

El ecotono hiporreico. Variables físico-químicas y biota asociada.

The hyporheic ecotone. Physico-chemicals variables and associated biota.

Referencia Secretaría: BIO/17/18-078

Tema: Ecología

Trabajo Fin de Grado en Biología

Autor: Jessica Bernal Borrego

Tutora: Begoña Bautista Bueno

Área de conocimiento y/o departamento: Ecología y Geología

Fecha de presentación: Septiembre 2018

ÍNDICE

| | |
|---|-----|
| Agradecimientos | III |
| Resumen | IV |
| Abstract | V |
| 1. Introducción | 1 |
| 1.1. Ecotono, concepto e historia | 1 |
| 1.2. La zona hiporreica como ecotono | 3 |
| 1.3. Objetivos | 7 |
| 2. Factores hidrológicos y geomorfológicos asociados a la zona hiporreica | 7 |
| 2.1. Escala de cuenca | 8 |
| 2.2. Escala de valle | 11 |
| 2.3. Escala de tramo | 14 |
| 3. Comunidades de invertebrados y microbiota en el ecotono hiporreico | 18 |
| 3.1. Clasificación de la fauna hiporreica | 18 |
| 3.2. Biodiversidad y distribución en el ecotono hiporreico | 20 |
| 3.3. Biogeoquímica hiporreica | 25 |
| 4. Funciones ecosistémicas del ecotono hiporreico | 28 |
| 5. Amenazas y factores antropogénicos que afectan al ecotono hiporreico | 30 |
| 6. Conclusiones y líneas futuras | 33 |
| 7. Bibliografía | 35 |
| 8. Anexo: Resumen de técnicas de monitoreo aplicadas al ecotono hiporreico | 47 |

Agradecimientos

A Begoña, por su excelente labor docente y su calidez como persona; a Tana y Xena, por su fuerza y cariño incondicional; y a David, por compartir el camino.

El ecotono hiporreico. Variables físico-químicas y biota asociada.

RESUMEN

En la mayoría de los sistemas fluviales, el agua superficial se encuentra conectada con la corriente subterránea a través de los sedimentos del lecho del río. Esta zona de transición saturada, en la que se produce un intercambio bidireccional de materia y de energía, se denomina zona hiporreica o **ecotono hiporreico**. El ecotono hiporreico se encuentra fuertemente influenciado por las variaciones espacio-temporales. Examinamos los factores hidrológicos y geomorfológicos que afectan a los flujos de intercambio hiporreico, desde la escala de cuenca hidrológica hasta la escala de tramo del río. Las características texturales del sedimento, así como la magnitud y dirección de estos cambios, manifestados especialmente en las zonas de afloramiento y hundimiento, serán definitorias en la distribución de la fauna hiporreica. Esta fauna ha demostrado tener un papel crucial en el mantenimiento de las funciones ecosistémicas necesarias para garantizar la calidad del agua y protección de éstas frente a la contaminación y el deterioro provocados directa e indirectamente por los efectos antrópicos. El estudio de estos aspectos entra de lleno en los objetivos de la Directiva Marco del Agua, motivo por el cual se ha propuesto la inclusión específica de los ecotonos hiporreicos en el ámbito legislativo.

Palabras clave:

afloramiento, agua, contaminación, ecotono, ecosistémicas, flujos, hiporreico, hundimiento, intercambio, río, sedimento.

The hyporheic ecotone. Physico-chemicals variables and associated biota.

ABSTRACT

In most river systems, surface water is connected to the groundwater stream through the riverbed sediments. This saturated transition zone, in which there is a bidirectional exchange of matter and energy, is called the hyporheic zone or **hyporheic ecotone**. The hyporheic ecotone is strongly influenced by spatio-temporal variations. We examine the hydrological and geomorphological factors that affect the hyporheic exchange flows, from the catchment scale to the river reach scale. The textural characteristics of the sediment, as well as the magnitude and direction of these changes, especially exhibited in the upwelling and downwelling zones, are key in the distribution of the hyporheic fauna. This fauna has been shown to play a crucial role in maintaining the necessary ecosystem functions to guarantee water quality and protect water against pollution and degradation caused directly and indirectly by anthropic effects. The study of these aspects are directly linked to the objectives of the Water Framework Directive, which is why the specific inclusion of hyporheic ecotones in the legislative field has been proposed.

Keywords:

exchange, ecotone, ecosystem, downwelling, flows, hyporheic, pollution, river, sediment, upwelling, water.

1. INTRODUCCIÓN.

1.1. Ecotono, definición y desarrollo histórico.

La Comisión Mundial sobre el Medio Ambiente y el Desarrollo, creada en virtud de la resolución número 38/161 de la Asamblea General aprobada en otoño de 1983 por la Organización de las Naciones Unidas (ONU), sentó las bases de una agenda global para el cambio con la publicación del informe “Nuestro Futuro Común” (*Our Common Future*; Brundtland, 1987). Este informe representó una llamada urgente desde la Asamblea General de la ONU con el objetivo principal de abordar el amplio espectro de cuestiones ambientales, sociales, económicas y políticas asociadas con el desarrollo sostenible (Brundtland, 1987).

La Comisión priorizó la atención en los temas de población y recursos humanos, especies y ecosistemas, energía, industria y urbanismo. El mensaje principal que transluce de este informe es que no es posible un crecimiento económico sostenido sin el sostenimiento de los recursos sobre los que éste opera, lo que se traduce en la necesidad de reconocer que todo desarrollo económico y social descansa sobre los cimientos del medio ambiente, siendo pues vital la implementación de su conocimiento y de las consecuentes medidas de actuación.

Previa publicación del informe de la ONU y con posterioridad a ésta tuvieron lugar una serie de reuniones, talleres y conferencias en todo el mundo para reunir y compartir resultados, observaciones y declaraciones de científicos, expertos, dirigentes gubernamentales y representantes de organizaciones no gubernamentales, así como del público general. Una de las propuestas que por su relevancia jugaría un papel clave en el desarrollo de nuevas políticas de manejo, conservación y restauración de los ecosistemas sería el estudio de aquellas zonas límite o de transición entre sistemas ecológicos relativamente homogéneos, también llamadas límites del paisaje o **ecotonos** (Holland, Risser, & Naiman, 1991).

El concepto de **ecotono** fue empleado por Clements en el año 1905 (Clements & Cutter, 1905) para denotar la zona de unión entre dos comunidades donde los procesos de intercambio o competencia entre formaciones vecinas se pueden observar fácilmente. En 1971 Odum hacía referencia al ecotono como “una transición entre dos o más comunidades diversas” como, por ejemplo, entre bosques y pastizales o entre un fondo

blando y una comunidad marina de fondo duro (Odum, 1971). La **comunidad ecotonal** comúnmente contiene muchos de los organismos de cada una de las comunidades superpuestas y, además, organismos que son característicos o se encuentran restringidos al propio ecotono. Esta tendencia al aumento de la riqueza y la densidad en las uniones de la comunidad se conoce como el “efecto de borde” (Naiman & Décamps, 1990).

En 1988 se reformula el concepto de ecotono con la definición de Holland: “una zona de transición entre sistemas ecológicos adyacentes, que tiene un conjunto de características definidas de forma única por escalas de espacio y tiempo y por la intensidad de las interacciones entre estos sistemas” (Holland *et al.*, 1991). Respecto a Odum, se introduce en esta definición la relevancia de la escala espacio-temporal y de la fuerza de las interacciones presentes.

Si bien la visión tradicional del ecotono entiende éste como aquella intersección entre comunidades de plantas donde se da un cambio relativamente abrupto en la estructura de la vegetación (Di Castri, Hansen & Holland, 1988), importantes publicaciones que hicieron eco de los resultados presentados en reuniones internacionales entre 1986 y 1989 permitieron allanar el camino hacia un cambio de paradigma (DeFries & Malone, 1989; Holland *et al.*, 1991).

El volumen publicado dentro de Man and the Biosphere Book Series, “*The Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones*” (Naiman & Décamps, 1990) es considerado la prueba escrita representante del esfuerzo internacional colectivo, capaz de ofrecer a profesionales e interesados una amplia perspectiva de las comunidades ecotonales en la interfaz tierra-agua (bosques de galería, humedales, lagunas, zonas de lagos litorales y áreas de intercambio sustancial de agua subterránea), así como de la reconocida importancia de esos ecotonos en el mantenimiento de la funcionalidad a largo plazo de los ambientes acuáticos, tan fundamentales dentro de este mundo rápidamente cambiante en el que vivimos (Naiman & Décamps, 1990).

En octubre del año 2000, La Directiva 2000/60/CE o **Directiva Marco del Agua (DMA)** representó un hito en la gestión de recursos hídricos y de sus ecosistemas relacionados, la trasposición de la misma en España se realizó mediante la Ley 62/2003, de 30 de diciembre. Los objetivos de la DMA se implementaron mediante los Planes de Manejo de Cuencas Hidrográficas, los cuales requerían la evaluación y cuantificación del impacto

humano en los ambientes acuáticos, incluyendo las aguas subterráneas y los ecosistemas dependientes de éstas (Iepure, Martínez-Hernández, Herrera, de Bustamante & Rasines, 2013; Iepure, Gómez Ortiz, Lillo Ramos, Rasines Ladero & Persiou, 2014; Iepure, Marin, Fekete, Rajka, Brad & Samsudean, 2014).

En 2006 la DMA publica la Directiva 2006/118/CE relativa a la protección de las aguas subterráneas contra la contaminación y el deterioro. Una legislación más específica aplicada a las aguas subterráneas que estimula el debate ya enfatizado por diversos autores años atrás (Hynes, 1970; Danielopol, 1980; Woessner, 2017) sobre la importancia de la evaluación de la calidad y la salud de las aguas subterráneas partiendo de la base de una aproximación ecológica que combine factores físicos, químicos, biológicos y microbiológicos (Danielopol, 2004; Iepure *et al.*, 2017). Sin embargo, los ecosistemas acuíferos siguen estando insuficientemente incluidos en los planes de manejo (Iepure *et al.*, 2017; Rasines-Ladero, 2017), al tiempo que los ecotonos fluviales aún carecen de mención explícita en las citadas directivas.

1.2. La zona hiporreica como ecotono.

El ecosistema fluvial es un sistema abierto caracterizado por un alto grado de heterogeneidad que opera a distintas escalas espacio-temporales. Cuatro dimensiones de interacción le son reconocidas: longitudinal, lateral, vertical y temporal, en cuyo contexto distintos tipos de ecotono han sido identificados en la literatura (Higler, Lapinska & Zalewski, 2008).

La zona hiporreica es un ecotono que se encuentra a lo largo de la dimensión vertical. Sin embargo y como veremos en lo sucesivo, el estudio de este **ecotono hiporreico (EH)** queda limitado si sólo se tienen en cuenta las variables que afectan a esta dimensión.

En su mayor parte, los sistemas lóticos conectan las aguas superficiales del cauce con las aguas profundas a través de los sedimentos del lecho del río, manteniéndose un flujo bidireccional entre ambos en toda su dimensión longitudinal (Bencala, 1993; Peralta-Maraver, Reiss & Robertson, 2018) . El volumen de sedimentos en la zona de mezcla entre aguas profundas y aguas superficiales es lo que se conoce como **zona hiporreica**. Este flujo bidireccional se encuentra además estrechamente asociado con las llamadas

zonas de afloramiento y hundimiento (White, 1990; Higler *et al.*, 2008; Peralta-Maraver *et al.*, 2018), las cuales describen en gran medida la situación de conexión entre el río y el acuífero a través de la zona hiporreica, de esta forma podemos definir distintos tipos de EH (*Figura 1*; Arumí, Rivera, Muñoz & Billib, 2012).

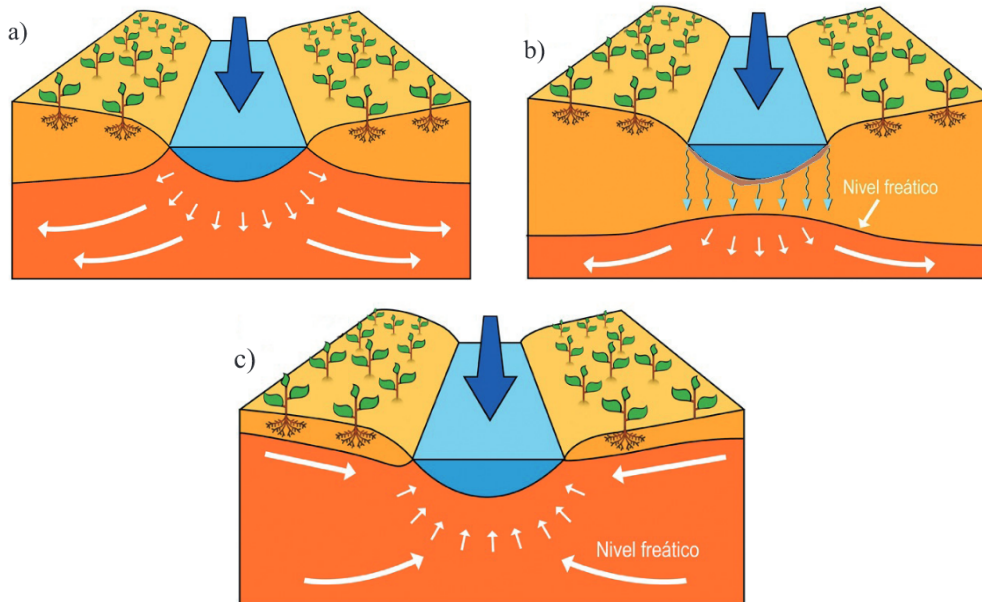


Figura 1. Conceptualización de la conexión entre un río y un acuífero a través de la zona hiporreica: a) río que recarga a un sistema de aguas subterráneas, b) río que infiltra agua a un sistema subterráneo desconectado, y c) río que recibe aguas subterráneas. Fuente original: Arumí *et al.*, 2012.

- **Ecotono hiporreico de descarga:** Asociado a zonas de hundimiento (*downwelling zones*), áreas de baja presión en el lecho del río, donde el agua superficial entra en la zona hiporreica (Franken, Storey & Williams, 2001; Arumí *et al.*, 2012). Se producen zonas de hundimiento o descarga por ejemplo donde el río fluye desde un estrecho cañón a una llanura de inundación aluvial (Stanford & Ward, 1993; Ward & Standford, 1995). En esta situación el río infiltra agua a un sistema acuífero desconectado (*Figura 1.b*).
- **Ecotono hiporreico de recarga o surgencia:** Asociado a zonas de afloramiento (*upwelling zones*), áreas de alta presión en el lecho del río, donde el agua del acuífero sale de la zona hiporreica hacia el canal abierto. En esta situación son las aguas superficiales del río las que reciben aporte de las aguas subterráneas (*Figura 1.c*).

También existen importantes zonas de afloramiento y hundimiento a lo largo de las transiciones de rápidos y remansos, meandros y dunas (Higler *et al.*, 2008; Tonina and Buffington, 2007, 2011; Stonedahl *et al.*, 2010, 2013).

Un tercer tipo de EH se daría en aquellas zonas en las que **el río recarga a un sistema acuífero conectado** con el mismo (río perdedor, *Figura 1.a*).

El uso original del término EH se puede encontrar en el trabajo de Pierre Alfred Chappuis (Chappuis, 1942), quien tras intensos esfuerzos de muestreo y basándose en la variabilidad faunística hallada describió este nuevo entorno como: “una corriente de agua subsuperficial por debajo del cauce del río”. No obstante, esta interfaz de aguas subterráneas contenedora de una biota distintiva sería investigada y descrita en mayor detalle por Traian Orghidan (Orghidan, 1955, 1959), autor que marcó un antes y un después en la comprensión de este hábitat.

Desde entonces, el funcionamiento del EH como parte del ecosistema fluvial ha sido objeto de estudio de investigadores pertenecientes a disciplinas muy diferentes, por lo que actualmente encontrar una definición inclusiva de todas ellas es difícil (*Tabla 1*). Las definiciones pueden ir desde las que ofrecen un punto de vista puramente hidrológico de la zona hiporreica: “Una porción del agua subterránea asociada a las corrientes donde una mezcla de agua superficial y el agua subterránea se puede encontrar” (Woessner, 2017); a otras con enfoque más biológico: “volumen de sedimentos que contiene una comunidad hiporreica característica. Esta comunidad puede ser definida como de usuarios ocasionales o de usuarios permanentes” (Tonina & Buffington, 2009a,b; Peralta-Maraver *et al.*, 2018); existiendo algunas que hacen mención expresa de la zona hiporreica como ecotono (Woessner, 2017), como por ejemplo la de Bouton *et al.*, 1998, que definen la zona hiporreica como “un ecotono activo entre el agua de la corriente superficial y agua subterránea, donde se intercambian agua, nutrientes y materia orgánica”.

Tabla 1. Definiciones más frecuentemente utilizadas en literatura para describir la zona hiporreica o ecotono hiporreico.

| DEFINICIONES ZONA HIPORREICA / ECOTONO HIPORREICO | | |
|---|---|------------------------------|
| Tipo | Definición | Fuente |
| Original | El hábitat intersticial debajo de una corriente, bordeado por el agua superficial arriba y por el agua subterránea verdadera abajo | Orghidan, 1955 |
| Hidrológica | La zona de transición entre los reinos hipogeo y epigeo | Ward & Voelz, 1997 |
| Hidrológica | El volumen de sedimento donde el intercambio de agua entre el canal abierto y el agua subterránea tiene lugar como consecuencia de los gradientes de presión del lecho y de la conductividad hidráulica | Tonina & Buffington, 2009 |
| Hidrológica | Una porción del agua subterránea asociada a las corrientes donde una mezcla de agua superficial y el agua subterránea se puede encontrar | Wbessner, 2017 |
| Geoquímica | El volumen de sedimento que contiene un porcentaje específico de agua superficial | Tonina & Buffington, 2009 |
| Biogeoquímica | Un ecotono activo entre el agua de la corriente superficial y agua subterránea, donde se intercambian agua, nutrientes y materia orgánica | Boulton <i>et al.</i> , 1998 |
| Biogeoquímica | El ecotono activo entre la corriente superficial y el agua subterránea, donde se ha demostrado que los intercambios de nutrientes y carbono orgánico estimulan la actividad microbiana y las transformaciones de carbono y nitrógeno | Hou <i>et al.</i> , 2017 |
| Biológica | El volumen de sedimentos que contiene una comunidad hiporreica característica. Esta comunidad puede ser definida como de usuarios ocasionales o de usuarios permanentes | Tonina & Buffington, 2009 |
| Integradora | Cualquier ubicación que cumpla con 4 criterios clave: (1) Superficie saturada. (2) Existencia de trayectoria de flujo que se origina de y regresa a las aguas superficiales. (3) La interacción del flujo ocurre dentro de una escala temporal relevante para los procesos de interés. (4) Los procesos de interés ocurren continuamente desde el subsuelo al continuo de agua subterránea. | Ward, 2016 |

Ward (2016) contribuyó con una aproximación basada en procesos que considera EH “cualquier ubicación que cumpla con 4 criterios clave: (1) Superficie saturada. (2) Existencia de trayectoria de flujo que se origina de y regresa a las aguas superficiales. (3) La interacción del flujo ocurre dentro de una escala temporal relevante para los procesos de interés. (4) Los procesos de interés ocurren continuamente desde el subsuelo al continuo de agua subterránea” (Ward, 2016).

La definición propuesta por Ward hace mención a un concepto clave: la escala temporal. Y es que además de la dinámica fluvial, la estacionalidad y los eventos puntuales pueden dar lugar a cambios en el flujo determinantes para la situación y extensión de la zona hiporreica (Peralta-Maraver *et al.*, 2018), si bien el EH puede amortiguar parte de esta amplitud actuando como potencial refugio para la biota asociada al lecho del río ante diversas condiciones adversas (Strayer, May, Nielsen, Wollheim & Hausam, 1995, 1997; Maazouzi *et al.*, 2017).

Esta biota que conforma la comunidad hiporreica, compuesta por tapetes microbianos (bacterias y hongos asociados a una matriz extracelular), protistas e invertebrados, recibe el nombre de **hiporreos** (*hypo*=debajo, *rheos*=río; Orghidan, 1955).

El régimen hídrico así como el espacio poroso del sedimento actúan como filtro mecánico para las comunidades colonizadoras; éstas a su vez actúan como filtro biogeoquímico

transformando compuestos químicos resultado de su actividad biológica o por medio de las sustancias activas que producen (Boulton *et al.*, 2010; Peralta-Maraver *et al.*, 2018; Hou *et al.*, 2017), capacidad que le ha valido a la comunidad el calificativo de **biorreactor hiporreico** (Lewandowski *et al.*, 2011).

La correlación de los procesos biogeoquímicos (en especial el ciclo del carbono, del fósforo y del nitrógeno) con la microbiota asociada al EH, el papel de ésta en la atenuación de la contaminación de los acuíferos y su consecuente importancia para el mantenimiento de calidad del agua, ha propiciado que la zona hiporreica sea identificada por muchos autores como “el hígado del río” (Peralta-Maraver *et al.*, 2018) y como “**punto caliente**” de actividad biogeoquímica (Robertson & Wood, 2010; Marmonier *et al.*, 2012; Iepure, Feurdean, Bădăluță, Nagavciuc & Perșoiu, 2015).

1.3. Objetivos.

Este trabajo es una revision bibliográfica y tiene como objetivo principal analizar los factores y características abióticas y bióticas que afectan a los ecotonos hiporreicos, su importancia ecológica en los ecosistemas acuáticos, así como las amenazas y efectos antropogénicos que afectan a estas zonas de transición.

2. FACTORES HIDROLÓGICOS Y GEOMORFOLÓGICOS ASOCIADOS A LA ZONA HIPORREICA.

El flujo de intercambio hiporreico (**FIH**) está relacionado con el intercambio de aguas superficiales y subterráneas (**ISS**), no obstante estos términos no son sinónimos. El FIH es un intercambio entre aguas superficiales y subterráneas, es decir, un flujo bidireccional; mientras que la componente del ISS comporta un flujo unidireccional (Magliozzi, Grabowski, Packman, & Krause, 2017).

El FIH es impulsado por fuerzas hidrostáticas e hidrodinámicas dentro de ríos y llanuras de inundación (Boano *et al.*, 2014). Las interacciones tienen lugar en sustrato poroso sobre el que operan **gradiente hidráulico y conductividad hidráulica**. El FIH no presenta un patrón homogéneo a lo largo del curso fluvial, tiene un carácter anisótropo y

posee una dinámica jerarquizada y compleja (Krause, Boano, Cuthbert, Fleckenstein & Lewandowski, 2014).

Muchos estudios han evaluado las características y variables que afectan al FIH a pequeña escala (lecho del río, tramo), en la mayoría de los cuales se ha resaltado la necesidad de ampliar el análisis a escalas mayores: valle y cuenca hidrológica (Boulton, Findlay, Marmonier, Stanley & Valett, 1998; Marmonier *et al.*, 2012; Boano *et al.*, 2014; Caruso, Ridolfi, & Boano, 2016; Ward, 2016). En las últimas décadas este enfoque multi-escala ha ido cobrando importancia en la medida que la tecnología al alcance lo ha hecho posible. Por tanto, para comprender y eventualmente predecir la dinámica del FIH es necesario considerar los procesos hidrológicos, geomorfológicos, ecológicos y antropogénicos que operan a través de un espectro de escalas espaciales y temporales (Ward 2016; Magliozzi *et al.*, 2017).

2.1. Escala de cuenca.

Una cuenca hidrológica es un territorio topográficamente delimitado y drenado por un sistema único, es decir, que vierte sus aguas al mar o a un lago endorreico a través de cauces secundarios que convergen en un cauce principal único (Evert, 2010). Incluye tanto las aguas superficiales (cuenca hidrográfica) como subterráneas. Los procesos hidrológicos que operan a esta escala determinan la cantidad, el momento y la distribución de los flujos de agua (Krause *et al.*, 2014).

El clima regional y la topografía local condicionan el régimen de **precipitaciones y de temperatura**. Estos factores varían en frecuencia y magnitud e influyen paralelamente la recarga que llega por infiltración a las aguas subterráneas (Liu & Chui, 2017, 2018). En este sentido destacan los **cambios estacionales** asociados con períodos secos y húmedos, con consecuentes fluctuaciones en el nivel de aguas subterráneas y efectos sobre el FIH que han sido frecuentemente reportados en la literatura (Buss *et al.*, 2009; Peralta-Maraver *et al.*, 2018).

La extensión y magnitud de los FIHs es dependiente tanto de los procesos hidrológicos como topográficos y geomorfológicos: gradiente topográfico, área y perímetro de la

cuenca, red fluvial o de drenaje, longitud y orden del río principal, longitud de tributarios, alturas máxima y mínimas respecto al nivel de mar, etc. (Evert, 2010).

En las cuencas de captación se produce el **fraccionamiento de las aguas** que dará lugar a las corrientes superficiales (escorrentía) y subterráneas, además de la evaporada por los organismos (evapotranspiración, especialmente plantas). En este cometido las propiedades del suelo serán clave en la determinación de los niveles medios de estas fracciones. Estos diferenciales a su vez conformarán el **gradiente hidráulico** propulsor del FIH (Krause *et al.*, 2014; Magliozzi *et al.*, 2017).

En un episodio intenso de lluvias, tanto las aguas superficiales, cuyo nivel asciende rápidamente, como las subterráneas, dan lugar a cambios en la cota de almacenamiento hiporreica, siendo ésta mayor cuando la corriente es más acentuada (tras las precipitaciones) y allí donde la conductividad hidráulica del sedimento es mayor (en un marco montañoso) (Liu & Chui, 2017, 2018; Magliozzi *et al.*, 2017). Aquellas llanuras de inundación con una **pendiente** más acusada (valles más empinados y escarpados) tendrán una capacidad de infiltración y retención menor (menor **tiempo de residencia**), por lo que tenderán a responder más rápidamente a las lluvias (Buss *et al.*, 2009) afectando al régimen de escorrentía y los FIHs. Una situación análoga se daría tras un temporal de nieve y posterior deshielo en las cabeceras de captación.

Se tiende a la generalización de que a mayor **área de captación** mayores son los FIHs, aunque hasta la fecha existen escasos estudios de campo que confirmen o refuten esta hipótesis; de hecho, Anderson *et al.* (2005) observaron la disminución del FIH con la reducción de la concavidad de la superficie del agua y con el aumento del área de captación (Magliozzi *et al.*, 2017). Lo que en efecto han demostrado diversos estudios espectrales es la **naturaleza fractal** del paisaje (Wörman, Packman, Marklund, Harvey & Stone, 2006) y su correlación con las zonas de recarga, descarga y flujos subsuperficiales asociados, de forma que es posible inferir cambios en el mismo a partir de fluctuaciones en las cabeceras de captación teniendo en cuenta la **tabla de agua** (nivel superior del agua subterránea, también llamada nivel freático en un acuífero libre) (Wörman *et al.*, 2006; Wörman & Wachniew, 2007). Estas oscilaciones espaciales añaden complejidad al sistema en el que opera el FIH.

La **vegetación** por su parte determina el grado de amortiguación de la escorrentía e influye en la erosión, deposición y transporte de agua y solutos desde las cabeceras, interfiriendo en el fraccionamiento de aguas superficiales y subterráneas, y por ende en el FIH (Buss *et al.*, 2009; Boano *et al.*, 2014; Magliozzi *et al.*, 2017; Zhang, Wang, Yang, & Xie, 2017).

Otro factor clave lo conforma la **heterogeneidad geológica** de la cuenca junto con el **tipo de acuífero** que contiene, condicionantes del flujo de agua que llega a la superficie y de la conductividad hidráulica que afecta al FIH (Buss *et al.*, 2009). Y es que el tipo de cimiento posee una porosidad y tamaño de grano definitorios de su **permeabilidad y transmisividad**. Estos factores permiten controlar la cantidad de agua de lluvia infiltrada y que la roca puede contener en saturación, conectando en mayor o menor medida con el flujo de aguas dentro y fuera de los acuíferos adyacentes (Hou *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2017) . Por otro lado, la forma en que estos flujos tienen lugar viene dada por la distribución espacial del lecho de roca junto con los depósitos aluviales y coluviales (Magliozzi *et al.*, 2017).

Existen numerosos estudios sobre la conductividad hidráulica y los tiempos de residencia según la **tipología de la roca** (Rasines-Ladero & Iepure, 2016; Pacioglu & Pârvulescu, 2016; Hou *et al.*, 2017). De particular importancia en los procesos de intercambio de aguas subterráneas y los FIHs son los depósitos consolidados y semiconsolidados de piedra caliza, dolomita, pizarra, limolita, arenisca y conglomerado, que se caracterizan por poseer tanto porosidad primaria (poros) como secundaria (grietas) (Pacioglu & Pârvulescu, 2016; Magliozzi *et al.*, 2017).

Además de la litología, el **grado de confinamiento** de los acuíferos condiciona su comportamiento hidráulico (Winter, Harvey, Franke & Alley, 1998): (1) Los **acuíferos libres** o freáticos, en contacto directo con la zona subsaturada del suelo y sometidos a la presión atmosférica por su parte superior. Generalmente en ellos el agua fluye libremente, salvo restricciones del sedimento, facilitando el flujo tanto vertical como lateral. (2) Los **acuíferos confinados**, en los que el agua subterránea se encuentra encerrada entre capas impermeables y que reciben una presión mayor que la atmosférica. Recibe recargas alóctonas del agua de lluvia por una zona de alimentación en la que existen materiales permeables. Poseen baja conductividad hidráulica, que limita o impide el intercambio de agua superficial con los acuíferos dependiente del sedimento local (grano

fino o grueso) y de la estructura de la roca (continua o discontinua). (3) Los **acuíferos semi-confinados**, en los que el estrato de suelo que lo cubre posee una permeabilidad baja respecto a la del propio acuífero sin llegar a ser impermeable, siendo posible la descarga y recarga autóctona.

En cualquier caso, el intercambio de flujo se ve facilitado por la presencia de sistemas de conductos, la porosidad y la permeabilidad del medio, como por ejemplo en un entorno granítico (Magliozzi *et al.*, 2017).

2.2. Escala de valle.

Un valle (del latín *vallis*) es una llanura entre montañas o alturas, una depresión de la superficie terrestre entre dos vertientes, con forma inclinada y alargada, en cuyo fondo se aloja un curso fluvial (Collins Sons & Co., 2005).

A esta escala, la descarga de las aguas subterráneas y los **cambios en el régimen de flujo estacionales y por eventos puntuales** son factores hidrológicos de control clave tanto para la dinámica fluvial como para el **cabezal hidráulico** y en extensión para el EH (Krause *et al.*, 2014). Asimismo afectan a la carga hidráulica el **gradiente topográfico** y el **tipo de valle** (morfología) que, junto con las **características geológicas y de vegetación** en la llanura de inundación son factores que definen variaciones espaciales, tanto en dirección como en magnitud, del FIH (Boano *et al.*, 2014; Magliozzi *et al.*, 2017) (*Tabla 2*).

En general, bajo condiciones secas los FIHs se encuentran bastante limitados, predominando las pérdidas desde los ríos hacia acuíferos adyacentes. Con la **entrada de agua subterránea al canal el FIHs aumenta**, pero bajo condiciones de fuerte ganancia **el gradiente hidráulico vertical puede limitar la extensión del EH** (Cardenas, 2009b). Además, el volumen de entradas de aguas subterráneas desde las pendientes colindantes es capaz de revertir el gradiente hidráulico longitudinal del cauce, en especial en condiciones de escasa escorrentía superficial (Cardenas, 2009a).

Casos como el aumento tanto del alcance como del tiempo de residencia en el EH con las inundaciones, su expansión después de tormentas, o las rutas de flujo hiporreicas que revierten o se acortan durante los períodos de descarga de aguas subterráneas, demuestran que **la zona hiporreica se expande a medida que disminuyen los**

gradientes entre el agua superficial y la tabla de agua (Ward *et al.*, 2012; Malzone, Lowry & Ward, 2016; Magliozzi *et al.*, 2017; Liu & Chui, 2018) (Figura 2).

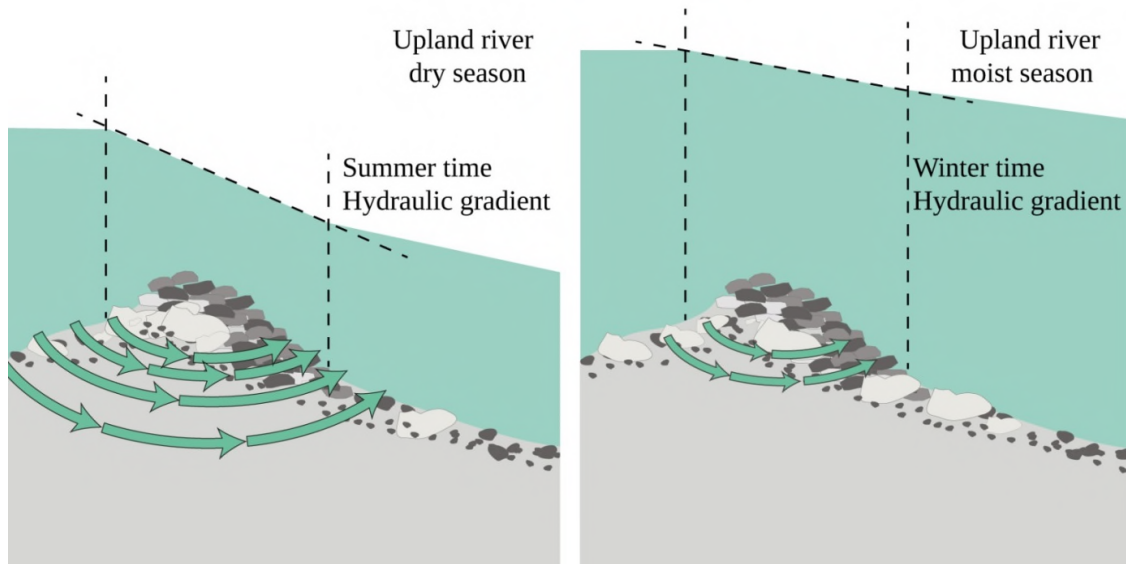


Figura 2. Representación conceptual de la variación estacional del gradiente hidráulico con etapas de agua en un entorno de tierras altas. Desarrollo del intercambio hiporreico en un rápido considerando la extensión y contracción del sedimento hiporreico. Fuente: Magliozzi *et al.*, 2017.

La **rugosidad topográfica** impulsa el intercambio hiporreico a todas las escalas, causando rutas de flujo anidado (Cardenas & Wilson, 2007; Ward *et al.*, 2012; Ward, 2016). A escala de valle es importante conocer la configuración del mismo ya que ésta se encuentra vinculada a diferencias en el desarrollo del FIH, constatables por los cambios observados en dominios de tierras altas frente a tierras bajas, y en el gradiente entre valles más abiertos y extensos frente a los más cerrados y encajados (Tonina & Buffington, 2009a; Magliozzi *et al.*, 2017) (Tabla 2, Figura 3).

En los valles de **tierras altas**, formados por afloramientos rocosos, arroyos de manantial y cañones que delimitan la planicie aluvial, se combinan los gradientes hidráulicos con los de áreas transversales más el de cabezal hidráulico (por la morfología del propio canal), dando lugar a un predominio de flujo descendente con hundimientos de agua en el EH. En **tierras bajas** la morfología y el sedimento de los ríos cambia notablemente, se suaviza tanto el caudal como los aportes laterales del agua subterránea, cobrando importancia el flujo advectivo y reduciéndose el alcance y magnitud del FIH (Stanford & Ward, 1993; Krause *et al.*, 2014, Magliozzi *et al.*, 2017).

Tabla 2. Flujos de intercambio hiporreico esperados en diferentes tipos de llanuras de inundación y canales. Traducido y modificado de Magliozzi et al., 2017.

| Tipo de llanura de inundación | Características de la llanura de inundación | Unidades geomórficas de la llanura de inundación | FIH esperado a escala de llanura de inundación | Tipo de forma en planta del canal | Unidades geomórficas del canal | FIH esperado en el canal |
|---|---|--|---|--|---|---|
| Valle escarpado / estrecho confinado (Figura 3, izquierda) | Río de alta energía (velocidad). Sedimento grueso, de rocas y gravas mal clasificadas con arena, a gravas basales con arena y limo. | Grandes diques de roca, profundos canales, agujeros de socavación. | FIH confinado conducido por unidades geomórficas en el canal. Tiempos de residencia cortos. | Coluvial: de hilo único, recto o sinuoso. | Cascadas de rocas. Rápidos. | Los canales coluviales generalmente son muy confinados y estables. Limitados a suminitros de sedimentos muy gruesos. Los escalones de las cascadas pueden permitir variaciones del cabezal hidráulico y turbulencia en el lecho que estimulan el FIH. |
| Trenzado confinado / parcialmente confinado / no confinado (Figura 3, centro) | Energía media. Abundante carga de sedimentos desde grava hasta arena y limo. | Canales abandonados, barras, islas. | Desarrollo de FIH lateral promovido por aluviones y variaciones del cabezal hidráulico. Alto tiempo de residencia. | Canales aluviales múltiples. Ríos anastomosados. | Pozas, rápidos, secuencias de rápidos-remansos, barras laterales, barras de canal medio, islas. | Altamente inestable vertical y lateralmente. Alto suministro de sedimentos. Se esperan variaciones de cabeza, variaciones de volumen aluvial y variaciones de conductividad hidráulica que estimulen el FIH. |
| Cauces curvos con cursos sinuosos o meándricos (Figura 3, derecha) | Energía media. Mayormente arenas con limo y algunas gravas. | Superficie de lisa a ondulada de la llanura de inundación, a menudo con áreas de acreción vertical de sedimentos finos, depósitos pantanosos, estanques. | Desarrollo de FIH lateral impulsado por aluviones y variaciones de la cabeza o limitado por áreas de finas deposiciones. Alto tiempo de residencia. | De hilo único, sinuoso o serpenteante. | Pozas, rápidos, barras de meandro, barras, dunas. | Relativamente inestable y sujeto a migración progresiva. La inestabilidad refleja las unidades geomorfológicas que probablemente promuevan el FIH. |
| Planas, canales distributarios / defluentes | Energía baja. De sedimentos finos de limo y arcillas a arenas. | Extensas islas, turba y lagos, pantanos, depósitos de derrame, posibles diques laterales. | Intercambio hiporreico vertical estimulado o limitado por aluviones y gradientes hidráulicos. | Canales múltiples, distributarios / ramales. | Islas, ondulaciones y dunas, canales abandonados. | Predominantemente estable. La variación del canal en el aluvión de sedimentos probablemente generaría algún FIH vertical. |



Figura 3. *Izquierda:* catarata en cascada del Chorritero, Extremadura (España); *centro:* río Tagliamento (NE Italia), trenzándose a medida que fluye desde los Alpes hasta el mar Adriático; *derecha:* meandro del Melero, río Alagón, las Hurdes, Extremadura (España). Fuentes, respectivamente: extremaduravirtual.net ; udine20.it ; Juan Sevilla (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/2.0/>).

Varios estudios han relacionado el FIH con el **grado de confinamiento** de los valles: con el aumento del confinamiento (comúnmente hacia las cabeceras, aunque sujeto a la historia hidrogeológica específica) el tiempo de residencia hiporreico se reduce, la profundidad del EH se limita y el FIH disminuye (Tonina & Buffington, 2009a). Por el contrario, los canales no confinados tienen gradientes y descargas hidráulicas verticales más pequeños, causados por los gradientes de los canales más bajos y por la heterogeneidad de los depósitos sedimentarios (Magliozzi *et al.*, 2017), por lo tanto poseen mayor tiempo de residencia hiporreico, profundidad del EH y FIH. En este último caso cobra mayor importancia la configuración del lecho (Boano *et al.*, 2010, 2014), la cual se trata en la siguiente sección (escala de tramo). A escala de valle destacan los flujos laterales, el **tamaño de los sedimentos** (permeabilidad) y la **morfología del cauce** (si es único o múltiple y su sinuosidad) (*Tabla 2, Figura 3*). Las simulaciones numéricas sugieren que un aumento de la intensidad del FIH es más probable que ocurra en canales serpenteantes que en canales rectos, donde la situación de ganancia de sitúa cerca de los vértices de las curvas (Cardenas, 2009a; Liu & Chui, 2017).

Por último, el papel de la **vegetación riparia** a escala de valle, tanto su composición (especies) como su metabolismo (evapotranspiración, absorción de nutrientes) generan variaciones espaciales no lineales en el ISS superficial y patrones de FIH tanto en la vertical como lateralmente mediante incrementos en los **tiempos de residencia** y contacto entre el agua superficial y el EH (Standford & Ward, 1993). Esta dinámica se observa además a escalas temporales interanuales, mensuales y diarias en función de las temperaturas y las precipitaciones (Buss *et al.*, 2009). El efecto de la evapotranspiración será más observable en aquellos puntos de baja energía, donde puede llegar a inducir una mezcla comparable a la de difusión molecular. Además, la **madera** en los arroyos y canales es otro factor que pocos estudios, pero bien documentados, han llevado a cabo. Se ha demostrado que la presencia de desechos leñosos incrementa la complejidad física de la red fluvial y altera los FIHs (Magliozzi *et al.*, 2017).

2.3. Escala de tramo.

A escala de tramo la dinámica del FIH se asocia especialmente con la configuración del lecho (fuerzas hidrodinámicas). Las características geológicas como el **tamaño del sedimento**, topográficas como la **pendiente y ancho del cauce** (*Tabla 3*), así como la

presencia o ausencia de madera y/o vegetación, se hacen más evidentes en la determinación de la magnitud y dirección del FIH (Buss *et al.*, 2009; Boano *et al.*, 2014; Magliozzi *et al.*, 2017).

Tabla 3. Tipología cauces según pendiente. Fuente: Díaz-Bea & Ollero-Ojeda, 2005.

| TIPOLOGÍA Y CARACTERÍSTICAS DE LOS CAUCES SEGÚN LA PENDIENTE | |
|--|---|
| Tipología | Características geomorfológicas |
| Muy pendiente (>10%) | Típico de cabeceras muy pendientes, donde son frecuentes las cascadas y una estructura longitudinal de saltos y pozas (<i>step-pool</i>). Son muy encajados (baja ratio de anchura-profundidad) y tienen una gran capacidad de transporte e importante erosión lineal. |
| Cauce recto | Exclusivamente reservado a cauces con forma en planta recta asociados a seguimiento de fracturas, estratos; es decir, a cauces sometidos a un control estructural. |
| Cauce sinuoso de pendiente alta (10-2%) | Estructura longitudinal de saltos y pozas (<i>step-pool</i>) y rápidos, con pendientes todavía elevadas a moderadas y muy baja sinuosidad. |
| Cauce sinuoso de media y baja pendiente (<2%) | Con estructura longitudinal de rápidos y remansos, comienza a describir algunas sinuosidades, pudiendo presentar barras laterales ocasionales. |
| Cauce meandriforme de pendiente media (>0.5%) | Progresiva migración lateral del cauce y presencia de barras de meandro (<i>point-bars</i>) con mayor importancia de los rápidos. |
| Cauce meandriforme de pendiente baja (<0.5%) | Estructura longitudinal de rápidos y remansos (<i>riffle-pool</i>) con mayor importancia y longitud de los remansos. Mayor ratio de anchura de la banda de ameandramiento que en el tipo anterior. Consta de un amplio corredor y llanura de inundación, con posible presencia de cauces abandonados o galachos. Las barras de meandro están más desarrolladas superficialmente. Es evidente una gradación granulométrica de los materiales, más grandes en el centro del cauce y más finos en las orillas. |
| Cauce trezado de pendiente alta (>1%) | Elevada carga de material sólido que obliga al cauce a dividirse y a depositar barras e isletas que son inestables o móviles en cada crecida. Estos múltiples cauces están englobados en un cauce mayor prácticamente rectilíneo con orillas escarpadas y erosivas, a veces muy poco consistentes, y generalmente en valles extensos. El perfil transversal del cauce es ancho y poco profundo, es decir, la relación anchura-profundidad es muy alta. |
| Cauce trezado de pendiente baja (<1%) | De una granulometría más variada que en el caso anterior, ya que pueden aparecer materiales finos, pueden presentar también zonas más estables. El corredor fluvial es más ancho y con más sinuosidades. A los lados de la banda activa o lecho mayor puede haber paleocauces colonizados por la vegetación que a veces se reactivan con el desplazamiento lateral de la banda activa. |
| Cauce anastomosado | Estilo de muy baja pendiente, consta de múltiples y tortuosos cauces que son estables, separados por islas de material fino (arena, limos) tapizadas de vegetación herbácea. Además, hay brazos ciegos y zonas encharcadas. En cada cauce hay una estructura longitudinal de rápidos muy suaves y remansos (<i>riffle-pool</i>). Llanura de inundación extensa, ocupando todo el fondo del valle. Es un modelo típico de lagos glaciares colmatados, en valles tipo U. |
| Cauce alterado o no clasificable | Cauces que por acción antrópica han perdido su morfología inicial, de tal manera que la actual es totalmente artificial: embalses, canalizaciones de hormigón, rectificaciones, dragados... Desde el punto de vista geomorfológico serían considerados "masas de agua artificiales o muy modificadas", tal como distingue la Directiva 2000/60/CE. |

Para describir la tipología de los cauces a menudo se utiliza el Índice de **sinuosidad** (*I_s*), umbral entre un tipo de cauce y otro, cuyo valor difiere según el autor. Sí se distingue claramente entre cauces únicos (rectos, sinuosos o meandriformes), o múltiples (trezados y anastomosados) (Díaz-Bea & Ollero-Ojeda, 2005). La forma del cauce es el resultado de todos los elementos y procesos geomorfológicos que se dan en su cuenca,

por lo que definir las **unidades geomorfológicas** presentes en la misma es clave en la determinación del **FIH vertical: rápidos y remansos, saltos y pozas, barras laterales, barras de meandros, dunas** y otras formas fluviales serán determinantes en la extensión y magnitud del EH, el cual puede abarcar desde unos escasos centímetros (pequeñas dunas y ondulaciones) hasta cientos de metros de largo y decenas de metros de profundidad (grandes dunas y barras) (Cardenas & Wilson, 2007; Wörman *et al.*, 2007; Stonedahl *et al.*, 2010).

Los procesos de FIH inducidos por la forma del lecho se han caracterizado principalmente relacionando el gradiente hidráulico con el movimiento de trazadores a través de simulaciones y experimentos de laboratorio, debido a las dificultades para realizar mediciones subsuperficiales de alta resolución dentro de los canales fluviales (Tonina & Buffington, 2007; Cárdenas & Wilson, 2007; Wörman & Wachniew, 2007; Buss *et al.*, 2009; Boano *et al.*, 2014; Krause *et al.*, 2014). Los resultados han dado lugar a algunas generalidades (Magliozzi *et al.*, 2017):

1. La profundidad del FIH tiende a aumentar con la **pendiente del canal** y a maximizarse cuando domina una característica topográfica (Stonedahl *et al.*, 2013) (*Figura 4*).

2. Las secuencias de **rápidos y remansos** sobre capas de grava presentan diferencias de elevación significativas a través del canal, una alta permeabilidad del sedimento y un bajo tiempo de residencia capaces de generar importantes FIHs.

3. Las secuencias de ondulación de **dunas** se caracterizan por un tiempo de residencia relativamente alto y un perfil del agua superficial suave (Cardenas & Wilson, 2007; Stonedahl *et al.*, 2013), están menos influenciadas por los cambios espacio-temporales en la elevación de la superficie del agua respecto a los rápidos y remansos (Tonina y

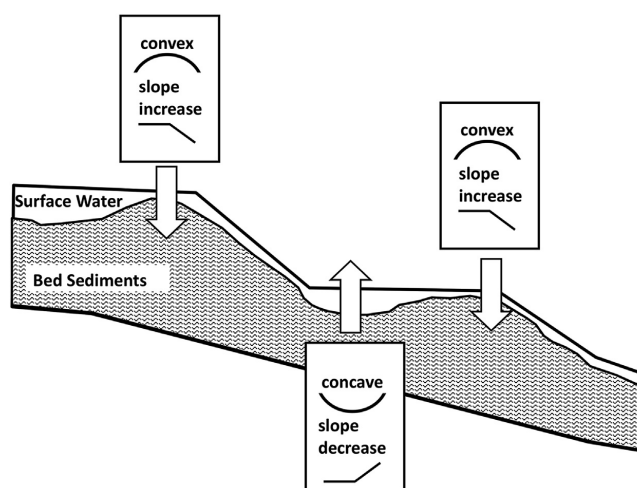


Figura 4. Representación esquemática de los cambios en la dirección del intercambio hidrológico vertical (flechas grandes) en respuesta a las alteraciones en la morfología del lecho. Fuente: Woessner, 2017; después de Vaux, 1968; White *et al.*, 1987.

Buffington, 2007, 2011). Aún así, los modelos de simulación muestran que las dunas contribuyen más que los meandros y las barras a los FIHs (Stonedahl *et al.*, 2013).

4. Las formas de lecho del canal pueden controlar significativamente el sistema hidráulico del mismo y el EH en condiciones de bajo flujo y hundimiento parcial. En esta situación las **descargas** moderadas producen FIHs más profundos que las altas o bajas.

5. La descarga del agua subterránea tiene efectos menores en la profundidad hiporreica cuando su **velocidad** media es alta, ya que reduce los FIHs y los tiempos de residencia.

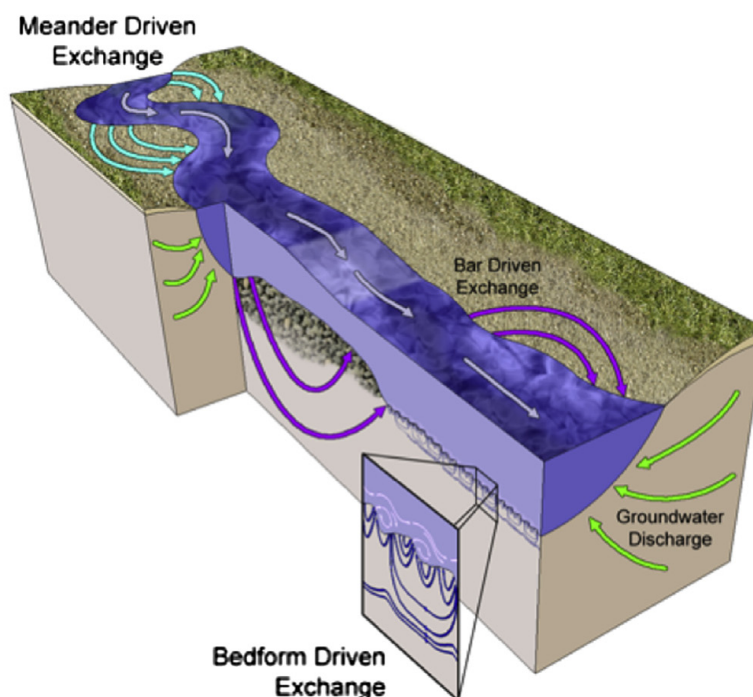


Figura 5. Intercambio hiporreico a distintas escalas, incluida las impulsadas por la forma del lecho, barras y meandros. Fuente: Stonedahl *et al.*, 2013

Los hallazgos enfatizan la necesidad de **considerar el intercambio hiporreico de manera holística** en todas las escalas relevantes de la morfología del río (*Figura 5*), lo que implica analizar conjuntamente las características de flujo, pendiente, confinamiento del valle, tamaño del sedimento, forma en planta y morfología del lecho del río. Además, debe tenerse en cuenta que la complejidad de las interacciones aumenta a escala cruzada con las variaciones estacionales debidas a asincronía de las recargas de agua subterránea local en relación con el régimen de flujo, así como con los eventos puntuales (naturales o antrópicos) (Krause *et al.*, 2014; Boano *et al.*, 2014; Malzone *et al.*, 2016).

3. COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS Y MICROBIOTA EN EL ECOTONO HIPORREICO.

Hasta el momento hemos puesto el foco en los factores abióticos que condicionan la dinámica espacial y temporal de la zona hiporreica, haciendo énfasis en la gran heterogeneidad que afecta a este ecotono. En esta sección veremos como esta heterogeneidad influye en la distribución de la biota asociada al EH y viceversa, en especial considerando su composición y distribución, así como los procesos metabólicos e interacciones que operan entre las comunidades de invertebrados y microbianas, principales componentes biológicos de los ecosistemas acuíferos (Groffman & Bohlen, 1999).

3.1. Clasificación de la fauna hiporreica.

Uno de los descubrimientos zoológicos más sensacionalistas de finales del siglo XIX y principios del siglo XX fué el hallazgo en las aguas subterráneas de una fauna diversa de invertebrados endémicos y morfológicamente diferenciados (Chappuis, 1927; Orghidan, 1959, 1955; Strayer *et al.*, 1995, 1997). Desde entonces, la descripción y clasificación de la fauna acuática subterránea ha sido y es objeto de estudio de creciente interés por parte de investigadores pertenecientes a diferentes disciplinas científicas (Bärlocher & Murdoch, 1989; Boulton, Stibbe, Grimm, & Fisher, 1991; Dole-Olivier & Marmonier, 1992; Storey, Fulthorpe & Williams, 1999, Danielopol, 2004; Moldovan *et al.*, 2011; Iepure, Martínez-Hernández, Herrera, Rasines-Ladero & de Bustamante, 2013; Maazouzi *et al.*, 2017; Malard *et al.*, 2017; Peralta-Maraver *et al.*, 2018; Hou *et al.*, 2017; Biddulph, 2015).

Es común en la literatura referirse a la fauna acuática subsuperficial como **estigofauna**. La estigofauna incluye aquellos organismos capaces de colonizar los espacios que quedan entre los granos de arena de los sedimentos de las capas freáticas de ríos, acuíferos, cuevas y las transiciones que conforman el EH. Dentro de esta denominación se distingue entre: (1) **estigoxenos**, organismos epigeos que carecen de adaptaciones especiales para vivir en el medio subterráneo, de modo que su ocurrencia en el mismo tiene lugar únicamente ante condiciones adversas o perturbaciones en el medio acuático superficial; (2) **estigófilos**, especies que desarrollan parte de su ciclo vital en la zona saturada subsuperficial; y (3) **estigobiontes**, organismos especializados y adaptados al

medio acuático subterráneo cuyo ciclo de vida se desarrolla íntegramente en el mismo (Gibert, Stanford, Dole-Olivier & Ward, 1994; Shapouri *et al.*, 2015) (Figura 6).

Ciñéndonos exclusivamente a la zona hiporreica, nos referimos a su biota como **hiporreos** (Orghidan, 1955), bajo esta denominación nos encontramos con organismos que conforman una comunidad hiporreica permanente (**hiporreos permanente**), y junto a estos a aquellos capaces de migrar verticalmente para explotar la zona hiporreica como vivero de protección de larvas y juveniles frente a la depredación, así como usarlo de refugio que les permita promover su persistencia durante eventos de perturbación en las zonas superficiales (**hiporreos ocasional**) (Stubbington, Dole-Olivier, Galassi, Hogan & Wood, 2016), facilitando así una posterior recuperación tras los mismos en el medio acuático superficial (Robertson & Wood, 2010; Dole-Olivier, 2011) (Figura 6).

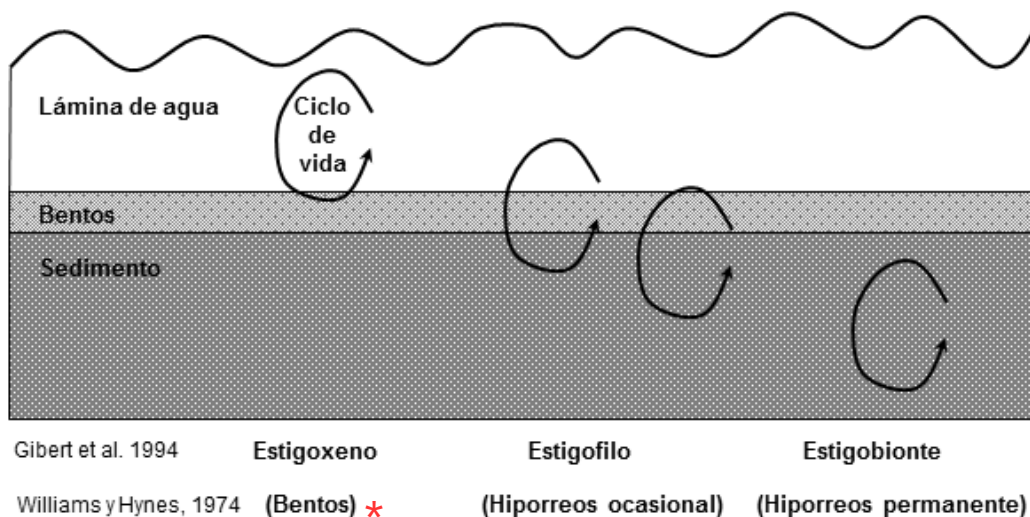


Figura 6. Clasificación de los organismos que aparecen en el ecotono hiporreico en relación a su grado de adaptación al medio acuático subterráneo. *El bentos también puede ser hiporreos ocasional (ver en texto). Modificado de Rasines-Ladero, 2017; después de Claret *et al.*, 1999.

La observación de las migraciones verticales temporales de invertebrados como consecuencia de perturbaciones superficiales propiciaron la formulación de la **Hipótesis del Refugio Hiporreico** (Williams & Hynes, 1974), un mecanismo de **resiliencia** demostrado en numerosos estudios con invertebrados (Dole-Olivier & Marmonier, 1992; Strayer *et al.*, 1995, 1997; Robertson & Wood, 2010; Dole-Olivier, 2011; Marmonier *et al.*, 2012; Iepure *et al.*, 2015; Kouba *et al.*, 2016; Maazouzi *et al.*, 2017; Peralta-Maraver *et al.*, 2018), si bien esta capacidad depende notablemente de las características concretas de la zona hiporreica, es decir, del conjunto y la dominancia relativa de los factores abióticos locales y de los **rasgos biológicos** de los organismos que componen la comunidad

(Robertson & Wood; 2010; Marmonier *et al.*, 2012). Generalmente entre estos rasgos se incluyen un reducido tamaño (< 9 mm), una constitución vermiforme sin dispositivos de fijación al sustrato, alta movilidad, hábitos excavadores, además de otros de carácter metabólico (baja tasa metabólica, resistencia a condiciones hipóxicas y oligotróficas), fisiológicos (período de latencia, permeabilidad del tegumento) o de comportamiento (fototropismo negativo) (Gibert *et al.*, 1994; Danielopol *et al.*, 2004; Robertson & Wood; 2010; Rasines-Ladero, 2017).

Una gran cantidad de meiofauna posee estos rasgos y habita permanentemente en el EH (Strayer *et al.*, 1997; Dole-Olivier *et al.*, 2000). Por otra parte, la capacidad de una especie para utilizar este ecotono puede diferir a lo largo de su ciclo de vida; por ejemplo, las larvas de insectos en estadíos primarios pueden penetrar la zona hiporreica de manera más efectiva que otros individuos de su especie en estadíos más avanzados de desarrollo (Robertson & Wood, 2010).

En conjunto, la biota presente en el EH, incluyendo el zoobentos y aquellos organismos procedentes del ambiente subterráneo, constituye un porcentaje altamente representativo a nivel global de la biodiversidad asociada a los ecosistemas fluviales (Danielopol *et al.*, 2000; Rasines-Ladero, 2017).

3.2. Biodiversidad y distribución en el ecotono hiporreico.

Dentro del grupo de los **invertebrados**, si bien gran parte de los estudios se han centrado en **insectos** (Strayer *et al.*, 1997; Maazouzi *et al.*, 2017), las muestras recogidas generalmente se encuentran dominadas por organismos que no son insectos: **anélidos, nemátodos, moluscos, tardígrados, crustáceos, hexápodos y quelicerados** (Shapouri *et al.*, 2015, Rasines-Ladero, 2017). En la *Tabla 4* se recogen los principales grupos taxonómicos invertebrados presentes en el EH; de todos ellos los más reportados y estudiados pertenecen al subfilo de los crustáceos (Phylum Arthropoda), destacando especies pertenecientes a la clase/subclase **Ostracoda** (más de 1900 especies) y **Copepoda** (más de 2800 especies), respectivamente (Boulton *et al.*, 1991; Strayer *et al.*, 1997; Rasines & Iepure; 2015; Shapouri *et al.*, 2015; Iepure *et al.*, 2012, 2013, 2014, 2015, 2017; Rasines-Ladero, 2017).

Tabla 4. Principales niveles taxonómicos presentes en los ecotonos hiporreicos. **Nota:** secernentea y adenophorea, las dos clases tradicionales de nemátodos, identificadas en base a criterios morfológicos, actualmente no se encuentran aceptadas al no estar soportadas por análisis moleculares. Fuente: WORMS (World Register of Marine Species). Modificada de: Rasines-Ladero, 2017.

| PRINCIPALES NIVELES TAXONÓMICOS PRESENTES EN LOS ECOTONOS HIPORREICOS | | | |
|---|-----------------------|--------------------------|---------------------------|
| Filo | Subfilo | Clase/subclase | Orden/suborden |
| Arthropoda | Crustacea | Branchiopoda | Anostraca |
| | | | Notostraca |
| | | | Diplostraca / Cladocera |
| | | Malacostraca | Syncarida / Anaspidacea |
| | | | Syncarida / Bathynellacea |
| | | | Thermosbaenacea |
| | | | Mysida |
| | | | Isopoda |
| | | | Amphipoda |
| | | | Decapoda |
| | Ostracoda | | |
| | Maxilopoda / Copepoda | Calanoida | |
| | | Cyclopoida | |
| | Harpaticoida | | |
| | Branchiura | Arguloida | |
| Chelicerata | Arachnida | Araneae | |
| | | Acari | |
| Hexapoda | Insecta | Entognatha | Collembola |
| | | | Ephemeroptera |
| | | | Odonata |
| | | Plecoptera | |
| | | Trichoptera | |
| | | Megaloptera | |
| Annelida | | Clitellata / Oligochaeta | |
| Nematoda | | Secernentea | |
| | | Adenophorea | |
| Nematomorpha | | Gordioida | Nectonematida |
| Tardigrada | | Eutardigrada | |
| | | Heterotardigrada | |
| | | Mesotardigrada | |
| Mollusca | | Gastropoda | |
| | | Bivalvia | |

La composición de la **microbiota** en la zona hiporreica continúa aún prácticamente inexplorada, a pesar de que desde hace algunas décadas existen métodos para la rápida identificación molecular. Abordar este vacío es uno de los futuros desafíos en el estudio del EH para permitir establecer una conexión entre los organismos individuales y las funciones que éstos desempeñan (Marmonier *et al.*, 2012; Hou *et al.*, 2017). Una excepción la constituye el reciente trabajo de Hou *et al.* (2017), llevado a cabo en el río Columbia (Canadá), el cuál revela mediante análisis filogenético las correlaciones entre diversos factores geofísicos, químicos y biológicos, y miembros de diferentes unidades taxonómicas. Del análisis de riqueza y diversidad se revela la presencia de individuos

pertenecientes a los Phylum: **Thaumarchaeota**, **Nitrospirae**, **Acidobacteria**, **Actinobacteria**, **Chloroflexi**, **Euryarchaeota**, **Planctomycetes**, **Proteobacteria**, **Thermotogae**, **Gemmatimonadetes** y **Latescibacteria**, entre otros. Los resultados demuestran fuertes relaciones entre la estructura de las comunidades microbianas, la respiración y la distribución del tamaño del sedimento. Así mismo, la alta riqueza encontrada de Thaumarchaeota (una arquea oxidante de amoníaco) y Nitrospirae (una bacteria nitrito-oxidante) da cuenta de la importancia de la **nitrificación** en el medio hiporreico. Los **hongos** desempeñan un papel importante pero aún no cuantificado en el EH, sin embargo se ha encontrado estrecha asociación con el tamaño de grano (partículas gruesas) y con bacterias en biopelículas (Bärlocher & Murdoch, 1989). Paralelamente, existe pocos datos sobre **protozoos** y el EH, aunque en los sistemas acuáticos están relativamente mejor estudiados que las bacterias y los hongos, por lo que se reconoce el importante papel que juegan en la continuidad de la cadena alimenticia (control de poblaciones de bacterias y biomasa, alimento para microinvertebrados) (Buss *et al.*, 2009).

Y es que por encima del propio interés taxonómico, la cuestión de las interacciones entre diferentes grupos microbianos (hongos, arqueas y bacterias) con el resto de niveles tróficos (protozoos, invertebrados) debe ser abordada en pos de lograr una correcta comprensión de los procesos hiporreicos (Storey *et al.*, 1999; Marmonier *et al.*, 2012; Hou *et al.*, 2017).

Por otro lado, los **patrones de distribución del hiporreos** están sujetos a la alta heterogeneidad espacial y temporal del EH, de modo que la aproximación al estudio de su diversidad y los factores asociados a analizar dependen de la escala considerada. A escala global, la diversidad del hiporreos requiere un enfoque evolutivo que incluye acontecimientos geológicos, en especial los ocurridos durante las glaciaciones del Pleistoceno, grandes responsables de que la **región Mediterránea** se constituyera como **punto caliente** en cuanto a número de especies y endemismos en la zona subsuperficial, especialmente en el paisaje kárstico (Danielopol *et al.*, 2000; Iepure *et al.*, 2015, 2017; Rasines-Ladero, 2017). A esta escala la biodiversidad se define bajo patrones climáticos, descritos por la circulación atmosférica, la circulación oceánica y la continentalidad (Álvarez *et al.*, 2008). Por motivos de síntesis y de practicidad, esta sección se centra en las **escalas de cuenca, de valle y de tramo**.

Así, a escala de cuenca hablamos de la **diversidad gamma** (γ -diversidad), la cual incluye el número de especies presentes en el conjunto de comunidades que integran una región o paisaje; a escala de valle cobra importancia la **diversidad beta** (β -diversidad), ésta mide la diferencia entre comunidades y permite establecer diferencias entre hábitats, pudiendo calcularse el cambio en la composición de especies entre muestras realizadas en diferentes tiempos (tasa de renovación). Por último, a escala de tramo o local nos referimos a la **diversidad alfa** (α -diversidad) para indicar la riqueza en especies dentro de una comunidad (Whittaker, 1972, 1977; Whittaker, Willis & Field, 2001). La diversidad gamma es resultante tanto de la diversidad beta como de la diversidad alfa.

Como vimos en la *sección 2*, las cuencas hidrológicas, valles y tramos son geomorfológicamente heterogéneos, donde algunas regiones experimentan un alto FIH en escalas de tiempo cortas, mientras que otras experimentan un intercambio limitado con bajos FIHs, incluso durante largos períodos de tiempo (Hou *et al.*, 2017). En general la diversidad y la abundancia de especies en el EH es mayor con el contacto de las aguas superficiales y disminuye con la profundidad en la vertical (Strayer, 1994; Franken *et al.*, 2001; Rasines-Ladero, 2017). No obstante, la aparición de **zonas de hundimiento y afloramiento** y los flujos anidados provocan además variaciones significativas en la **conectividad aguas superficiales-acuífero**, y por ende en la estructura de la estigofauna (White, 1990; Gibert *et al.*, 1994; Franken *et al.*, 2001; Higler *et al.*, 2008; Boano *et al.*, 2014; Malard *et al.*, 2017; Peralta-Maraver *et al.*, 2018). En las zonas de afloramiento la diversidad tiende a ser mayor y con mayor presencia de estigobiontes; mientras que en las zonas de hundimiento la diversidad disminuye cobrando protagonismo el número de especies estigófilas (Rasines-Ladero, 2017).

De este modo, el **entorno hidrológico y geomorfológico** se reconocen como los limitadores potenciales de las comunidades hiporreicas (Strayer *et al.*, 1997; Woessner, 2017), condicionantes de la **permeabilidad del sedimento, la química del agua y la materia orgánica** particulada, factores clave que controlan la distribución y estructura microbiana (Hou *et al.*, 2017;) y de invertebrados (Boulton *et al.*, 1991; Strayer *et al.*, 1997; Franken *et al.*, 2001; Rasines & Iepure, 2015; Iepure *et al.*, 2017).

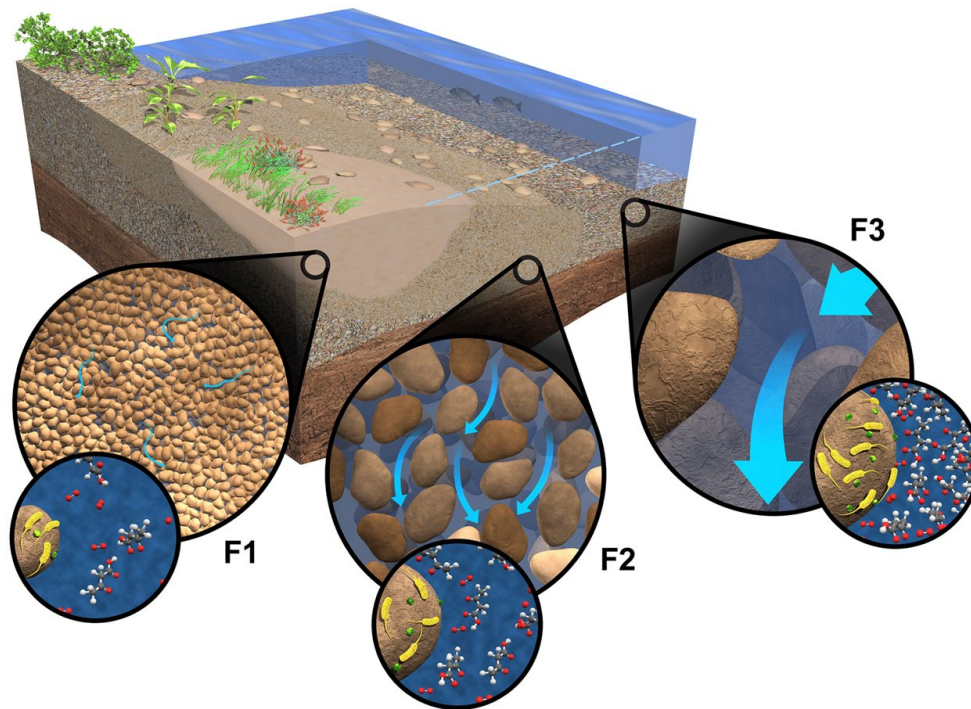


Figura 7. Modelo conceptual para las relaciones entre las propiedades texturales, hidrológicas y biogeoquímicas (índice de flujo, conductividad hidráulica, biomasa, oxígeno, compuesto orgánico). Mayores tasas de flujo a través de facies en la zona hiporreica con un tamaño de partícula más grueso (y por lo tanto una mayor permeabilidad) dan como resultado un mayor aporte de oxígeno y carbono orgánico en esas facies, lo que estimula una mayor biomasa microbiana y una mayor actividad heterotrófica. Fuente: Hou et al., 2017.

La *Figura 7* resume el modelo conceptual presentado por Hou *et al.* (2017) para las relaciones entre las propiedades texturales, hidrológicas y biogeoquímicas. Según este modelo, mayores tasas de flujo asociadas con facies de mayor **tamaño de grano** (mayor % de arena), y por tanto mayor permeabilidad, dan como resultado mayores **tasas de recarga y tiempos de residencia** bajos, con los consiguientes altos aportes de **oxígeno y materia orgánica** a estas facies, esta dinámica estimula la biomasa microbiana aeróbica (respiración y nitrificación) así como la actividad heterotrófica (Franken *et al.*, 2001; Danielopol, 2004; Iepure *et al.*, 2012; Rasines & Iepure, 2015). Por otra parte, el aumento del contenido de partículas finas (% de arcilla) en el EH puede promover una abundancia microbiana superior, presumiblemente por la mayor área de superficie disponible para la colonización; sin embargo, al subsecuente aumento en las tasas metabólicas se une también la disminución en la recarga de O₂ y nutrientes debida a la baja permeabilidad, dando como resultado condiciones subóxicas o anaeróbicas.

La estructura del hiporreos se encuentra además sujeta a alteraciones por las relaciones dentro de la comunidad: de carácter interespecífico como el **mutualismo, el parasitismo o la depredación**; o de carácter tanto inter- como intraespecífico, como la **competencia** (Kouba *et al.*, 2016; Rasines-Ladero, 2017). Estas interacciones se hacen especialmente patentes con las especies invasoras, las cuales tienen la capacidad de alterar redes tróficas y ecosistemas enteros (Kouba *et al.*, 2017). Por otra parte, al igual que sucede en el medio acuático, la dominancia de unas u otras especies en el EH es susceptible de **rotaciones estacionales y cambios sucesionales** (Buss *et al.*, 2009).

3.3. Biogeoquímica hiporreica.

La correspondencia hayada entre el contenido arena/arcilla y diversos atributos biogeoquímicos como el Carbono Orgánico Total (COT) y la relación C:N y N:P sugieren la posibilidad de utilizar la distribución del tamaño de grano en la simulación y mapeo de las **distribuciones biogeoquímicas** así como para el **modelado del flujo hiporreico** y los **procesos de transporte reactivo** (Hou *et al.*, 2017).

A la vez que la permeabilidad y porosidad del sedimento afectan la disponibilidad de recursos y promueven cambios en la estructura de la microbiota, la microbiota altera la química del sistema a través de su actividad metabólica (Boulton *et al.*, 2010; Peralta-Maraver *et al.*, 2018) incidiendo en la composición de la meiofauna (Marmonier *et al.*, 2012; Rasines & Iepure, 2015), la cual a su vez condiciona niveles tróficos superiores. Al mismo tiempo, macrofauna y meiofauna producen un efecto de **bioturbación** (Marmonier *et al.*, 2012) y bioirrigación que altera las propiedades petrofísicas del sedimento (*Figura 8*, Peralta-Maraver *et al.*, 2018). Este **bucle de retroalimentación** dinámica entre la físico-química local y la estructura y función de la comunidad implica **gradientes de temperatura, oxígeno, conductividad eléctrica y pH** (Buss *et al.*, 2009; Shapouri *et al.*, 2015) que dan forma a las cadenas tróficas y al ciclado de nutrientes (principalmente C, N y P) en el entorno hiporreico (*Figuras 9, 10 y 11*); este bucle pues le ha valido al EH el calificativo de **biorreactor hiporreico** (Lewandowski *et al.*, 2011).

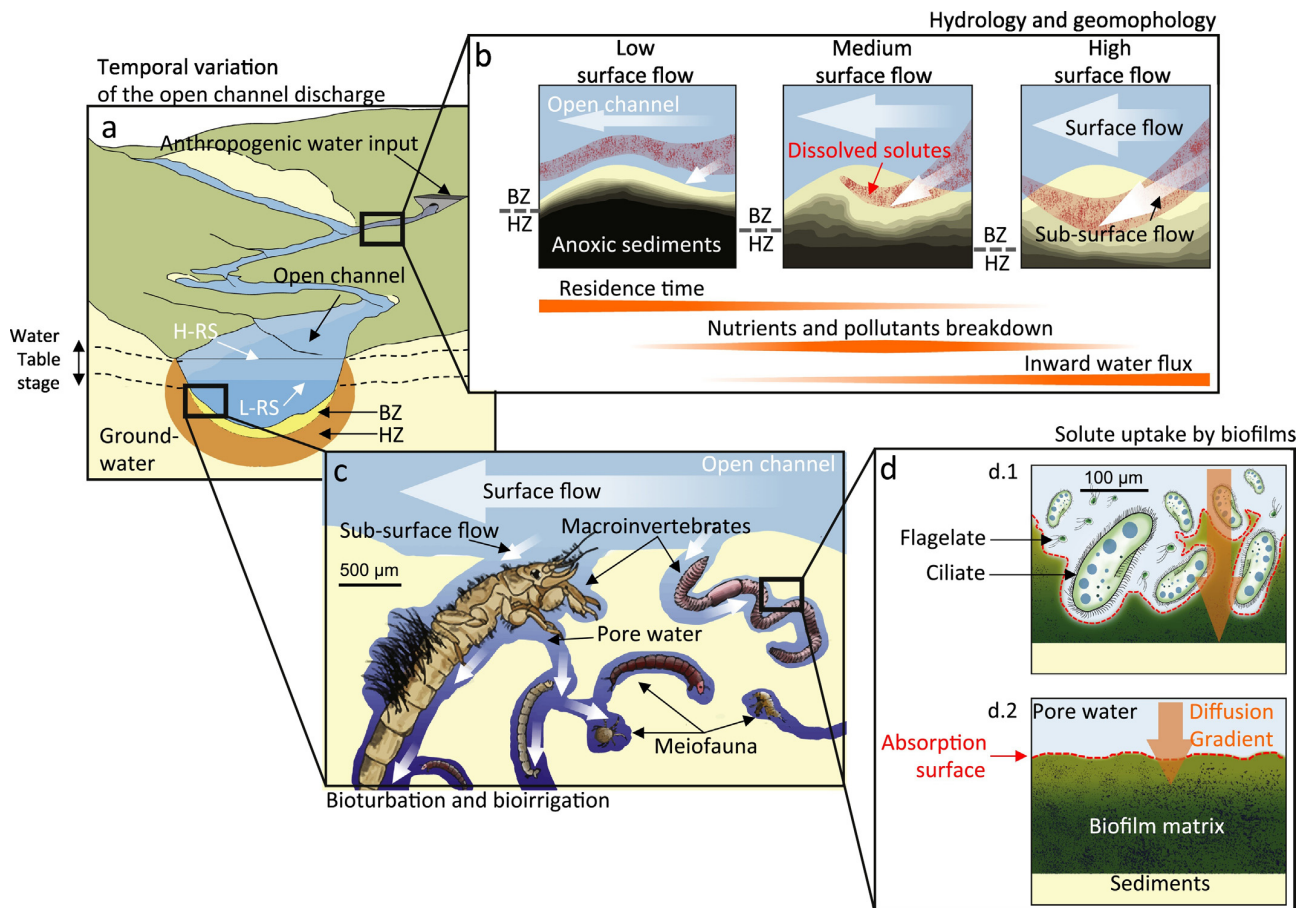


Figura 8. Esquema conceptual de la interacción jerárquica entre los patrones hidrológicos y la ecología de la comunidad del EH. **(a)** Las fluctuaciones diarias y estacionales entre la etapa alta del río (H-RS) y baja del río (L-RS) causan variación en la descarga del canal abierto y en la tabla de agua (las líneas discontinuas en la figura representan la altura máxima y mínima en la tabla de agua). **(b)** El aumento en el flujo superficial promueve un mayor FIIH y la entrada de solutos disueltos en el EH, pero también disminuye el tiempo de residencia del agua en los sedimentos. La escala gris/negra indica el potencial redox con negro oscuro como condiciones fuertemente anóxicas. **(c)** La actividad vital de macroinvertebrados y meiofauna resulta en fenómenos bioturbación y bioirrigación en los sedimentos del lecho del río, lo que provoca la aparición de trayectorias de flujo preferenciales y el aumento de la permeabilidad a nivel local. **(d)** Los protistas que pastorean en biofilms aumentan su superficie de absorción. Como resultado, el gradiente de difusión de solutos disueltos es mayor en presencia de herbívoros (d1) que en su ausencia (d2). Fuente: Peralta-Maraver et al., 2018.

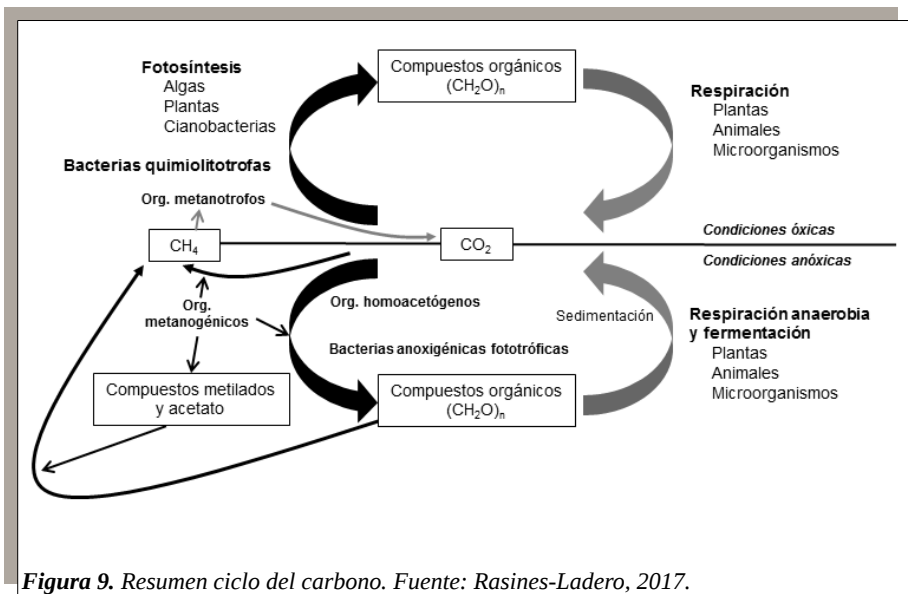


Figura 9. Resumen ciclo del carbono. Fuente: Rasines-Ladero, 2017.

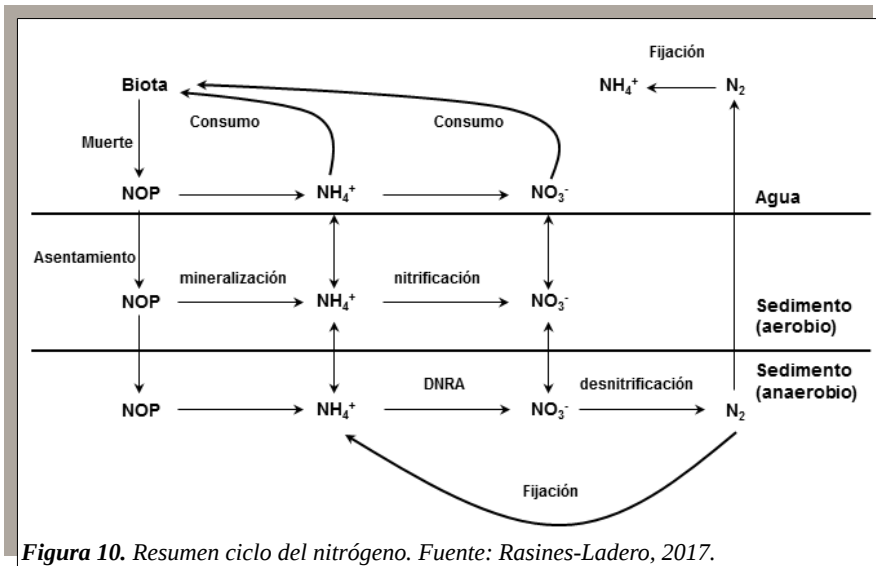


Figura 10. Resumen ciclo del nitrógeno. Fuente: Rasines-Ladero, 2017.

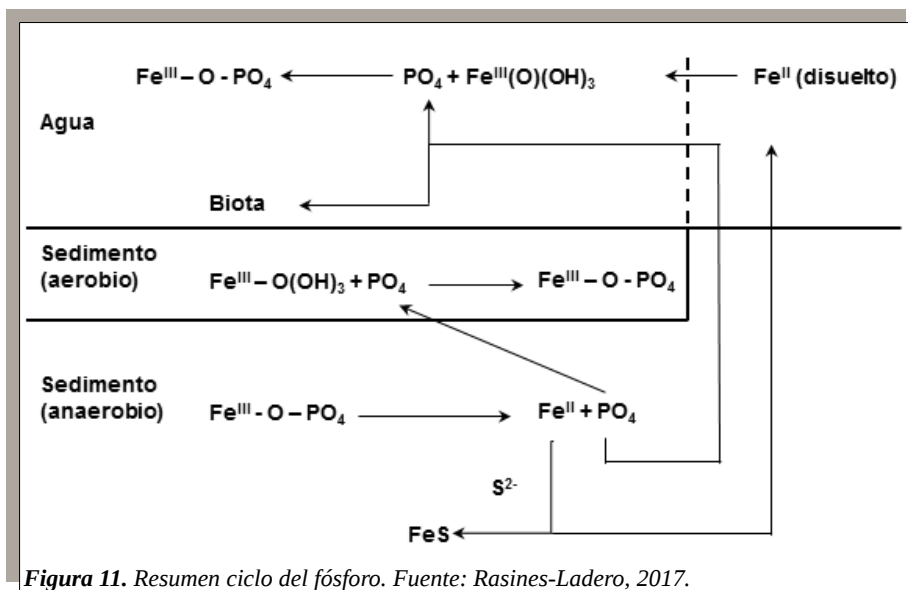


Figura 11. Resumen ciclo del fósforo. Fuente: Rasines-Ladero, 2017.

Por último, los **impactos de origen antrópico** (usos del suelo, especies introducidas, actividad industrial, etc.) y las **variaciones climáticas** también influyen en la distribución y composición del hiporreos, y por tanto en las **funciones ecosistémicas** que éste presta (Woessner, 2017; Peralta-Maraver *et al.*, 2018), y que se analizarán en los siguientes apartados.

4. FUNCIONES ECOSISTÉMICAS DEL ECOTONO HIPORREICO.

El ecotono hiporreico, con sus sedimentos, aguas e hiporreos metabólicamente activos, tiene una importancia ampliamente reconocida en la absorción de solutos y en el metabolismo de los ecosistemas (Boano *et al.*, 2014; Woessner, 2017). Apoyada en el **Concepto de la Espiral de Nutrientes** (Webster y Patten, 1979); la dinámica de retención, transporte y concentración de los mismos en la zona hiporreica a lo largo de los gradientes verticales, longitudinales y laterales (p. Ej., oxígeno disuelto (OD), amonio, nitrato, carbono orgánico disuelto (COD)) hace que esta zona sea considerada por muchos autores como **punto de control o punto caliente biogeoquímico**, clave en el ciclo de los principales macronutrientes en los ríos: carbono (C) , nitrógeno (N) y fósforo (P) (Storey *et al.*, 1999; Boano *et al.*, 2014; Hou *et al.*, 2017) (*Figuras 9 - 11*).

Por ejemplo, si bien no existen evidencias claras de que en las corrientes perennes el EH soporte comparativamente mayores **tasas de procesamiento de C orgánico particulado** que en los ambientes húmedos de la superficie (Burrows *et al.*, 2017; Risse-Buhl *et al.*, 2017), en las corrientes intermitentes sí se han señalado tasas de hasta el 90% de la respiración lítica (Woessner, 2017). La razón principal estriba en que la zona hiporreica suele ser el único ambiente que permanece saturado durante los ciclos de sequía en corrientes intermitentes y efímeras, proporcionando las condiciones ambientales necesarias (humedad, sustratos orgánicos, estabilidad térmica) para tasas sostenidas y altas de muchos procesos, incluido el ciclo del nitrógeno y el metabolismo del COD (Burrows *et al.*, 2017; Meghdadi, 2018). Es más, la función de la zona hiporreica como refugio parece ser más evidente en este tipo de corrientes (Peralta-Maraver *et al.*, 2018). Aproximadamente el 70% de los ríos de primer orden por debajo de los 60° N son flujos intermitentes, y se espera que esta prevalencia aumente a lo largo del próximo siglo

como consecuencia del cambio climático y la extracción de las aguas subterráneas (Hou *et al.*, 2017).

Así, los ambientes ricos en nutrientes promueven una mayor biomasa microbiana y una mayor **respiración heterotrófica** (Woessner, 2017). El metabolismo heterotrófico (P. ej.: *Actinobacterium Gaiella*, *Rhizobiales Variibacter* y *Chthoniobacterales*; Hoe *et al.*, 2017) puede liberar NH₄ dependiendo de la relación C:N de la materia orgánica, lo que estimula la **nitrificación** en la zona oxigenada (P. ej.: *Thaumarchaea* y *Nitrospira*; Hou *et al.*, 2017). Además de la nitrificación se presume que la **desnitrificación** o respiración anaeróbica constituye un proceso importante en el EH, sobre todo en sedimentos de grano fino (P. ej.: *Hypomicrobium*, desnitrificante metilotrofo), junto con otros metabolismos asociados al ambiente anaerobio, como la **reducción disimilatoria del hierro y/o nitrato** (P.ej.: *Chloroflexi*, quimioheterótrofo aerobio facultativo, Hou *et al.*, 2017).

Por otra parte, el crecimiento de microorganismos en **biopelículas** dentro de los intersticios del sedimento hiporreico es capaz de crear una gran variedad de **micronichos**, permitiendo la coexistencia tipos microbianos y competidores que de otra forma serían escasos o inexistentes en el entorno (Storey *et al.*, 1999). Esta dinámica fomenta las vías respiratorias anaeróbicas, como la del nitrato, ión férrico, sulfato e incluso la respiración metanogénica, permitiendo que tengan lugar aun en sedimentos aeróbicos.

Los ciclos de nutrientes y materia orgánica en el EH también afectan la **producción primaria de algas** (Boulton *et al.*, 2010) y **vegetación ribereña** a lo largo de los corredores de los arroyos, habiéndose observado un crecimiento más rápido en zonas de surgencia ricas en nutrientes (Standford & Ward, 1993; Woessner, 2017).

Además, la capacidad de **secuestro y procesamiento de contaminantes** provenientes de la descarga local de aguas subterráneas, sedimentos fluviales o aguas superficiales (Boano *et al.*, 2014; Caruso *et al.*, 2016), ha puesto de manifiesto el poder de la zona hiporreica como **amortiguador** y de su sensible fauna asociada como **bioindicador** de distintos tipos de perturbaciones (p.ej., contaminación por insumos agrícolas o metales pesados) (Dole-Olivier & Marmonier, 1992; Iepure *et al.* 2012, 2013; Shapouri *et al.*, 2015) y de la **calidad del agua** (Malard *et al.*, 2009; Moldovan *et al.*, 2011; Dole-Olivier, 2011;

Rasines Ladero, Iepure, Careño, & Bustamante, 2013; Iepure *et al.*, 2014; Stubbington *et al.*, 2016).

Por último, la zona hiporreica de los ríos actúa como un **corredor de dispersión** potencial para los organismos de aguas subterráneas ya que es capaz de proporcionar un hábitat intersticial espacialmente continuo conectando acuíferos aislados (Standford & Ward, 1993; Malard *et al.*, 2017). De este modo, los corredores se han convertido en una pieza clave dentro de los esfuerzos de conservación actuales, ya que se espera que jueguen un papel importante en la atenuación de los impactos derivados del calentamiento global actual al permitir que las especies rastreen en busca de su hábitat adecuado. No obstante el grado de facilitación varía de acuerdo a las características del medio (geomorfología, FIHs, régimen de sedimentos), con la intensidad de las perturbaciones, así como con la propia ecología del individuo (Boulton *et al.*, 1991; Dole-Olivier & Marmonier, 1992; Strayer *et al.* 1997), de modo que la influencia del corredor sobre el flujo genético superpone los rasgos de las especies, el área de hábitat y la colonización histórica, aumentando la complejidad entre especies presentes en distintos corredores. (Malard *et al.*, 2017).

5. AMENAZAS Y EFECTOS ANTROPOGÉNICOS QUE AFECTAN AL ECOTONO HIPORREICO.

Un buen número de factores amenazan la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos actuales, incluyendo el cambio climático y los cada más frecuentes y acusados fenómenos meteorológicos, como largas **sequías**, **inundaciones** inesperadas, **incendios**, fuertes **tormentas**, etc. cuyos efectos en cascada y consecuencias de largo alcance pueden llegar a ser sustancialmente devastadores (Kouba *et al.*, 2016). Se prevee que dichos eventos se intensifiquen especialmente en la regiones mediterráneas (Kouba *et al.*, 2016), donde los cambios en los regímenes de temperatura (T) y precipitaciones (P), en general con un aumento significativo para T (mayor evapotranspiración potencial) y una fuerte disminución para P, se traducirán en una disminución importante de los flujos superficiales y de recarga y descarga de acuíferos (Shapouri *et al.*, 2015, Rasines-Ladero, 2017).

Mucho se ha escrito del impacto sobre las aguas superficiales y subterráneas, tanto en calidad (insumo de nutrientes, sedimentos) como en cantidad (descarga, evapotranspiración), provocados por las actividades humanas en el uso de la tierra y las modificaciones de la hidrología superficial (Magliozzi *et al.*, 2017).

A escala de cuenca, la influencia espacial y temporal sobre la dinámica del EH se evalúa por medio del estudio de la modificación en el régimen de flujo de corriente. Las **prácticas agrícolas** (conversión de cultivos, riego y drenaje artificial, técnicas de labranza, etc.) interfieren en el régimen de evapotranspiración y en la geología del terreno a través de cambios en la infiltración, en la escorrentía superficial, en los tiempos de residencia y en la composición del propio suelo (Shapouri *et al.*, 2015; Magliozzi *et al.*, 2017). Estos cambios junto con la presencia o ausencia de bosques, humedales o superficies impermeables modifican notablemente el régimen hidrológico de la cuenca y los FIHs (Buss *et al.*, 2009; Magliozzi *et al.*, 2017). El efecto combinado de la disminución de la recarga y el aumento de la demanda de riego estimula la **explotación de las aguas subterráneas**, provocando disminuciones en la tabla de agua y, en consecuencia, mayores impactos en el EH. Estos impactos serán más acusados aún en los EH asociados a acuíferos costeros, donde además se suman los efectos de la intrusión salina y el aumento del nivel del mar (Shapouri *et al.*, 2015).

A nivel de valle, el impacto humano se evalúa a través de los ríos, morfológica, cualitativa y cuantitativamente (Magliozzi *et al.*, 2017). Se han reportado cambios abruptos relacionados con la reducción de la permeabilidad del lecho del río y el aumento del aporte de sedimentos de pequeño tamaño asociado con los cambios en la geomorfología de los canales (Hancock, 2002; Iepure *et al.*, 2012). Recientes estudios demuestran empíricamente la correlación directa existente entre el origen de estos cambios y las actividades antrópicas, principalmente por: **liberación directa de efluentes** procedentes de actividades ganaderas, urbanas e industriales, desguaces y descargas de aguas residuales; contaminación difusa de **actividades mineras**; cambios en el régimen de flujo debido a la **extracción de agua** de las corrientes naturales y aguas subterráneas para suministro público, industria y agricultura; **regulación y modificación de zonas ribereñas** naturales; **extracción de barras** de grava; sedimentación y construcción de presas (Iepure *et al.*, 2012, 2013; Magliozzi *et al.*, 2017). La urbanización (encauzamientos, excavaciones, revestimientos, pavimentación) altera la productividad

del río, la complejidad, la escorrentía, la infiltración y los flujos máximos de forma similar a la agricultura (Shapouri *et al.*, 2015; Magliozzi *et al.*, 2017).

Los insumos de nitrógeno, fósforo y carbono orgánico son importantes contaminantes en el EH y en los ecosistemas acuáticos en general (Peralta-Maraver. *et al.*, 2018). Sin embargo, en los últimos años también se está empezando a prestar atención a otras sustancias químicas: los **microcontaminantes** (Lewandowski *et al.*, 2011; Langenhoff *et al.*, 2013). Estas sustancias suelen ser productos y subproductos de origen farmacéutico y para el cuidado personal, como AINEs y antibióticos; algunas de las mismas (diclofenaco, bezafibrato, ibuprofeno y naproxeno) se biodegradan en parte en las propias estaciones EDAR, aunque mayormente es gracias a los biofilms presentes en los sedimentos de la zona hiporreica, donde los mayores tiempos de residencia facilitan el procesado. No obstante lo anterior, la presencia de microcontaminantes ha aumentado considerablemente en los ríos, y con ella la preocupación por los posibles efectos toxicológicos (bioacumulación, contaminación de acuíferos) y de tolerancia antibiótica en los ecosistemas acuáticos (Langenhoff *et al.*, 2013; Peralta-Maraver *et al.*, 2018). La tolerancia antibiótica puede provocar cambios selectivos en la estructura y composición de las comunidades bacterianas que alteren o impidan sus funciones y capacidad de realizar servicios ecosistémicos (Constanzo, Murby, & Bates, 2005; Peralta-Maraver *et al.*, 2018).

Se espera que la **tolerancia selectiva** reduzca la biodiversidad de las comunidades, sin embargo, la distribución de las especies no sigue una correlación lineal con el gradiente de contaminación sino que suele responder a la llamada **Hipótesis de la Perturbación Intermedia** (HPI; Connell, 1978). Según la HPI, en ausencia de perturbaciones el ecosistema estaría formado por especies especialistas o **k-estrategas**, tras grandes perturbaciones la biodiversidad disminuiría drásticamente por la destrucción del hábitat, mientras que bajo perturbaciones intermedias se mantendrían niveles de riqueza de especies y de biodiversidad mayores a los que habría en ausencia de perturbación, con una proliferación de especies oportunistas o **r-estrategas**. Corroboran esta hipótesis los resultados obtenidos por Iepure *et al.* (2013) tras el estudio de la respuesta a los efectos de la contaminación, en especial por metales pesados, por parte de las comunidades de microcrustáceos (río Jarama, España): las aguas hiporreicas prístinas contenían una moderada diversidad de especies (dos a siete especies) con el predominio de *k*-estigobiontes, mientras que los sitios excesivamente contaminados carecían de

crustáceos. Sin embargo, los niveles de perturbación media de la zona hiporreica estaban asociados con un pico de diversidad taxonómica de especies (de cuatro a nueve especies), con la proliferación de especies *r*-estrategas más tolerantes.

A las consecuencias directas e indirectas de las actividades humanas cabe señalar, por último, aquellas derivadas de la introducción de **especies invasoras** (Marmonier *et al.*, 2012), ya sea por motivos comerciales y recreacionales (pesca y acuicultura), escapes o liberaciones intencionales. Las especies invasoras pueden desplazar, y en última instancia causar la desaparición, de especies autóctonas por medio de mecanismos de competencia, depredación, interferencia reproductiva y transmisión de enfermedades (Kouba *et al.*, 2016). Suelen poseer además requisitos ambientales más bajos que las especies nativas por lo que es más probable que se vean favorecidas por las perturbaciones. En el mismo sentido, las grandes fluctuaciones son susceptibles de provocar que especies introducidas y autóctonas no invasoras puedan llegar a serlo (por ejemplo, por la eliminación de una especie clave), pudiendo alterar las redes tróficas y las funciones ecosistémicas de forma dramática. En el contexto de las fluctuaciones climáticas en curso y predichas, la capacidad de resistir la desecación y, en particular en el EH, de excavar en la vertical en busca de refugio bajo condiciones extremas podría desempeñar un papel importante en la supervivencia de muchas especies (Kouba *et al.*, 2016).

6. CONCLUSIONES Y LÍNEAS FUTURAS.

Más de sesenta años han pasado desde que se definiera por primera vez la zona hiporreica (Orghidan, 1955), muchos investigadores se lanzaron entonces al estudio de su hábitat, de su biota y de los procesos ecológicos que subyacen a este ecotono. Gracias ellos poseemos hoy día un conocimiento esencial en la comprensión y manejo de los ecotonos hiporreicos, y éstos se están convirtiendo en una de las áreas más desarrolladas en el estudio de nuestro ecosistemas acuáticos continentales. A pesar de ello, aún quedan muchas cuestiones por resolver que requerirán del esfuerzo y del trabajo interdisciplinar de investigadores y practicantes. Se señalan a continuación estas cuestiones / líneas futuras en contexto con las principales conclusiones objeto de este trabajo.

En primer lugar, los factores que afectan al EH: hidrológicos, topográficos, geológicos, ecológicos y antropogénicos; demuestran estar fuertemente influenciados por variaciones espacio-temporales, encontrándonos que las **características y procesos** dependientes se encuentran jerarquizados según la escala de estudio. Así, **(1)** a escala de cuenca, las precipitaciones, asociadas a la descarga y recarga de aguas subterráneas, junto con la geometría del acuífero y su heterogeneidad geológica, configuran las características definitorias del EH. **(2)** A escala de valle destaca la dinámica de las aguas subterráneas y los cambios en el régimen de flujo estacional y por eventos puntuales, el gradiente y tipo de valle, la geología superficial en el tipo de llanura de inundación, y las características bióticas como el tipo de vegetación de ribera y la presencia de madera. Es también a escala de valle donde los impactos antropogénicos son más fácilmente constatables, destacando la presencia de presas y los insumos derivados del uso de la tierra (agrícola, industrial y urbanístico). **(3)** A escala de tramo, la forma del lecho del cauce, la textura y permeabilidad de los sedimentos del lecho, la vegetación del canal, la fauna hiporreica y las interacciones entre estos componentes protagonizan la caracterización del ecotono. Precisamente, es a escala de tramo y local donde son de aplicación la mayoría de los experimentos de laboratorio y de campo, y es por ello necesario seguir persiguiendo el **objetivo de ampliar los resultados** obtenidos desde estos puntos locales hasta las escalas de cuenca hidrológica. La heterogeneidad y dinámica del ambiente hiporreico hace que sus propiedades hidrológicas y biogeoquímicas parezcan cambiar con la escala de observación debido al gran número de variables implicadas en su funcionamiento (Buss *et al.*, 2009; Peralta-Maraver *et al.*, 2018), por lo que éste no es un objetivo menor de cara al futuro.

En segundo lugar, hemos visto cómo, sobre todo en la última década, crecientes estudios demuestran las correlaciones directas entre las características texturales del sedimento y la distribución y rasgos biológicos de la fauna hiporreica. Esta fauna demuestra tener un papel crucial en el mantenimiento de los servicios ecosistémicos: redes tróficas, ciclos de nutrientes, refugio y recolonización, degradación de contaminantes, amortiguación de impactos antrópicos y calidad del agua. Estos resultados revelan la **importancia ecológica de los EHs en los ecosistemas acuáticos**. Sin embargo, la información acerca de las interacciones tróficas y la **identificación taxonómica**, en especial de la microbiota, sigue siendo escasa en el entorno hiporreico y se precisa seguir estudiando.

En tercer lugar, las **actividades antrópicas** como la construcción y actividad de presas hidráulicas, la explotación de aguas subterráneas, la regulación y modificación de cauces, la minería y extracción de áridos, los insumos procedentes de la ganadería, agricultura, industria y urbanismo, entre otros, se han señalado como impactos que afectan a los EHs.

A todo lo señalado hay que sumar la amenaza que suponen los efectos del **cambio global**, cuya incidencia se prevee especialmente fuerte **en el Mediterráneo**: fluctuaciones extremas con sequías prolongadas, inundaciones, fuertes tormentas, incendios más frecuentes y severos, etc., son todos factores que se acentuarán y que afectarán de forma imprevista a los EHs de, por ejemplo, los más de 690 cuerpos de agua existentes en España, que cubren un área de unos 350.000 km² y que representan casi el 70% de la superficie total del país (Iepure *et al.*, 2017).

La elección de los **métodos de muestreo** será fundamental en la obtención de resultados capaces de construir **modelos representativos** de la realidad con el menor grado de incertidumbre posible. Es importante por ello conocer tanto las ventajas como las limitaciones que éstos poseen, teniendo en cuenta especialmente la escala y los objetivos de estudio (*Anexo*).

Con todo, el estudio de la interacción e interdependencia entre los factores físicos, químicos y biológicos que tienen lugar en el EH a distinta escala es necesario para una **evaluación integradora** de nuestro ecosistemas acuáticos. Los objetivos deben incluir identificar las causas de los impactos y permitir el establecimiento de medidas de control y restauración a poner en marcha por parte de los **tomadores de decisiones** (Iepure *et al.*, 2012, 2017; Rasines-Ladero *et al.*, 2013; Stubbington *et al.*, 2016; Boulton & Hancock, 2016). La aprobación de la **Directiva Marco del Agua 2006/118/CE** relativa a las aguas subterráneas proporciona una oportunidad para la inclusión de estos ecotonos en el ámbito legislativo actual, clave para la implementación de las citadas medidas de actuación que garanticen en lo posible los servicios ecosistémicos de los que todos dependemos.

7. BIBLIOGRAFÍA.

- Álvarez, R.M., Pascual, J.A., Renard, P., Tirado, J., & Villaescusa, C. (2008). *Ciencias de la Tierra y Medio Ambientales*, 2. Ediciones SM, España. 418 p.
- Arumí, J.L., Rivera, D., Muñoz, E. & Billib, M. (2012). Interacciones entre el agua superficial y subterránea en la región del Bío Bío de Chile. *Obras y Proyectos*, 12: 4-13.
- Bärlocher, F., & Murdoch, J. H. (1989). Hyporheic biofilms – a potential food source for interstitial animals. *Hydrobiologia*, 184: 61-67.
- Bencala, K. E. (1993). A Perspective on Stream-Catchment Connections. *Journal of the North American Benthological Society*, 12 (1) :44-47. <http://doi.org/10.2307/1467684>.
- Biddulph, M. (2015). Hiporheic zone: In situ sampling. In: Cook, S.J., Clarke, L.E., & Nield, J.M. (Eds.) *Geomorphological Techniques* (pp. 298-307). Retrieved from http://geomorphology.org.uk/sites/default/files/flip_geom_tech/index.html#geomorph_techniques/page/298-299.
- Boano, F., Harvey, J. W., Marion, A., Packman, A. I., Revelli, R., Ridolfi, L. & Wörman, A. (2014). Hyporheic flow and transport processes: Mechanisms, models, and biogeochemical implications. *Reviews of Geophysics*, 52 (4): 603-679. <https://doi.org/10.1002/2012RG000417>.
- Boulton, A. J., Stibbe, S. E, Grimm, N. B., & Fisher, S. G. (1991). Invertebrate recolonization of small patches of defaunated hyporheic sediments in a Sonoran Desert stream. *Freshwater Biology*, 26: 267-277.
- Boulton, A. J., Findlay, S., Marmonier, P., Stanley, E. H., & Valett, H. M. (1998). The functional significance of the hyporheic zone in streams and rivers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 29: 59-81.
- Boulton, A. J., Datry, T., Kasahara, T., Mutz, M., & Stanford, J. A. (2010), Ecology and management of the hyporheic zone: Stream-groundwater interactions of running waters and their floodplains. *Journal of the North American Benthological Society*, 29 (1): 26–40. <http://doi.org/10.1899/08-017.1>.

- Boulton, A. J. & Hancock, P. J (2006). Rivers as groundwater-dependent ecosystems: a review of degrees of dependency, riverine processes and management implication. *Australian Journal of Botany*, 54 (2): 133-144. <http://dx.doi.org/10.1071>.
- Brundtland, G. H. (1987). *Our Common Future*. United Nations. Retrieved from: <http://www.un-documents.net/our-common-future.pdf>
- Burrows, R. M., Rutledge, H., Bond, N. R., Eberhard, S. M., Auhl, A., Andersen, M. S., ... Kennard, M. J. (2017). High rates of organic carbon processing in the hyporheic zone of intermitent streams. *Scientific Reports*, 7: 13198. <http://doi.org/10.1038/s41598-017-12957-5>.
- Buss, S., Cal, Z., Cardenas, B., Fieckenstein, J., Hannah, D., Heppell, K., ... Wood, P. (2009). *The Hyporheic Handbook: A Handbook on the Groundwater-Surfacewater Interface and Hyporheic Zone for Environment Managers*. Integrated Catchment Science Programme. Science report: SC050070. Environment Agency, Bristol: Author.
- Cardenas, M. B., & Wilson, J. L.(2007). Dunes, turbulent eddies, and interfacial exchange with permeable sediments. *Water Resources Research*, 43: W08412. <http://doi.or/10.1029/2006WR005787>.
- Cardenas, M. B. (2009a). A model for lateral hyporheic flow based on valley slope and channel sinuosity. *Water Resources Research*, 45: W01501. <http://doi.org/10.1029/2008WR007442>.
- Cardenas, M. B. (2009b). Stream-aquifer interactions and hyporheic exchange in gaining and losing sinuous streams. *Water Resources Research*, 45: W06429. <http://doi.org/10.1029/2008WR007651>.
- Caruso, A., Ridolfi, L., & Boano, F. (2016). Impact of watershed topography on hyporheic exchange. *Advances in water resources*, 94: 400-411. Retrieved from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.advwatres.2016.06.005>.

- Chappuis, P.A. (1942). Eine neue Methode zur Untersuchung der Grundwasserfauna. *Acta scientiarum mathematicarum et naturalium - Universitas Francisco-Josephina Kolozsvár*, 6: 1-7.
- Clements, F. E. & Cutter, I.S (1905). Research methods in ecology. Lincoln, Nebraska: *The University publishing company*, 362 p. Retrieved from: <https://ia800207.us.archive.org/25/items/cu31924052310335/cu31924052310335.pdf>.
- Collins Sons & Co. (2005). *Collins Spanish Dictionary - Complete and Unabridged 8th Edition*. Retrieved from: <https://www.thefreedictionary.com/valley>.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science, New Series*, 199 (4335): 1302-1310.
- Constanzo, S. D., Murby, J., & Bates, J. (2005). Ecosystem response to antibiotics entering the aquatic environment. *Marine Pollution Bulletin*, 25 (1-4): 218-223. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.10.038>.
- Danielopol, D. L. (1980). The Role of the Limnologist in Ground Water Studies. *International Review of Hydrobiology*, 65 (6): 777-791.
- Danielopol, D. L. (2004). Freshwater Meiofauna: Biology and Ecology. *Freshwater Biology*, 49 (4): 502-503
- DeFries, R.S. & Malone, T. F. (eds) (1989). Global Change and our Common Future: papers from a forum. Washington D.C.: *National Academy Press*, 227 p.
- Dole-Olivier, M. J., & Marmonier, P. (1992). Effects of spates on the vertical distribution of the interstitial community. *Hydrobiologia*, 230: 49-61.
- Díaz-Bea, E., & Ollero-Ojeda, A. (2005). Metodología para la clasificación geomorfológica de los cursos fluviales de la cuenca del Ebro. *Geographica*, 47: 23-45.
- Di Castri, F., Hansen, A. J. & Holland, M. M. (1988). A new look at ecotones: emerging international projects on landscape boundaries. *Biology International, Special issue 17*: 1-163.

- Dole-Olivier, M.J. (2011). The hyporheic refuge hypothesis reconsidered: a review of hydrological aspects. *Marine & Freshwater Research*, 62 (11): 1281-1302. <http://dx.doi.org/10.1071/MF11084>.
- Evert, K. J. (2010). Encyclopedic Dictionary of Landscape and Urban Planning: Multilingual Reference Book in English, Spanish, French and German. *Springer Science & Business Media: 258p*
- Franken, R. J. M., Storey, R. G., & Williams, D. D. (2001). Biological, chemical and physical characteristics of downwelling and upwelling zones in the hyporheic zone of a north-temperate stream. *Hydrobiologia*, 444: 185-195.
- Gibert J., Stanford, J.A., Dole-Olivier, M.J. & Ward, J.V. (1994). Basic attributes of groundwater ecosystems and prospects for research. In: Gibert, J., Danielopol, D. & Stanford, J.A. (eds.). *Groundwater Ecology*. Academic Press, San Diego. 7-40.
- Groffman, P.M., & Bohlen, P.J. (1999). Soil and Sediment Biodiversity. Cross-system comparison and large scale effects. *BioScience*, 49 (2): 139-148.
- Hancock, P. J. (2002). Human impacts on the stream-groundwater exchange zone. *Environmental Management*, 29 (6): 763-781. <http://dx.doi.org/10.1007/s00267-001-0064-5>
- Higler, L. W. G., Lapinska, M., & Zalewski, M. (2008). Ecotones. In Dooge, J.C.I. (ed.), Knowledge for sustainable development. An Insight into the Encyclopedia of Life support Systems. *Fresh Surface Water*, 2.
- Holland, M. M., Risser, P. G., & Naiman, R.J. (1991). *Ecotones: the role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments*. London: Chapman and Hall.
- Hou, Z., Nelson, W. C., Stegen, J. C., Murray, C. J., Arntzen, E., Crump, A. R., Kennedy, D. W., ... Zachara, J. M. (2017). Geochemical and Microbial Community Attributes in Relation to Hyporheic Zone Geological Facies. *Scientific Reports*, 7: 12006. <http://doi.org/10.1038/s41598-017-12275-w>.

- Hynes, H. B. N. (1970). The ecology of running waters. *University of Toronto press*, xxiv 555p.
- Iepure, S., Martínez-Hernández, V., Herrera, S., de Bustamante, I., & Rasines, R. (2012). Influence of land use on hyporheos in catchment of the Jarama River (central Spain). In *Geophysical Research Abstracts*, 14. *EGU General Assembly 2012*, Viena, Austria.
- Iepure, S., Martínez-Hernández, V., Herrera, S., Rasines-Ladero, R., & de Bustamante, I. (2013). Response of microcrustacean communities from the surface-groundwater interface to water contamination in urban river system of the Jarama basin (central Spain). *Environmental Sciences and Pollution Research*. <http://doi.org/10.1007/s11356-013-1529-9>.
- Iepure, S., Gómez Ortiz, D., Lillo Ramos, J., Rasines Ladero, R., & Persoiu, A. (2014). Applying electrical resistivity tomography and biological methods to assess the surface-groundwater interaction in two Mediterranean rivers (central Spain). In *Geophysical Research Abstracts*, 16. *EGU General Assembly 2014*, Viena, Austria.
- Iepure, S., Marin, C., Fekete, A., Rajka, G., Brad, T., & Samsudean, C. (2014). Ecological assessment of water quality in relation to hydrogeology in a shallow urban aquifer: Somesul Mic River aquifer (North-Western, Romania). In *Geophysical Research Abstracts*, 16. *EGU General Assembly 2014*, Viena, Austria.
- Iepure, S., Feurdean, A., Bădăluță, C., Nagavciuc, V., & Perșoiu, A. (2015). Pattern of richness and distribution of groundwater Copepoda (Cyclopoida: Harpacticoida) and Ostracoda in Romania: an evolutionary perspective. *Biological Journal of the Linnean Society*, 119 (3): 593-608. <https://doi.org/10.1111/bij.12686>.
- Iepure, S., Rasines-Ladero, R., Meffe, R., Carreño, F., Mostaza, D., Sundberg, A., ... Barroso, J. L. (2017). Exploring the distribution of groundwater Crustacea (Copepoda and Ostracoda) to disentangle aquifer type features – A case study in the upper Tajo basin (Central Spain). *Ecohydrology*, 10: 1-13. <http://doi.org/10.1002/eco.1876>.

- Kouba, A., Tíkal, J., Císař, P., Veselý, L., Fořt, M., Příborský, J., ... Buřič, M. (2016). The significance of droughts for hyporheic dwellers: evidence from freshwater crayfish. *Scientific Reports*, 6: 26569. <http://doi.org/10.1038/srep26569>.
- Krause, S., Boano, F., Cuthbert, M. O., Fleckenstein, J. H., & Lewandowski, J. (2014). Understanding process dynamics at aquifer-surface water interfaces: An introduction to the special section on new modeling approaches and novel experimental technologies, *AGU Water Resources Research*, 50:, 1847–1855. <http://doi.org/10.1002/2013WR014755>.
- Lewandowski, J., Putschew, A., Schwesig, D., Nuemann, C., & Radke, M. (2011). Fate of organic micropollutants in the hyporheic zone of a eutrophic lowland stream: results of a preliminary field study. *Science for the Total Environment*, 409: 1824-1835.
- Liu, S., & Chui, T. F. (2017). Impacts of Streambed Heterogeneity and Anisotropy of Residence Time of Hyporheic Zone. *Groundwater*, 56 (3): 425-436. <http://doi.org/10.1111/gwat.12589>.
- Liu, S., & Chui, T. F. (2018). Impacts of different rainfall patterns on hyporheic zone under transient conditions. *Journal of Hydrology*, 561: 598-608. <http://doi.org/10.1016/j.hydrol.2018.04.019>.
- Maazouzi, C., Galassi, D., Claret, C., Cellot, B., Fiers, F., Martin, D., ... Dole-Olivier, M. J. (2017). Do benthic invertebrates use hyporheic refuges during streambed drying? A manipulative field experiment in nested hyporheic flowpaths. *Ecohydrology*, 10 (6): pp.e1865. <https://doi.org/10.1002/eco.1865>.
- Magliozzi, C., Grabowski, R., Packman, A. I., & Krause, S. (2017). Scaling down hyporheic exchange flows: from catchments to reaches. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*. <https://doi.org/10.5194/hess-2016-683>.
- Malard, F., Capderrey, C., Churchward, B., Eme, D., Kaufmann, B., Konecny-Dupré, L., ... Douady, C. J. (2017). Geomorphic influence on intraespecific genetic differentiation and diversity along hyporheic corridors. *Freshwater Biology*, 62: 1955-1970. <http://doi.org/10.1111/fwb.13040>.

- Malzone, J.M., Lowry, C.S., & Ward, A.S. (2016). Response of the hyporheic zone to transient groundwater fluctuations on the annual and storm event time scales. *Water Resources Research*, 52 (7): 5301–5321.
- Marmonier, P., Archambaud, G., Belaidi, N., Bougon, N., Breil, P., Chauvet, E., ... Vervier, Ph. (2012). The role of organisms in hyporheic processes: gaps in current knowledge, needs for future research and applications. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*, 48: 253-266. <http://dx.doi.org/10.1051/limn/2012009>.
- Meghdadi, A. (2018). Characterizing the capacity of hyporheic sediments to attenuate groundwater nitrate loads by adsorption. *Water Research*, 140: 364-376. <http://doi.org/10.1016/j.watres.2018.04.063>.
- Moldovan, O. T., Levei, E., Marin, C., Banciu, M., Banciu, H. L., Pavelescu, C., ... Povară, I. (2011). Spatial distribution patterns of the hyporheic invertebrate communities in a polluted river in Romania. *Hydrobiologia*, 669: 63-82.
- Naiman, R.J., & Décamps, H. (1990). The Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones. *Man and the Biosphere Series*, 4. London: Chapman and Hall.
- Odum, E.P. (1971) *Fundamentals of Ecology*. 3rd Edition, W.B. Saunders, Philadelphia.
- Orghidan, T. (1959). Ein neuer Lebensraum des unterirdischen Wassers: Der hyporheische Biotop. *Archiv für Hydrobiologie*, 55: 392–414.
- Orghidan, T. (1955). Un nou domeniu de viața acvatică subterană: "biotopul hiporeic". *Bul. științ. Acad. R.P.R., Secția de biologie și științe agricole și Secția de geologic și geografie*, 7: 657-676.
- Pacioglu, O., & Pârvulescu, L. (2016). The chalk hyporheic zone: a true ecotone?. *Hydrobiologia*, 790 (1): 1-12. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3035-9>.
- Peralta-Maraver, I., Reiss, J., & Robertson, A. L. (2017). Interplay of hydrology, community ecology and pollutant attenuation in the hyporheic zone. *Science of the Total Environment*, 610-611: 267-275. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.036>.

- Rasines Ladero, R., Iepure, S., Careño, F., & de Bustamante, I. (2013). Subsurface crustacean communities as proxy for groundwater-surface water interactions in the Henares and Tajuña Rivers floodplains, central Spain. In Geophysical Research Abstracts, 15. *EGU General Assembly 2013*, Viena, Austria.
- Rasines-Ladero, R., & Iepure, S. (2016). Parent lithology and organic matter influence the hyporheic biota of two Mediterranean rivers in central Spain. *Limnetica*, 35 (1): 19-36.
- Rasines-Ladero, R. (2017). *La ecología de la zona hiporreica asociada a los ríos Henares y Tajuña (cuenca hidrográfica del Jarama, España)* (tesis doctoral). Universidad Rey Juan Carlos, Móstoles, Madrid.
- Risse-Buhl, U., Mendoza-Lera, C., Norf, H., Pérez, J., Pozo, J., & Schlief, J. (2017). Contrasting habitats but comparable microbial decomposition in the benthic and hiporheic zone. *Science of the Total Environment*, 605-606: 683-691. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.06.203>
- Robertson, A.L., & Wood, P.J. (2010). Ecology of the hyporheic zone: origins, current knowledge and future directions. *Fundamental and Applied Limnology. Archiv für Hydrobiologie*, 176 (4): 279-289.
- Shapouri, M., Cancela da Fonseca, L., Iepure, S., Stigter, T., Ribeiro, L., & Silva, A. (2015). The variation of stygofauna along the gradient of salinization in a coastal aquifer. *Hydrology Research*, 47 (1): 89-103.
- Standford, J. A., & Ward, J. V. (1993). An ecosystem perspective of alluvial rivers: Connectivity and the hyporheic corridor. *Journal of the North American Benthological Society*, 12: 48-60.
- Stonedahl, S. H., Harvey, J. W., Wörman, A., Salehin, M., & Packman, A. I. (2010). A multiscale model for integrating hyporheic exchange from ripples to meanders. *Water Resources Research*, 46 (12): W12539. <http://doi.org/10.1029/2009-WR008865>.

- Stonedahl, S. H., Harvey, J. W., & Packman, A. I. (2013), Interactions between hyporheic flow produced by stream meanders, bars, and dunes. *Water Resources Research*, 9: 5450–5461. <http://doi.org/10.1002/wrcr.20400>
- Storey, R.G., Fulthorpe, R.R., & Williams, D.D. (1999). Perspectives and predictions on the microbial ecology of the hyporheic zone. *Freshwater Biology*, 41: 119-130.
- Strayer, D.L., May, S.E., Nielsen, P., Wollheim, W., & Hausam, S. (1995). An endemic groundwater fauna in unglaciated eastern North America. *Canadian Journal of Zoology*, 73: 502-508.
- Strayer, D.L., May, S.E., Nielsen, P., Wollheim, W., & Hausam, S. (1997). Oxygen, organic matter, and sediment granulometry as controls on hyporheic animal communities. *Archiv für Hydrobiologie*, 140 (1): 131-144.
- Stubbington, R., Dole-Olivier, M.J., Galassi, D.M.P., Hogan, J.P., & Wood, P.J. (2016). Characterization of Macroinvertebrate Communities in the Hyporheic Zone of River Ecosystems Reflects the Pump-Sampling Technique Used. *PLoS ONE*, 11 (10): e0164372. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0164372>
- Tonina, D., & Buffington, J. M. (2007). Hyporheic exchange in gravel-bed rivers with pool-riffle morphology: Laboratory experiments and three-dimensional modeling. *Water Resources Research*, 43: W01421. <http://doi.org/10.1029/2005WR004328>.
- Tonina, D., & Buffington, J. M. (2009a), Hyporheic exchange in mountain rivers. I: Mechanics and environmental effects, *Geography Compass*, 3. <http://doi.org/10.1111/j.1749-8198.2009.00226.x>.
- Tonina, D., & Buffington, J.M. (2009b), A three-dimensional model for analyzing the effects of salmon redds on hyporheic exchange and egg pocket habitat. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66, 2157–2173.
- Tonina, D., & Buffington, J. M. (2011). Effects of stream discharge, alluvial depth and bar amplitude on hyporheic flow in pool-riffle channels. *Water Resources Research*, 47: W08508. <http://doi.org/10.1029/2010WR009140>.

- Ward, J. V., & Standford, J. A. (1995). Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regulated Rivers: Research & Management*, 11: 105-119.
- Ward, J. V., & Voelz, N. J. (1997). Interstitial fauna along an epigean-hypogean gradient in a Rocky Mountain river. In: Gibert, J., Mathieu, J., & Fournier, F. (eds.). Groundwater/Surface Water Ecotones: Biological Interactions and Management Options. *International Hydrology Series, Cambridge University Press*: 37-41.
- Ward, A. S., Fitzgerald, M., Gooseff, M. N., Voltz, T. J., Binley, A. M., & Singha, K. (2012). Hydrologic and geomorphic controls on hyporheic exchange during base flow recession in a headwater mountain stream. *Water Resources Research*, 48: W04513. <http://doi.org/10.1029/2011WR011461>.
- Ward, A. S. (2016). The evolution and state of interdisciplinary hyporheic research. *WIREs Water*, 3: 83-103. <http://doi.org/10.1002/wat2.1120>.
- Webster, J. R., & Patten, B. C. (1979). Effects of Watershed Perturbation on Stream Potassium and Calcium Dynamics. *Ecological Monographs*, 49 (1): 51-72. Retrieved from: <http://www.jstor.org/stable/1942572>.
- White, R. (1990). Environmental history, ecology, and meaning. *The Journal of American History*, 76: 1111–1116.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213–251.
- Whittaker, R. H. (1977). Evolution of species diversity in land communities. In: Hecht, M.H., Steere, W.C., & Wallace, B. (eds.). *Evolutionary biology*, 10: 1–67.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J. & Field, R. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453 – 470.
- Williams, D. D., & Hynes, H. B. N. (1974). The occurrence of benthos deep in the substratum of a stream. *Freshwater Biology*, 4 (3): 233-256. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.1974.tb00094.x>.

- Winter, T. C., Harvey, J. W., Franke, O. L., & Alley, W. M. (1998). Ground water and surface water, a single resource. *U.S. Geological Survey Publications Warehouse, 1139*.
- Woessner, W. W. (2017). Hiporheic zones. In: Hauer, F. R. & Lamberti, G. A. (Eds.). *Methods in Stream Ecology*, Vol. I (pp. 129-157). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416558-8.00008-1>.
- Wörman, A., & Wachniew, P. (2007). Reach scale and evaluation methods as limitations for transient storage properties in streams and rivers. *Water Resources Research, 43*: W10405. <http://doi.org/10.1029/2006WR005808>.
- Wörman, A., Packman, A. I., Marklund, L., Harvey, J. W., & Stone, S.H. (2006). Fractal topography and subsurface water flows from fluvial bedforms to the continental shield. *Geophysical Research Letters, 34* (7). <https://doi.org/10.1029/2007GL029426>.
- Zhang, Y., Wang, J. L., Yang, P. H., & Xie, S. Y. (2017). Movement of lateral hyporheic flow between stream and groundwater. *Science China Earth Sciences, 60*. <http://doi.org/10.1007/s11430-016-9103-9>.

8. ANEXO: RESUMEN DE TÉCNICAS DE MONITOREO APLICADAS AL ECOTONO HIPORREICO

Tabla 5. Principales técnicas de monitoreo aplicadas al ecotono hiporreico.

Ventajas, limitaciones, requerimientos y objetivos de monitorización. MH, MB, CRF y CUF se refieren, respectivamente: muestreo hidroquímico, muestreo biológico, caracterización del camino de flujo y cuantificación de flujos de agua y solutos. Traducido de: Buss et al., 2009.

| Método | Ventajas | Limitaciones | Requerimientos | MH | MB | CRF | CUF |
|--------------------------------------|--|--|---|----|----|-----|-----|
| Análisis hidrográfico | Describe los cambios temporales de la contribución de GW al flujo de la corriente; información de la escala de captación; puede llevarse a cabo como un estudio de escritorio; técnicas de análisis disponibles. | No hay información sobre distribución espacial; aplicable sólo a corrientes en condiciones de ganancia; el análisis es difícil cuando los flujos de las corrientes se ven afectados por las actividades humanas, como la regulación del flujo. | Series de tiempo de flujo de corriente; posiblemente un software para el análisis de datos. | | | | • |
| Trazadores ambientales (químicos) | Puede proporcionar una amplia gama de información, p. datos de entrada para modelos de balance de masa; algunos dispositivos son baratos (por ejemplo, EC o pH-metros); encuestas espaciales y series de tiempo posibles; aplicación para perfilar la transmisión. | El muestreo puede consumir mucho tiempo y los análisis tener un alto coste. | Equipo analítico y alto nivel de experiencia. | | | • | • |
| Perfiles de flujo | Puede proporcionar datos sobre la distribución espacial de las entradas de GW o las entradas de contaminantes; buena herramienta de reconocimiento. | Inútil cuando las concentraciones de aguas subterráneas y superficiales son similares; los trazadores pueden ser sensibles a otros factores aparte de la descarga de aguas subterráneas; posiblemente consuma mucho tiempo. | Equipo analítico y experiencia en muestreo; posiblemente un bote para monitorear grandes ríos. | | | • | • |
| Detección de temperatura distribuida | Puede proporcionar datos sobre la heterogeneidad de la descarga de aguas subterráneas a lo largo de un alcance; relativamente fácil de instalar. | Costoso; la estimación del flujo es posible, pero no necesariamente directa. | Emisor láser e instrumento detector. | | | • | |
| Imágenes térmicas infrarrojas | Puede proporcionar información espacial sobre la descarga de aguas subterráneas en las corrientes. | La diferencia de temperatura y el flujo de descarga de aguas subterráneas deben ser lo suficientemente altos como para permitir la detección. | Cámara infrarroja o imágenes de teledetección disponibles. | | | • | |
| Geofísica | Conjunto de técnicas no intrusivas que permiten un mapeo de la litología subsuperficial. | Las técnicas tienen diferentes limitaciones con respecto a su capacidad de detección (por ejemplo, profundidad, fiabilidad, tipo de sedimentos, estructuras enterradas ...) | Equipamiento geofísico adaptado. | | | ○ | |
| Medición de flujo diferencial | El equipo estándar puede proporcionar datos temporales y espaciales si se exploran alcances sucesivos; método económico en pequeñas corrientes. | Posiblemente consume mucho tiempo; difícil en condiciones de alto flujo; proporciona solo la entrada neta de agua superficial a lo largo de un alcance; resolución limitada a la precisión de las mediciones. | Método de medición de flujo. | | | • | • |
| Inyector trazador In-stream | Útil para caracterizar el intercambio de flujo hiporreico, descarga de aguas subterráneas, transporte de solutos o conexiones superficiales-subsuperficiales. | Por lo general, requiere una autorización (a menudo es difícil de obtener en el suministro de agua); problemas de salud y ecotoxicológicos; puede consumir tiempo y dinero; problemas de absorción y degradación descontroladas. | Planificación cuidadosa y conocimiento del sistema (una vez que se realiza la prueba, el rastreador puede permanecer en su lugar por un tiempo prolongado); pericia; equipo de inyección y monitoreo. | | | • | • |

Tabla 5. Principales técnicas de monitoreo aplicadas al ecotono hiporreico (continuación)

| Método | Ventajas | Limitaciones | Requerimientos | MH | MB | CRF | CUF |
|------------------------------------|---|---|--|----|----|-----|-----|
| Grandes pozos | Permitir estimaciones de conductividad hidráulica y caracterización química en grandes áreas. | La presencia de una corriente puede dificultar la interpretación de los resultados; costoso de instalar; requiere equipo específico para muestreo específico de profundidad. | Un pozo existente; equipo de bombeo; para pruebas de bombeo, al menos un pozo de observación; un empacador multinivel para muestreo específico de profundidad. | • | • | ○ | • |
| Pozos pequeños | Permite mediciones de la cabeza en la zona riparia si el flujo es horizontal; permite el muestreo químico y biológico. | No es apropiado para muestrear a una profundidad específica. | Equipo de perforación y pozo adaptados; equipo de bombeo. | • | • | | • |
| Piezómetros | Permite estimaciones de permeabilidad; indica dirección de filtración y posiblemente intensidad; piezómetros poco profundos (~ <3 m): instalación rápida y relativamente económica. | Puede requerirse una barrena de potencia o una plataforma de perforación; estimación de flujo potencial en lugar de medición directa. | Equipo de perforación adaptado y piezómetro; bomba o red para muestreo. | • | • | • | • |
| Muestreadores de múltiples niveles | Permite el muestreo químico a profundidades específicas. | Tubos generalmente demasiado pequeños para realizar pruebas hidráulicas; problemas de obstrucción en sedimentos finos. | Muestreador de varios niveles (hecho a mano o disponible comercialmente); equipo para la instalación. | • | • | • | |
| Medidor de infiltración | Medición directa de flujo y muestreo de agua subsuperficial en la interfaz sedimento-agua en una pequeña área de superficie; económico; bueno para información semicuantitativa. | Posibles fuentes de error operacionales y asociadas al diseño; el flujo medido es promediado en el tiempo; no aptos para corrientes de lecho de arena o lecho de grava de flujo rápido; la química de la descarga de agua subterránea puede cambiar en la cámara de filtración y no representar las condiciones subsuperficiales. | Los medidores de filtración son generalmente hechos a mano. | • | | | • |
| Tubo vertical portátil | Relativamente rápido y barato de instalar; usado principalmente para muestrear fauna. | Profundidad de muestreo relativamente poco profunda; es sensible a la contaminación del agua superficial durante la instalación. | Bomba de pistón y bomba manual. | • | ○ | | |
| Potenciómetro hidráulico | Dispositivos portátiles que permiten una medición rápida; puede indicar la dirección de la filtración (e intensidad si se conoce la permeabilidad). | En sedimentos de baja permeabilidad, puede requerir un largo tiempo de estabilización; error de medición si aparecen fugas, obstrucción o burbujas en el dispositivo. | Un dispositivo robusto, generalmente hecho a mano. | | | | • |
| Inyección de rastro subsuperficial | Medición directa de la velocidad de flujo, dirección, transporte y transformación de solutos y caracterización de la conectividad subsuperficial; relativamente rápido en distancias cortas o en materiales de alta conductividad hidráulica. | Antes de la medición, se debe conocer la dirección del flujo o debe existir una red de piezómetros si se muestrea el subsuelo; consume mucho tiempo a largas distancias o materiales de baja conductividad hidráulica. | Equipo de rastreo, inyección y detección; pozo (s) o piezómetro (s). | | | • | • |
| La temperatura como un rastreador | Las sondas de temperatura generalmente son robustas, simples y relativamente económicas; pueden proporcionar series temporales de flujo vertical; buenas para información semicuantitativa. | Requiere una diferencia de temperatura entre aguas superficiales y subterráneas; las soluciones analíticas asumen flujo vertical. | Sondas de temperatura, un registrador; posiblemente software de modelado de transferencia de calor. | | | • | • |

Tabla 5. Principales técnicas de monitoreo aplicadas al ecotono hiporreico (continuación)

| Método | Ventajas | Limitaciones | Requerimientos | MH | MB | CRF | CUF |
|--|---|---|--|----|----|-----|-----|
| Prueba de dilución puntual | Medición cuantitativa directa del flujo; procedimiento relativamente simple y económico. | La estimación cuantitativa del flujo es posible solo cuando el flujo subsuperficial es horizontal. | Un piezómetro o un pozo, un rastreador, un equipo de inyección y monitoreo. | | | | • |
| Prueba Slug (medidas puntuales de permeabilidad) | Permite una estimación local de la conductividad hidráulica. Simple de llevar a cabo y analizar, de bajo costo. | Errores de medición si la pantalla está obstruida; posibles errores causados por sedimentos finos que perturban la prueba. | Un piezómetro; la prueba necesita ser replicada; se requiere experiencia en el análisis de resultados. | | | | • |
| Núcleos de sedimentos | Potencial para la combinación de análisis de la conductividad hidráulica, análisis químico y biológico de secciones delgadas; útil para pruebas de laboratorio (por ejemplo, núcleo de perfusión); muestreo fácil cuando los sedimentos son finos y poco profundos. | La fórmula empírica para estimar la conductividad hidráulica no siempre es confiable; imposible repetir el muestreo en el mismo lugar; preparar muestras para el análisis puede llevar mucho tiempo; congelar la perforación de la mina requiere equipo pesado. | Tubo de plástico, taladro de mano, taladro eléctrico o equipo de perforación; equipo de análisis apropiado; nitrógeno líquido para congelar la muestra. | • | • | | • |
| Sondas de medición y muestreadores pasivos | Las mediciones <i>in situ</i> de los parámetros fisicoquímicos permiten un análisis de alta resolución espacial y mediciones integradas en el tiempo; puede detectar bajas concentraciones. | Los muestreadores pasivos pueden requerir un largo período de muestreo. | Sondas y muestreadores pasivos (disponibles comercialmente); equipo analítico para el procesamiento de las sondas de gel. | • | | • | |
| Microcosmos y cámaras de colonización | Evaluación <i>in situ</i> de procesos físicos y biológicos. | Largo tiempo entre la instalación y el muestreo; evaluación del pequeño volumen de sedimento; más bien destinado a la investigación que al monitoreo rutinario. | Contenedor lleno de sustrato. | • | • | | |
| Muestreo de sedimento expuesto (método Karaman-Chappuis) | Muestreo de sedimentos expuestos (método Karaman-Chappuis); económico y fácil; evita contaminación del agua superficial. | Limitado a los sedimentos expuestos; la tabla de agua debe ser poco profunda. | Una paleta; un vaso contenedor o una bomba de mano. | • | • | | • |
| Muestreo bentónico | Rápido, fácil, sin engranajes complejos, metodología establecida para aplicaciones de superficie. | Las asociaciones comunitarias con aguas subterráneas tienen una influencia menos conocida, pero que en la actualidad se está investigando; la identificación de laboratorio lleva mucho tiempo. | Redes, bandejas de clasificación, conservantes, viales para invertebrados, cepillo de dientes, frasco de muestras, configuración del filtro (biomasa / clorofila a) y / o yodo lugol (identificación). | | • | • | |