed. Omega, Barcelona, 1010 pp.
- Marzolf, E.R., P.J. Mulholland y A.D. Steinman.** 1994. Improvement to the diurnal Upstream-Downstream dissolved oxygen change technique for determining whole-stream metabolism in small streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 1591-1599
- Minshall G. W., Cummins K. W., Petersen R. C., Cushing C. E., Bruns D. A., Sedell J. R. y R.L. Vannote.** 1985. Developments in stream Ecosystem Theory. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42: 1045-1054.
- Mollá, S., L. Maltchik y C. Casado.** 1994. Primeros datos sobre el metabolismo de un arroyo temporal mediterráneo de Sierra Morena (Córdoba). *Limnética*, 10: 59-67
- Odum, H. T.** 1956. Primary production in flowing waters. *Limnology and Oceanography*, 2: 85-97
- Papadakis J.** 1980. *El suelo*. Ed. Albatros, Buenos Aires, 346 pp.
- Prahl C., Jeppesen E., Sand-Jensen K. y Moth-Iversen T.** 1991. A continuous-flow system for measuring in vitro oxygen and nitrogen metabolism in separated stream communities. *Freshwater Biology*, 26: 495-506.
- Sala J. M., González N. y E. Kruse.** 1983. Generalización hidrológica de la Provincia de Buenos Aires. En: *Resúmenes Coloquio Internacional sobre Hidrología de Grandes Llanuras*, pp 974-1009. Comité Nacional para el Programa Hidrológico Internacional, Buenos Aires, Argentina 11-20 Abril 1983. Olavarría, Argentina.
- Sand-Jensen K., Moller J. y B. H. Olesen.** 1988. Biomass regulation of microbenthic algae in Danish lowland streams. *Oikos* 53: 332-340.
- Sand-Jensen K., Borg D. y E. Jeppesen.** 1989. Biomass and oxygen dynamics of the epiphytic community in a Danish lowland stream. *Freshwater Biology*, 22: 431-443.
- Smith, R.L. y T. M. Smith.** 2001. *Ecología*. Ed. Addison Wesley, New York, 642pp
- Solari L. C. y M. C. Claps.** 1996. Planktonic and benthic algae of a pampean river (Argentina): comparative analysis. *Annals de Limnologie*, 32: 89-95.
- Suárez L. y R. Vidal-Abarca.** 2000. Metabolism of a semi-arid stream of south east Spain. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 27: 756-761.
- Uehlinger, U. y M.W. Naegeli.** 1998. Ecosystem metabolism, disturbance, and stability in a prealpine gravel bed river. *Journal of North American Benthological Society*, 17 (2), 165-178
- Vannote R. L., Minshall G. W., Cummings K. W., Sedell J. R. y C. E. Cushing.** 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130-137.
- Velasco, J., A. Millard, M. R. Vidal-Abarca, M. L. Suárez, C. Guerrero y M. Ortega.** 2003. Macrophytic, epipelic and epilithic primary production in a semiarid Mediterranean stream. *Freshwater Biology*, 48: 1408-1420.
- Wiley M.J., Osborne L.L. y R.W. Larimore R.W.** 1990. Longitudinal structure of an agricultural prairie system and its relationship to current stream ecosystem theory. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47: 373-384.
- Wilcock, R.J., J.W. Nagels, G.B. McBride, K.J. Collier, B.T. Wilson y B.A. Huser.** 1998. Characterisation of lowland streams using a single-station diurnal curve analysis model with continuous monitoring data for dissolved oxygen and temperature. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 32: 67-79
- Young R. G. y A. Huryn.** 1996. Interannual variation in discharge controls ecosystem metabolism along a grassland river continuum. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 2199-2211.