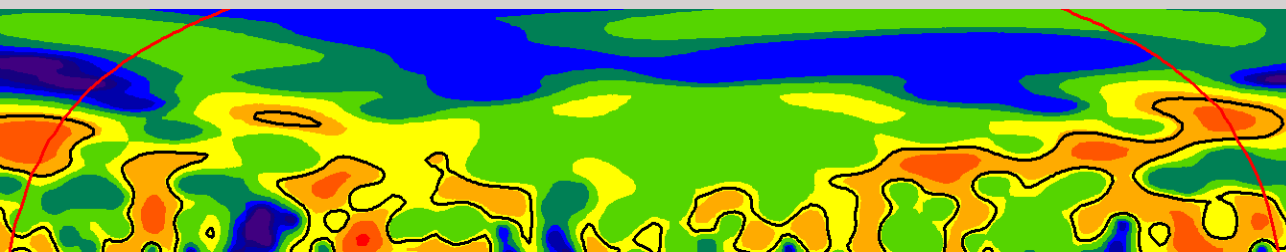


**EFFECTOS AMBIENTALES A LARGO
PLAZO SOBRE EL FITOPLANCTON
DE LA LAGUNA DE LAS MADRES
(MADRID)**

José Benavent Corai

2015





**EFFECTOS AMBIENTALES A LARGO PLAZO SOBRE EL
FITOPLANCTON DE LA LAGUNA DE LAS MADRES
(MADRID)**

José Benavent Corai

2015

Directores:

Miguel Álvarez Cobelas

Carmen Rojo García-Morato

Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva

Universitat de València

Programa oficial de Postgrado en Biodiversidad y Biología
Evolutiva (119A)

Tesis presentada por José Benavent Corai para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas por la *Universitat de València*, con el título: EFECTOS AMBIENTALES A LARGO PLAZO SOBRE EL FITOPLANCTON DE LA LAGUNA DE LAS MADRES (MADRID). Programa oficial de Postgrado en Biodiversidad y Biología Evolutiva (119A).

El doctorando:

José Benavent Corai

Los directores de la Tesis:

Miguel Álvarez Cobelas

Doctor en Biología

Investigador Científico

Museo Nacional de

Ciencias Naturales (CSIC)

Carmen Rojo García-Morato

Doctora en Ciencias Biológicas

Profesora Titular de Ecología

Universitat de València

«El tiempo es como el viento, arrastra lo liviano y deja lo que pesa»

Doménico Cieri Estrada

Tómese su tiempo (1992)

AGRADECIMIENTOS

Con esta tesis se cierra un ciclo de mi formación científica que no podía acabar de mejor manera que con la impresión de estas páginas. Durante estos años Carmen ha tenido siempre la puerta de su despacho abierta para recibirme, escucharme y participar en mis diversas locuras matemáticas. Con ella he aprendido que la estadística hay que interpretarla y que frente a la exactitud de las matemáticas siempre hay múltiples explicaciones ecológicas que discutir. Gracias a ella descubrí a Miguel quién, sin a penas conocerme, se mostró generoso desde el primer momento y me facilitó la serie temporal de la laguna de Las Madres con más de veinte años de muestreos. Miguel le ha puesto prosa a mis números dándome una clase magistral sobre el fitoplancton en unas pocas líneas.

Carmen y Miguel han sido realmente dos directores de tesis que a base de paciencia han despertado mi interés por la limnología y ecología del fitoplancton. Ambos han conseguido, por fin, centrar mi afán científico en una única línea de investigación. A los dos, ¡muchas gracias!

También quisiera agradecer a Toñi, quien junto a Carmen, me ha acogido en este Grupo de Ecología Integrativa del Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva de esta Universidad, compartiendo preocupaciones y aportandome numerosos consejos.

A Matilde Segura, Mati, quien ha sido mis ojos en esta tesis, identificando todas las muestras de fitoplancton de esta serie temporal y prestándome su mesa y ordenador siempre con una sonrisa, muchas gracias.

No quisiera olvidarme de Fidel, Sara y Jara miembros de este Grupo de Ecología Integrativa con los que he compartido divertidos momentos.

Le estoy muy agradecido a Salvador Sánchez Carrillo y a Raquel Sánchez Andrés quienes han realizado el nuevo mapa batimétrico de la laguna así como también a María José Carmona, quien nos ha llevado de la mano en el tortuoso camino administrativo que conlleva el depósito de una tesis doctoral.

A mis padres y mi hermana que me han apoyado y sufrido todos estos años.

A Lucía, quien siendo ajena a este mundillo, ha estado y está más cerca que nunca.

ÍNDICE

CAPITULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1. EL FITOPLANCTON Y SU ESCALA TEMPORAL.....	2
1.1.1. Ecología del fitoplancton de agua dulce.....	2
1.1.2. Procesos en el tiempo.....	4
1.2. FACTORES FÍSICO-QUÍMICOS Y BIOLÓGICOS.....	8
1.2.1. Diferentes dinámicas, diferentes series temporales	8
1.2.2. Clima.....	9
1.2.3. Condiciones en la masa de agua.....	12
1.2.4. Recursos para el fitoplancton en la masa de agua.....	13
1.2.5. Otros microorganismos interactuantes.....	14
1.3. EL ESTUDIO QUE AQUÍ SE PRESENTA.....	15
1.3.1. Relevancia de los diferentes factores ambientales en la dinámica a largo plazo del fitoplancton.....	17
1.4. OBJETIVOS DE ESTA TESIS.....	18

CAPÍTULO 2

LUGAR DE ESTUDIO. MATERIAL Y MÉTODOS	19
2.1. LUGAR DE ESTUDIO.....	20
2.2. CAMPAÑAS DE MUESTREO.....	30
2.3. VARIABLES ESTUDIADAS.....	30
2.3.1. Variables abióticas.....	30
2.3.1.1. Climatología regional.....	31

2.3.1.2. Climatología local.....	37
2.3.1.3. Propiedades físicas de la laguna.....	38
2.3.1.4. Los nutrientes.....	42
2.3.2. Variables bióticas: Bacterias, fitoplancton y zooplancton.....	43
2.4. MÉTODOS ESTADÍSTICOS.....	45
2.4.1. Descripción y análisis de las series temporales.....	47
2.4.1.1. Valores perdidos y <i>outliers</i>	47
2.4.1.2. Descomposición de las series temporales.....	50
2.4.1.3. "Asymmetric Eigenvector Maps" (AEM).....	52
2.4.1.4. Análisis de ondas.....	56
2.4.1.5. Estacionalidad, fenología y fechas-clave.....	59
2.4.1.6. Fases lenta y rápida del crecimiento del fitoplancton.....	65
2.4.2. Factores condicionantes de la dinámica del fitoplancton.....	65
2.4.2.1. Identificación y cuantificación de factores condicionantes.....	65
2.4.2.2. Varianzas explicadas (ajustada y pura) de las variables predictoras.....	67
2.4.2.3. Partición de la varianza de los factores condicionantes.....	70
2.4.2.4. Análisis de codependencias.....	72
2.4.2.5. "Tests" individuales.....	74

CAPÍTULO 3

ANÁLISIS DE LAS SERIES TEMPORALES DE LAS VARIABLES CLIMÁTICAS REGIONALES Y LOCALES.....	77
3.1 DINÁMICA DE LAS VARIABLES DEL CLIMA REGIONAL.....	78
3.1.1. Índice de la oscilación del Atlántico Norte (NAO).....	80

3.1.2. Índice de la oscilación del Ártico (AO).....	82
3.1.3. Índice de la oscilación del Atlántico Este (EA).....	84
3.1.4. Índice de la oscilación de la corriente meridional de El Niño (ENSO).....	86
3.1.5. Índice de la oscilación de la corriente del Golfo (GSI).....	88
3.2. DINÁMICA DE LAS VARIABLES DE CLIMA LOCAL.....	90
3.2.1. Velocidad del viento.....	90
3.2.2. Temperatura del aire.....	93
3.2.3. Radiación global.....	99
3.2.4. Precipitación mensual.....	104
3.2.5. El clima en la laguna de Las Madres durante las fases estacionales de la dinámica del fitoplancton.....	106
3.2.6. Factores condicionantes del clima en la laguna de Las Madres.....	107
3.3. DISCUSIÓN.....	109
3.4. ANEXO: TABLAS ESTADÍSTICAS DEL CAPÍTULO 3.....	114

CAPÍTULO 4

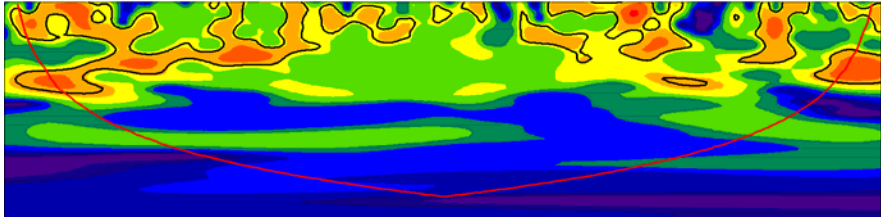
ANÁLISIS DE LAS SERIES TEMPORALES DE LAS VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS DE LA LAGUNA.....	121
4.1. DINÁMICA DE LAS VARIABLES FÍSICAS DE LA LAGUNA.....	122
4.1.1. Transparencia del agua.....	122
4.1.2. Zona fótica.....	124
4.1.3. Capa de mezcla.....	126
4.1.4. Cociente capa fótica:capa de mezcla.....	128
4.1.5. Temperatura del agua.....	130

4.1.6. Dinámica de las variables físicas durante las fases lenta y rápida de la dinámica del fitoplancton.....	132
4.1.7. Factores condicionantes de las variables físicas de la laguna.....	135
4.2. DINÁMICA DE LOS NUTRIENTES.....	141
4.2.1. Nitrato.....	141
4.2.2. Amonio.....	144
4.2.3. Nitrógeno total.....	146
4.2.4. Ortofosfato.....	148
4.2.5 Fósforo total.....	150
4.2.6. Los nutrientes durante las fases lenta y rápida de la dinámica del fitoplancton.....	152
4.2.7. El cociente de Redfield (N:P molar).....	156
4.2.8. Factores condicionantes de los nutrientes de la laguna.....	157
4.3. DISCUSIÓN.....	161
4.3.1. Efectos del clima regional.....	161
4.3.2. Efectos del clima local.....	163
4.3.3. Otros procesos.....	165
4.4. ANEXO: TABLAS ESTADÍSTICAS DEL CAPÍTULO 4.....	166
CAPÍTULO 5	
ANÁLISIS DE LAS SERIES TEMPORALES DE LAS VARIABLES BIÓTICAS DE LA LAGUNA.....	177
5.1. DINÁMICA DE LOS GRUPOS PLANCTÓNICOS.....	178
5.1.1. Fitoplancton.....	178

5.1.2. Bacterias.....	182
5.1.3. Zooplancton.....	185
5.1.4. Factores condicionantes de la dinámica de la biomasa fitoplanctónica.....	187
5.2. DISCUSIÓN.....	191
5.2.1 Tendencia a largo plazo y sus posibles factores de control.....	191
5.2.2 Periodicidades y sus posibles factores de control.....	192
5.2.3 Efectos indirectos relacionados con la teleconexión climática.....	195
5.2.4 Y otros factores de control directo.....	197
5.3. ANEXO: TABLAS ESTADÍSTICAS DEL CAPÍTULO 5.....	200

CAPÍTULO 6

RESUMEN, CONCLUSIONES Y REFLEXIONES FINALES.....	205
6.1 RESUMEN Y CONCLUSIONES.....	206
6.2 REFLEXIONES FINALES.....	209
6.2.1 Sobre las bonanzas de trabajar con largas series de datos.....	209
6.2.2 Sobre la escasez de respuestas positivas.....	210
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	213



Capítulo 1

Introducción general

1.1 EL FITOPLANCTON Y SU ESCALA TEMPORAL

1.1.1. Ecología del fitoplancton de agua dulce

El fitoplancton es una asociación biológica compleja que vive en suspensión en las masas de agua, siempre y cuando el tiempo de retención de las mismas sea superior al tiempo de generación de los organismos que lo componen (Harris, 1986). Por lo tanto, podrá desarrollarse en cualquier masa de agua estancada y en ríos de corriente lenta, pero no lo logrará en ambientes fluviales pequeños o en los de elevada pendiente, pues la velocidad de la corriente reducirá mucho el tiempo de retención. Así, si el tiempo de generación es de unas horas, como sucede con las pequeñas algas verdes del género *Chlorella*, eso les permitirá vivir en ambientes de alta tasa de renovación, como algunos ríos y los estanques de tratamiento de aguas, siempre y cuando otras variables ambientales (por ejemplo, la escasa luz o la bajísima existencia de nutrientes) no impidan el crecimiento del fitoplancton.

El fitoplancton puede estar compuesto por una gran variedad de organismos, tanto desde el punto de vista morfológico como del fisiológico. La riqueza de formas es enorme y ello conlleva numerosas adaptaciones al medio turbulento donde viven. El número de especies morfológicas presentes en el plancton dulceacuático es difícil de saber, según Reynolds (2006); en el medio marino son unas 5000 (Sournia *et al.* 1991), pero en el agua dulce probablemente haya bastantes menos. Un lago cualquiera, como la laguna de Las Madres estudiada en esta Tesis Doctoral, puede albergar más de 50 especies importantes, las cuales alcanzan una densidad apreciable en uno u otro momento del año y, eso, sin realizar ningún estudio taxonómico exhaustivo. Y si en lugar de analizar las morfoespecies, nos pasamos a abordar las genoespecies, es decir, si hacemos análisis de ADN, dicha cifra se multiplica notablemente (van den Wyngaert *et al.* 2015). Su variabilidad de tamaños resulta también notable, pues puede discurrir desde el pequeño picoplancton (0,7-2 μm de diámetro) hasta los grandes dinoflagelados del género *Ceratium* (100-200 μm de longitud) o las colonias de cianobacterias del grupo *Microcystis*, que pueden alcanzar el milímetro de diámetro. Como vemos, pues, el espectro de tamaños fitoplanctónicos abarca más de tres órdenes de magnitud (Reynolds 2006).

Las consecuencias que tiene esta variación de tamaños son enormes, pues afectan a los tiempos de generación de las especies (a mayor tamaño, mayor tiempo de generación), al intercambio de materiales con el medio (a menor tamaño, mayor superficie por unidad de volumen y dichos intercambios, no hay que olvidarlo, tienen lugar a través de la superficie de las células), al consumo por los herbívoros (a mayor tamaño, menor posibilidad de ser comidos), etc.

Otro aspecto importante de la composición fitoplanctónica es el tipo de alimentación. Contra lo supuesto por el prefijo “fito”, el fitoplancton no está constituido por organismos de alimentación estrictamente vegetal, es decir, fotosintética. Dentro del mismo puede haber organismos que consuman carbono orgánico disuelto, como los euglenófitos, pero también seres que se alimenten de otros individuos del fitoplancton o, incluso, del zooplancton. Pensemos en las criptofíceas del género *Cryptomonas*, que también se alimentan de picoplancton (Tranvik *et al.* 1989), en las pequeñas Crisofíceas de los géneros *Kephyrion*, *Ochromonas* y *Monosiga*, que consumen bacterias (Pringsheim 1952, Jones 2000) y en los dinoflagelados, que ingieren diatomeas y ciliados casi tan grandes como ellos (Gaines & Elbrächter 1987). Y todo ello, como fotosintetizadores facultativos. De todos modos, la mayor parte del fitoplancton suele comportarse como autótrofo estricto; es el caso de las algas verdes, las diatomeas y las cianobacterias (Reynolds 2006).

Los enemigos del fitoplancton actúan por la vía de la depredación, pero también por las del parasitismo y de las enfermedades. Ya hemos señalado la importancia del tamaño fitoplanctónico para el consumo por los herbívoros. Estos pertenecen fundamentalmente a los grupos de los Protozoos Ciliados, los Rotíferos, los Cladóceros, los Copépodos Calanoides y los primeros estadios de los Copépodos Ciclopoides. El parasitismo, menos conocido y estudiado, también puede acabar con poblaciones enteras de organismos fitoplanctónicos; se debe a hongos Quitridiomycetos, los cuales atacan a y proliferan dentro de las diatomeas, llegando a suponer una causa importante de mortalidad de las mismas (Ibelings *et al.* 2011). En cuanto a las enfermedades, se han descrito enfermedades víricas (Middelboe *et al.* 2008), las cuales pueden generar una mortalidad notable en algunas especies de fitoplancton (Deng & Hayes 2008). Finalmente, no hay que descartar la propia mortalidad natural: sí, hay especies de fitoplancton que se mueren de viejas (Bidle & Falkowski 2004), a pesar de la suposición en contra de

que –al ser individuos de reproducción mayoritariamente asexual– podrían vivir eternamente, reproduciéndose por bipartición.

La competencia entre los miembros del fitoplancton puede llegar a ser intensa. Fundamentalmente, se ha estudiado en las respuestas a la luz y a los nutrientes (véanse, por ejemplo, los trabajos de Litchman & Klausmeier 2001, y Klausmeier *et al.* 2004), pero no cabe descartar la competencia por los micronutrientes (el hierro, por ejemplo) o las vitaminas.

1.1.2. Procesos en el tiempo

Aunque los organismos fitoplanctónicos viven pocas horas o, como mucho, algunos días (Sandgren 1988), sus poblaciones pueden subsistir varias semanas e, incluso, meses en una misma masa de agua (consúltese el monográfico editado por Naselli-Flores *et al.* 2003). Eso sí, como su crecimiento tiene lugar mediante reacciones bioquímicas y éstas dependen de la temperatura, a mayor temperatura, reacciones más rápidas y mayor crecimiento. Por lo tanto, *grosso modo*, el fitoplancton estival crecerá más deprisa y, verosímilmente si no hay factores que lo limiten, alcanzará biomásas más altas que el fitoplancton invernal. Es lo que más abajo titularé como “fase lenta” y “fase rápida” del crecimiento del plancton, la primera de las cuales tiene lugar durante los meses del año de menor temperatura acuática (y menor radiación solar incidente), mientras que la segunda sucederá en aquellos momentos del ciclo anual en los cuales la temperatura del agua (y la radiación solar) sea más elevada.

Pero no solo es importante la temperatura para la dinámica estacional del fitoplancton. La composición y variación estacionales de esta comunidad se deben a un conjunto de factores de control que operan escalonadamente en el tiempo. Los trabajos del Grupo de Ecología del Plancton (*Plankton Ecology Group*, PEG) han permitido generar un modelo para los lagos templados (Sommer *et al.* 1986) que está bastante aceptado hoy en día y en el cual se ven involucrados factores físicos (radiación y temperatura), químicos (nutrientes) y biológicos (competencia interespecífica y depredación), dando lugar a una serie de

comunidades fitoplanctónicas durante el año, es decir, dando lugar a una pauta estacional bastante cíclica en todos los periodos anuales.

Si las condiciones ambientales se repiten año tras año, cabría esperar que dichos ciclos estacionales del fitoplancton lo hicieran también indefinidamente. Pero siempre hay cambios ambientales que suelen limitar, atenuar y hasta impedir esas repeticiones. Por una parte, los factores ambientales no muestran siempre los mismos valores; la propia variabilidad estacional de los factores de control hace que la dinámica fitoplanctónica estacional varíe de unos años a otros y estemos más bien ante una secuencia de estados alternos. Por otra, cabe que haya cambios a largo plazo en dichos factores de control, con lo cual la dinámica fitoplanctónica se verá afectada.

Los estudios a largo plazo sobre la dinámica fitoplanctónica no son fáciles de hacer porque requieren de la financiación y del esfuerzo sostenido durante bastantes años. La existencia de algunos laboratorios limnológicos fundados hace muchas décadas ha permitido, en ciertos casos, la toma de muestras periódicas durante decenas de años. Es el caso de la *Freshwater Biological Association*, en Cumbria (Inglaterra), del *Istituto Italiano di Idrobiologia*, en Pallanza (Italia) y del *Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei*, en Berlin (Alemania). Los primeros han estado tomando muestras de fitoplancton en varios lagos (Windermere, Grasmere, Esthwaite Water, Blelham Tarn...) del *English Lake District* desde la Segunda Guerra Mundial hasta la actualidad. Los segundos disponen también de series de datos sobre el fitoplancton de los lagos alpinos italianos (Maggiore, Garda, Orta...) desde los años' 60. En Berlin han trabajado activamente sobre el lago Müggelsee desde antes de la caída del Muro.

Los primeros trabajos publicados sobre series a largo plazo del fitoplancton lacustre buscaban la relación con la eutrofización o con la reoligotrofización (tras la eliminación o la reducción de las entradas de fósforo al lago). En ese sentido, son clásicos los trabajos sobre la evolución de la biomasa en Loch Leven (Escocia; Bailey-Watts *et al.* 1990), las tendencias a largo plazo del máximo primaveral en la diatomea *Asterionella* en Windermere (Maberly *et al.* 1994), o la distribución a largo plazo de la clorofila "a" fitoplanctónica en varios lagos ingleses de la zona citada, situada en el oeste de la isla (Talling 1993).

El “campanazo” de salida sobre los efectos del cambio climático en los ecosistemas acuáticos de agua dulce lo dio el trabajo de revisión de Carpenter *et al.* (1992), a raíz del cual comenzaron los estudios que documentaran dichos efectos. Hacia el pasado, tomaron auge los estudios de paleolimnología (Cohen 2003, Valero-Garcés 2003), pero los cambios recientes podían describirse a partir de las series largas de muestras de fitoplancton y de los factores asociados a su dinámica, y eso es lo que se hizo para multitud de ambientes lacustres, analizando como variables dependientes no solo la biomasa (Tabla 1), sino la riqueza específica (Bortolini *et al.* 2014), la estacionalidad (Anneville *et al.* 2002a, Vadadi-Fülöp & Hufnagel 2014) o los grupos de especies (Harris & Baxter, 1996; Anneville *et al.* 2002b). Otros efectos a largo plazo sobre el fitoplancton no tienen que ver con la eutrofia o con el clima, sino con la red trófica modificada, es decir, con la biomanipulación, pero hay pocos estudios de esta clase (Findlay *et al.* 2005, Kasprzak *et al.* 2007).

Los estudios que abordan la respuesta a largo plazo (> 10 años) de la biomasa fitoplanctónica al cambio climático no son demasiados y han generado resultados variopintos. Así, en el lago Biwa (Japón) unos autores (Hsieh *et al.* 2010), que han usado series desde 1975 a 2005, consideran que el cambio climático ha dado lugar a una respuesta fluctuante de la biomasa, mientras a otros (Kishimoto *et al.* 2013), que han empleado una serie que discurre desde 1978 a 2009, les parece observar una tendencia decreciente de la biomasa. En el Crater Lake, situado en Oregon (EE UU), el calentamiento global ha hecho aumentar la biomasa (McIntire *et al.* 2007).

Si nos fijamos ahora en las respuestas de la biomasa fitoplanctónica a la circulación atmosférica regional (las teleconexiones), Harris & Baxter (1996) refieren una dinámica fluctuante de esa variable en respuesta al proceso ENSO (*El Niño-Southern Oscillation*) en un embalse australiano, mientras que la biomasa invernal aumenta en el lago austriaco Neusiedlersee con el impacto de la Oscilación del Atlántico Norte (NAO; Dokulil & Herzig 2009). En el italiano lago de Garda, la biomasa también aumenta en conjunción con otro indicador de la circulación en el Atlántico Norte, la pauta del Atlántico Oriental (*EA pattern*, Salmaso & Cerasino 2012).

Tabla 1. Principales estudios de efectos a largo plazo (> 10 años) sobre la biomasa fitoplanctónica lacustre. Se detallan la latitud, el periodo de estudio (periodo), la frecuencia de muestreo (frec.) en días y las referencias (Ref.) bibliográficas donde se describe cada trabajo.

LAGO	PAÍS	LATITUD	PERIODO	Frec. (días)	REF. BIBLIOGRÁFICAS
Balaton	Hungría	47 °N	1980-2003	14	Tátrai <i>et al.</i> (2008)
Biwa	Japón	35 °N	1978-2009	14	Kishimoto <i>et al.</i> (2013)
Crater Lake	EE UU	43 °N	1984-2000		McIntire <i>et al.</i> (2007)
Garda	Italia	46 °N	1993-2010	30	Salmaso & Cerasino (2012)
Grasmere	Reino Unido ^{a)}	54 °N	1973-2014	7-14	Reynolds <i>et al.</i> (2012)
Greifensee	Suiza	47 °N	1971-2000	14-30	Bürgi <i>et al.</i> (2003)
Heiligensee	Alemania	53 °N	1975-1992	30	Adrian <i>et al.</i> (1995)
Leman	Suiza-Francia	46 °N	1974-1998	14-30	Anneville <i>et al.</i> (2002a)
Loch Leven	Reino Unido ^{b)}	56 °N	1968-1985	30	Bailey-Watts <i>et al.</i> (1990)
Luzern	Suiza	47 °N	1960-2000	30	Bürgi & Stadelmann (2002)
Maggiore	Italia	46 °N	1984-2005	14-30	Kamenir & Morabito (2009)
Müggelsee	Alemania	52 °N	1979-2003	14-30	Köhler <i>et al.</i> (2005)
Neusiedlersee	Austria	48 °N	1968-2006	30	Dokulil & Herzig (2009)
North Pine Dam	Australia	27 °S	1978-1994	7	Harris & Baxter (1996)
Ontario	Canadá	44 °N	1970-2009	14	Nicholls & Carney (2011)
Orta	Italia	46 °N	1984-1998	30	Morabito <i>et al.</i> (2001)
Pyhäjärvi	Finlandia	62 °N	1963-2002	*	Holopainen <i>et al.</i> (2008)
Washington	EE UU	47 °N	1975-1999	7	Arhonditsis <i>et al.</i> (2004)
Windermere	Reino Unido ^{a)}	54 °N	1850-2000		McGowan <i>et al.</i> (2012)

NOTAS.a) Inglaterra. b) Escocia. * Sólo durante el mes de julio.

1.2. FACTORES FÍSICO-QUÍMICOS Y BIOLÓGICOS

1.2.1. Diferentes dinámicas, diferentes series temporales

La generación de series temporales de cualquier variable ambiental se hace usualmente de manera poco meditada. La aparición de sistemas automatizados de registro permite generar datos de modo muy rápido y casi con cualquier frecuencia temporal. Es lo que sucede con la observación meteorológica y con la físico-química (temperatura del agua, gases, algún nutriente; para algunas de estas metodologías, véase el número de *Limnology and Oceanography* 53 (5), 2008), y permite realizar análisis en espectros de tiempo que van desde minutos hasta varias décadas. El análisis estadístico resultante dispone así una variedad grande de ventanas temporales de observación (Legendre & Legendre 1998), cuya descripción sirve para dilucidar procesos a distintas escalas de detalle. En concreto, lo que importa es conocer la frecuencia de Nyquist, que es la frecuencia más alta posible que puede alcanzarse con la periodicidad de muestreo elegida. Dicha frecuencia viene dada por la fórmula

$$f_N = 1/(2 * \Delta)$$

donde Δ es el intervalo entre observaciones. Así, si el intervalo es mensual, la resolución más alta posible de los análisis estadísticos será bimensual.

Las series biológicas son otro cantar porque –por ahora– no existen procedimientos automatizados de registro de datos. Y aquí entra el estudio del plancton, que requiere del esfuerzo del muestreo y de la sapiencia de los especialistas en taxonomía y ecología planctónicas. Cuando el estudio tiene lugar a corto plazo, el investigador puede acudir a tomar las muestras con la frecuencia corta (minutos, horas, días) que desee. Si el estudio es a largo plazo, dicho enfoque ya no es posible, no solo por motivos económicos, sino también por los puramente energéticos del propio investigador. Eso hace que, al final, las muestras tengan una periodicidad que es –en el mejor de los casos– semanal, y en la mayoría, mensual (Tabla 1). La frecuencia condicionará los resultados del análisis y es la coherencia entre la escala temporal del evento ambiental y de la respuesta del fitoplancton (periodo de respuesta) la que marcará el interés del estudio. Así, por ejemplo, estudiaremos las respuestas fisiológicas en horas, los

cambios poblacionales por competencia con frecuencia semanal y la respuesta a la estacionalidad o a la eutrofización natural, es decir la sustitución de comunidades o estadios sucesionales con periodicidad que va de semanas a meses (Harris 1986, Reynolds 1987, Jeffries & Mills 1990). Lamentablemente, los estudios a largo plazo rara vez pueden sostener una periodicidad semanal, siendo la mensual la más frecuente.

1.2.2. Clima

Podemos hablar aquí de dos clases de variables que afectan al fitoplancton: las locales y las regionales.

Las variables climáticas locales más influyentes sobre el fitoplancton son: la radiación solar, la temperatura del aire y el viento. Solo en casos muy extremos, cuando afecta a las oscilaciones del nivel lacustre o al tiempo de retención del lago (Reynolds *et al.* 2012), tiene importancia la precipitación. Las tres primeras variables citadas afectan a los procesos de estratificación de la columna de agua y a la propia temperatura de ésta. En relación con el cambio climático observado en la Península Ibérica, cabe señalar que se han detectado tendencias crecientes en la temperatura: el clima se está haciendo más cálido y la variabilidad de la temperatura atmosférica está aumentando (de Castro *et al.* 2005). Por ello, resulta interesante comprobar si dichos efectos térmicos están teniendo impacto sobre el fitoplancton, y **ese Objetivo es uno de los que se plantean en esta Tesis Doctoral.**

Las variables climáticas regionales vinculan la dinámica oceánica con la continental, y se relacionan con la actividad climática en el Atlántico Norte y, en ocasiones, en el Pacífico. Dichas variables suelen caracterizarse mediante indicadores, de los cuales hay una panoplia cada vez mayor. Las circulaciones atmosféricas que más nos interesan aquí son la NAO (*Northern Atlantic Oscillation*, Oscilación del Atlántico Norte), la AO (*Arctic Oscillation*, Oscilación Ártica), la EA (*Eastern Atlantic Circulation*, Circulación del Atlántico Oriental) y la ENSO (*El Niño-Southern Oscillation*, Oscilación del Sur-El Niño), pues afectan a países del Mediterráneo occidental como el nuestro e inciden sobre la

temperatura atmosférica, la precipitación y el régimen de vientos (Hurrell 1995, Comas-Bru & McDermott 2014). Es decir, inciden –de modo desfasado en el tiempo– sobre la mayoría de las variables climáticas locales citadas más arriba. Por lo tanto, pueden acabar afectando al fitoplancton. En la literatura estas variables se conocen como “teleconexiones”. El efecto de estas teleconexiones sobre las variables climáticas locales es, *grosso modo*, el siguiente: el aumento de la temperatura atmosférica en un periodo del año debido a una circulación atmosférica lejana supone un aumento de la temperatura lacustre meses después, el cual afecta a la profundidad de la capa de mezcla de los lagos; este hecho suele tener como efecto un mayor aporte de nutrientes hacia la zona fótica, lo cual favorece un mayor crecimiento del fitoplancton (véase, por ejemplo, un buen esquema de estos procesos en el estudio de Salmaso & Cerasino 2012). Los cambios en la duración de la mezcla o en la estratificación, a su vez, generan importantes consecuencias para el fitoplancton (véase más abajo). Esta relación del clima con la hidrodinámica y, por ende, con la circulación de la masa de agua y los ciclos biogeoquímicos en la misma que terminan afectando a los productores primarios microscópicos (Reynolds 1987) implica eventos y respuestas a diferentes escalas temporales.

En relación con el cambio climático, a grandes rasgos y con las salvedades debidas a algunos lagos en particular, las respuestas del lago serán probablemente las siguientes (Adrian *et al.* 2009):

- 1º) El aumento térmico de la atmósfera influirá incrementando la temperatura atmosférica sobre la superficie lacustre, lo cual hará que las aguas se calienten más.
- 2º) Dicho aumento térmico generará una estratificación –en los lagos suficientemente profundos– que será más prolongada durante el ciclo anual.
- 3º) La prolongación de la estratificación puede determinar que la anoxia de las capas profundas en los ambientes eutróficos dure más tiempo.
- 4º) Una mayor temperatura atmosférica, asociada a un régimen de vientos favorable, puede incrementar la evaporación lacustre; las oscilaciones del nivel lacustre pueden resultar mayores. Esto será particularmente

importante en los lagos someros y afectará, especialmente, a los lagos temporales.

5º) La fenología del hielo lacustre (si existe) se verá modificada, en el sentido de presentar menos días al año con capa de hielo.

6º) Los aportes de nutrientes por los tributarios se verán incrementados (si es que el afluente que los transporta hacia el lago no se seca), debido al aumento de la productividad terrestre y a la reducción de la dilución.

Obviamente, estos efectos dependerán mucho de la situación geográfica del lago en el planeta. En las zonas templadas cálidas, como la nuestra, cabe esperar: 1º) un aumento del periodo de estratificación, 2º) mayor estabilidad de la columna de agua, 3º) menor concentración de nitrógeno y fósforo totales en el epilimnion, y 4º) mayor concentración de amonio y ortofosfato en las zonas profundas, en las cuales habrá también menos oxígeno y más sulfuros.

Las interacciones entre el cambio climático y los organismos lacustres son complejas porque hay otros factores adicionales (disponibilidad de recursos, depredación, competencia intra- o interespecífica...) que afectan también a los organismos. Pero en el caso del fitoplancton, ya puede hablarse de (Adrian *et al.* 2009):

1º) Cambios en la fenología.

2º) Cambios en la composición específica de las comunidades. Por ejemplo, las Cianobacterias se ven favorecidas en detrimento de las Diatomeas y las algas verdes.

3º) Crecimiento más rápido de las poblaciones.

4º) Cambios en la composición y la biomasa relativa de las redes tróficas.

5º) Aumento de invasiones.

En cualquier caso, estos fenómenos son muy dependientes de cada lago concreto, de modo que conviene estudiarlos con cuidado antes de generalizar.

1.2.3. Condiciones en la masa de agua

Dos obvias son la temperatura acuática y la radiación porque la primera regula las reacciones químicas del metabolismo y la segunda es necesaria para la fotosíntesis. Además, en relación con ambas, tenemos la estratificación de la masa de agua, que es el fruto de la actividad radiante y del viento, y que se manifiesta en las diferentes temperaturas y, por tanto, densidades de las capas de agua lacustre, las cuales son más frías y densas a medida que descendemos en la columna de agua durante el periodo de estratificación. Así, durante la estratificación tenemos una capa superior, o capa mezclada (Z_m), de temperatura aproximadamente uniforme, separada de la inferior (hipolimnion) por una transición térmica abrupta, o termoclina (Hutchinson 1957). En general, las diferentes densidades suponen barreras físicas para el fitoplancton, al que le cuesta mucho atravesarlas (Harris 1986). La estratificación se corresponde con la época del año de mayor radiación incidente y, por tanto, la que permite la producción de mayor cantidad de biomasa; ese es el motivo de que cuanto mayor tiempo dure la estratificación, mayor probabilidad haya de que el lago albergue más biomasa, siempre y cuando disponga de suficiente concentración de nutrientes durante todo el periodo en cuestión. Es lo que algunos autores que han trabajado en ambientes tropicales (Kilham & Kilham 1990) llaman “verano sin fin” (*endless Summer*).

La temperatura atmosférica se relaciona, desfasadamente, con la acuática y esa relación está mediada por el balance de calor, que es de cálculo algo complejo y consta de un buen número de términos (Ragotzkie 1978). En cualquier caso, el aumento de la temperatura del aire, previsto en el cambio climático ya observado, acaba incidiendo sobre la temperatura del agua (y sobre el fitoplancton, por tanto) y ese es uno de los motivos de tener en cuenta esta variable en relación con la comunidad de organismos en suspensión.

Parte de la radiación que incide sobre la masa de agua lo hace dentro del espectro luminoso, y es la que usan las algas en la fotosíntesis. Dependiendo de la profundidad de penetración de la luz en el agua, tenemos el espesor de la columna donde puede llevarse a cabo la fotosíntesis fitoplanctónica. Es lo que se llama la capa iluminada (Z_{eu}), que –por convención– se asume que es la capa hasta la que llega el 1% de la luz solar incidente sobre la superficie lacustre (Kirk 1994).

Una variable compuesta de gran interés para el estudio del fitoplancton es el cociente “capa iluminada:capa mezclada” (Z_{eu}/Z_m), propuesto inicialmente por Reynolds & Reynolds (1985). Un cociente bajo suele favorecer a las Diatomeas, mientras que uno alto le es más útil a Clorofíceas y Cianobacterias.

1.2.4. Recursos para el fitoplancton en la masa de agua

Los principales son los nutrientes, sin los cuales esta comunidad no puede crecer. Hay macro- y micronutrientes, pero los segundos no se miden con regularidad y quedan descartados de los estudios a largo plazo. Los macronutrientes principales son los del nitrógeno y el fósforo; en concreto, el nitrato, el amonio, el ortofosfato y el fósforo total. Del carbono inorgánico no digo nada, pues suele encontrarse en exceso en casi todas las masas de agua estudiadas y jamás es limitante del crecimiento fitoplanctónico. El amonio y el nitrato son los derivados del nitrógeno que usa preferentemente el plancton para su alimentación nitrogenada, aunque prefiera el primero, pues el coste energético de la incorporación a las proteínas es menor que el del nitrato, el cual necesita reducirse a amonio dentro de la célula (McCarthy 1980).

En cuanto al fósforo, el fitoplancton suele usar el ortofosfato, aunque también puede emplear el fósforo orgánico disuelto presente en el agua, gracias a las fosfatasa (Nalewajko & Lean 1980). Además, la presencia de bacterias en el medio hace que estas mineralicen con rapidez el fósforo detrítico particulado, quedando las formas inorgánicas a disposición del fitoplancton.

El silicio es un elemento también importante de la producción de una parte importante del fitoplancton, como son las Diatomeas (Paasche 1980), pero solo en algunas circunstancias puede limitar el crecimiento (Lund 1950).

Desde Liebig, con su ley del mínimo (1843), se sabe que la producción de los organismos está controlada por el factor que se encuentra en menor cantidad relativa. Para las aguas dulces y a grandes rasgos, dicho factor suele ser la radiación en invierno y el fósforo en verano. No es de extrañar, pues, que el enriquecimiento en fósforo haya dado lugar a procesos de aumento de la producción primaria en los lagos (proceso también llamado “eutrofización”). Este

ha sido uno de los grandes temas de investigación lacustre hasta mediados de los años '80, al que se han dedicado esfuerzos ingentes y ha dado origen a multitud de trabajos (por ejemplo, el clásico de Vollenweider 1968).

A mediados de esa década comienza otra tendencia en limnología que consiste en atribuir a la red trófica la modificación de los efectos de la eutrofización, la cual vendría a ser la resultante de las interacciones entre el nutriente limitante (el fósforo por lo general) y la red trófica. Modificando la red trófica podría reducirse el impacto del nutriente limitante, como sostiene la teoría de la cascada trófica (Carpenter & Kitchel 1993).

La preocupación por la eutrofización en el mundo desarrollado condujo a algunas experiencias de reducción de las entradas de fósforo, las cuales dieron lugar a una (re)oligotrofización de algunos de ellos, disminuyendo la concentración de fósforo y, por tanto, la producción de fitoplancton. Balances de dichas experiencias pueden encontrarse en Sas (1989) y Jeppesen *et al.* (2005).

1.2.5. Otros microorganismos interactuantes

En un lago la diversidad de comunidades biológicas puede ser muy alta. Algunas tienen un efecto despreciable sobre el fitoplancton, otras no lo tienen en absoluto, pero ciertos organismos ejercen un efecto importantísimo sobre la comunidad objeto de esta Tesis Doctoral. Se trata de las bacterias y el zooplancton. Una de las funciones de las primeras es mineralizar la materia orgánica y convertirla en inorgánica; esta transformación del carbono, el nitrógeno y el fósforo orgánicos resulta capital en cualquier ecosistema. En el lacustre, es muy útil, en primer lugar, para el fitoplancton, pues –en situaciones de escasez nutritiva– les permite acceder a unos nutrientes imprescindibles para su crecimiento. En general, aunque haya desfases, a mayor cantidad de bacterias, más biomasa fitoplanctónica (Cole *et al.* 1988).

El otro elemento biológico importantísimo para el fitoplancton son los animales que lo consumen, es decir, el zooplancton. Este puede diferenciarse en varios grandes grupos: Ciliados, Rotíferos, Cladóceros y Copépodos, todos los cuales pueden llegar a comer especies de fitoplancton según su tamaño (Hall *et*

al. 1976). De los crustáceos Copépodos, el grupo más “herbívoro” son los Calanoides. Todos estos grupos tienen representantes en la laguna de Las Madres, objeto de esta Tesis.

1.3. EL ESTUDIO QUE AQUÍ SE PRESENTA

Pretende conocer la dinámica a largo plazo del fitoplancton y sus factores de control en una laguna del centro de España, llamada Las Madres. En el trabajo nos centraremos en las respuestas de la biomasa fitoplanctónica a los factores climáticos de clima local y regional (teleconexiones), y a los factores físicos (luz, temperatura, estratificación), químicos (nutrientes de nitrógeno y fósforo) y biológicos (biomasa de bacterias y de zooplancton).

En general, los estudios sobre la dinámica a largo plazo del fitoplancton tienen dificultades para desentrañar los efectos de la eutrofización (o de la oligotrofización, si es que se han reducido o eliminado las entradas de fósforo al lago) de los del cambio climático. *Grosso modo*, los estudios publicados antes de 1996 se ocupan de las respuestas del fitoplancton a las tendencias en la eutrofia, mientras que los publicados después de esa fecha lo hacen sobre las respuestas de dicha comunidad al cambio climático. Parece como si, por ensalmo, las tendencias en la dinámica nutritiva hubiesen desaparecido después de 1996 y ya sólo tuviésemos efectos del cambio climático sobre el fitoplancton. Obviamente, esto no es así, pero los artículos existentes no se ocupan de precisarlo. **En esta tesis, intentaré discriminar entre los efectos puramente climáticos, los efectos asociados con la tendencia a largo plazo en los nutrientes y los efectos de la red trófica (zooplancton y bacterias) sobre la dinámica del fitoplancton lacustre.**

En España los estudios a largo plazo de comunidades biológicas son escasos. Se ha hecho más énfasis en la paleolimnología que, con una serie de testigos (“cores”) tomados de una vez, permite ver los cambios ocurridos en el pasado más o menos reciente (Valero-Garcés & Moreno 2011, Catalán *et al.* 2013). Los trabajos sobre comunidades “vivas” en el momento del muestreo son mucho más escasos. La razón principal ya se ha señalado anteriormente: hay que mantenerlos durante muchos años, y eso es difícil en un país sin estaciones

biológicas estables. Realizar un muestreo sostenido a lo largo de décadas resulta muy difícil. Por otro lado, los ministerios del ramo no financian una clase de investigación como ésta, pues se limitan a apoyar estudios que duran tres años como máximo. Por lo tanto, los investigadores interesados tienen que mantener la investigación a largo plazo sacando dinero de aquí y de allá, sin un reconocimiento oficial del esfuerzo a realizar. Entre los escasos ambientes lacustres españoles estudiados a largo plazo se cuentan los de los embalses de Sau y La Minilla (Armengol *et al.* 1994, 2005; Vidal & Om 1993) y los lagos de Las Madres y Sanabria (<http://www.redote.org/>) (Álvarez-Cobelas *et al.* 2005a, 2006a, Hernández *et al.* 2015).

En cuanto a los estudios de influencia del clima sobre los lagos españoles, va habiendo algunos. Así, Rodó *et al.* (1997) trabajaron sobre las teleconexiones de la circulación atmosférica regional respecto a la hidrología de la laguna de Gallocanta, Moreno Ostos *et al.* (2012) estudiaron los efectos de las teleconexiones sobre los grupos de especies fitoplanctónicas del embalse de El Gergal (Málaga), Moreno Ostos *et al.* (2014) hicieron lo propio en cuanto al efecto de la corriente del Golfo en las aves nidificantes de la Albufera de Adra (Almería), mientras que Marcé *et al.* (2010) abordaron los efectos del fenómeno El Niño sobre la calidad del agua en el embalse de Sau. Y más recientemente Hernández *et al.* (2015) ponen de manifiesto efectos de la teleconexión climática regional con la dinámica físico-química de los lagos de Sanabria y Las Madres.

Miguel Álvarez-Cobelas, codirector de esta tesis, es quien está obteniendo y recopilando toda la información limnológica del lago desde 1991-hasta la actualidad, mucha de la cual es depositada por él en Internet (<http://www.humedalesibericos.com>) para su uso libre. Para esta tesis, se escogió el periodo 1992-2011 que era del que se tenía ya toda la información completa en el año 2012, cuando comenzó este trabajo de análisis.

1.3.1. Relevancia de los diferentes factores ambientales en la dinámica a largo plazo del fitoplancton

Este es un estudio observacional. En principio, el fitoplancton de Las Madres debería estar controlado por los factores habituales ya mencionados: la luz, la temperatura, la estratificación, los nutrientes, el zooplancton, las bacterias. Y su dinámica a largo plazo, *a priori*, no sé cuál podría ser, teniendo en cuenta que el lago no ha experimentado un proceso claro de aumento de eutrofización. Por ello, buscaremos aquí las relaciones entre la biomasa de esta comunidad y los factores abióticos y bióticos del lago, pero utilizando algunas metodologías estadísticas poco exploradas hasta ahora. Su mejora –respecto a las más habituales– reside en que permite identificar los factores condicionantes del fitoplancton cuantificando su relevancia en la tendencia y en cada una de las periodicidades del fitoplancton. Además, y asumiendo *a priori* que la dinámica del plancton de Las Madres podría obedecer también a causas climáticas, he querido explorar si dicha comunidad responde a: 1º) los aumentos del promedio y de la variabilidad de la temperatura atmosférica propios del cambio climático en España (impacto del clima local), y 2º) las teleconexiones del clima regional que acontecen en el Atlántico Norte y en el Pacífico.

Aunque la variable principal de esta Tesis es la biomasa fitoplanctónica, la metodología usada exige que abordemos previamente los cambios que experimentan los factores abióticos. De ahí, que haya prestado una atención especial a las dinámicas a largo plazo del clima local, de los indicadores del clima regional y de las propias variables lacustres, tanto las abióticas (luz, temperatura, estratificación, nutrientes) como las bióticas (biomasa bacteriana y zooplanctónica).

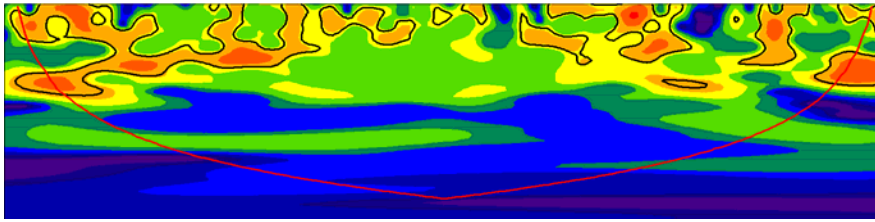
1.4. OBJETIVOS DE ESTA TESIS DOCTORAL

Son los siguientes:

1º) **Describir las dinámicas a largo plazo de los factores climáticos regionales (teleconexiones con circulaciones atmosféricas lejanas) y locales (cambios en la temperatura atmosférica local) que afectan al fitoplancton en la laguna de Las Madres, señalando –si es posible– sus factores de control.** La dinámica a largo plazo de la temperatura atmosférica local se tratará, en caso de tendencia creciente, como un resultado del cambio climático y esa será la señal que utilizaré para comprobar si el cambio climático afecta al fitoplancton en la laguna de Las Madres. En concreto, prestaré atención a los cambios en el promedio térmico y en su variabilidad.

2º) **Describir las dinámicas a largo plazo de las principales variables lacustres que afectan al fitoplancton en la laguna de Las Madres, explorando cuáles son los factores que controlan dichas dinámicas.** En este apartado me ocuparé no solo de las tendencias promedio, sino también de la evolución a largo plazo de la variabilidad de esas variables, separando también el ciclo anual en dos partes de interés distinto para el fitoplancton: la de bajas temperaturas del agua (y baja radiación) y la de altas temperaturas (y alta radiación). La primera impulsará un crecimiento más lento del fitoplancton, a diferencia de la segunda donde será más rápido. El apelativo que daré a cada fase será el de “fase lenta” (la primera) y “fase rápida” del crecimiento fitoplanctónico (la segunda).

3º) **Describir las dinámicas a largo plazo de la biomasa fitoplanctónica en Las Madres y, en conjunción con los resultados de los dos primeros capítulos, sugerir qué factores bióticos y abióticos de toda índole (locales o regionales) pueden estar condicionándolas.** Mi trabajo prestará una atención especial a desentrañar los efectos asociados al cambio climático respecto a los determinados por las tendencias en los nutrientes (eutrofización u oligotrofización) y a los influidos por la red trófica (bacterias y zooplancton).



Capítulo 2

Lugar de estudio.

Material y métodos

En este capítulo se describen la laguna de Las Madres y su área de estudio. Se detallan las variables de climatología regional y local, así como las propiedades físico-químicas de la laguna, indicando los protocolos y metodologías aplicados para obtener sus datos. También se describen los muestreos de las variables bióticas y los métodos utilizados para analizarlas en el laboratorio.

La parte más importante de este capítulo explica las diferentes metodologías estadísticas utilizadas para describir y descomponer las series temporales, de modo que sea posible identificar los factores condicionantes que pudiesen condicionar la dinámica de la biomasa del fitoplancton.

2. 1. LUGAR DE ESTUDIO

Las Madres (40°18'N, 3°31'W) es un complejo lagunar artificial del término municipal de Arganda del Rey (Madrid), en plena Meseta Ibérica (Fig. 2.1A), que dista de unos 23 kilómetros de Madrid capital y es de fácil acceso, pues se halla situada a 1 Km al sur del cruce con la N-III. Se formó a finales de los años sesenta del siglo pasado cuando el agua del acuífero de la llanura aluvial del río Jarama fue rellenando algunas cubetas abandonadas tras la extracción de arena y grava, realizada en la zona durante el periodo 1966-1984. Posteriormente, el Ayuntamiento del municipio transformó esas lagunas de gravera en un espacio recreativo, acondicionando los márgenes y taludes, estableciendo un paseo perimetral y dotándolas de un embarcadero de madera y de barcas de remo (Fig. 2.1B).

El complejo lagunar se compone de cuatro cubetas dispuestas a lo largo de un eje este-oeste, cuya conexión hídrica en 2011 era fundamentalmente subterránea (Fig. 2.1C). Los datos utilizados en la presente tesis se han obtenido de la cubeta más oriental, con forma más o menos elipsoidal y más protegida del viento por su zona sur (Fig. 2.1D). Destaca por ser la más grande de todas las cubetas, con una superficie de 0,036 km². El lago tenía en 1991 un volumen aproximado de 0,28 Hm³, siendo su profundidad media de 7,9 metros y su máxima de 19 metros. Las partes menos profundas se localizaban en su parte más occidental (Fig. 2.1D). Sin embargo, en los años transcurridos desde 1991, su nivel máximo de agua ha descendido hasta los 15,5 metros, debido a la exportación hacia las nuevas graveras cercanas abiertas durante el periodo y a la intensa evaporación de los últimos veranos, que han sido mucho más cálidos de lo habitual. Las nuevas características de la laguna se muestran en la Tabla 2.1.2 y en la Figura 2.2, donde lo más notable resulta la disminución de la profundidad media y del volumen de agua embalsado; éste último era en 2014 un 28% menos que en 1991. Además, al disminuir el nivel, una isla que había en 1991 se ha unido al ambiente propiamente terrestre.

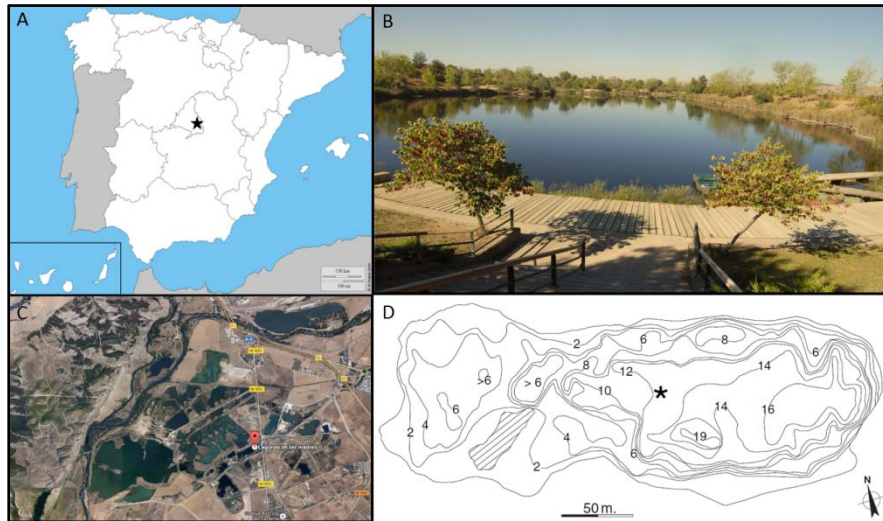


Figura 2.1. A. Localización de la laguna de Las Madres (estrella negra) en la Península Ibérica (WEB 1). B. Fotografía de la laguna. C. Vista de satélite obtenida con el servidor *googlemaps*; obsérvese la abundancia de cubetas lacustres en el entorno de los ríos Manzanares (que procede del norte) y Jarama (que lo hace del nordeste). D. Mapa batimétrico de la laguna cuyas isolíneas, representadas cada dos metros, indican la profundidad en metros; fue realizado en 1991 (modificado de Álvarez-Cobelas *et al.* 2005a); el asterisco indica el lugar habitual de toma de muestras y la superficie rellena de líneas inclinadas es una isla.

Las Madres es un lago que carece de drenaje superficial y donde el agua procede del acuífero cuaternario subyacente y, en menor medida, de la precipitación de lluvia, como en otras lagunas de gravera de la misma cuenca fluvial (Himi 2003).

El clima local es semiárido, con una pluviosidad anual de 450 mm y carente de nieve y hielo. Las temperaturas mínimas rara vez bajan por debajo de los 0 °C, por lo que la laguna no se hiela y la temperatura del agua no suele bajar de los 8 °C (Tabla 2.1.3).

Los depósitos minerales en este área están formados por arena y grava, en las que domina el cuarzo (40%), aunque también haya calcita (34%), ilita (15%) y feldespato (4%). Los taludes que rodean la cubeta lacustre tienen mucha

pendiente, lo cual contribuye a la acumulación mineral en la laguna por erosión de los mismos. El abandono agrícola de la zona tuvo lugar en la década de 1960, por lo que el fósforo de origen agrícola no parece ser una fuente nutritiva importante para los productores primarios. El posible fósforo remanente en los suelos fue eliminado durante las labores de excavación minera, pues lo primero que retiró la maquinaria fue la cobertura vegetal y las capas superficiales de suelo donde pudiera haberse depositado dicho elemento. Según los estándares de la OECD (1982), el lago puede definirse como oligo-mesotrófico (Álvarez-Cobelas *et al.* 1993) y meromítico, aunque en la capa más profunda pueden haber altas concentraciones de clorofila “a” detrítica (Tabla 2.1.3).

Tabla 2.1.1. Características morfométricas de la laguna de Las Madres medidas en 1991. Los parámetros morfométricos siguen las definiciones del tratado de Hutchinson (1957), la exposición al viento se ha estimado para la zona de la boya donde se realiza siempre la toma de muestras (asterisco en la Fig. 2.1D).

VARIABLE	VALOR	VARIABLE	VALOR
Longitud máxima (m)	355	Volumen (m ³)	283480
Longitud efectiva máxima (m)	345	Area (Ha)	3,58
Anchura máxima (m)	128	Desarrollo del volumen	1,25
Anchura media (m)	100	Desarrollo del perímetro	1,53
Anchura efectiva (m)	128	Islas (m ²)	760
Profundidad máxima (Z _{max} , m)	19	Exposición al viento (m)	146
Profundidad media (Z _{med} , m)	7,9	Centro de gravedad (m)	4,94
Z _{med} :Z _{max}	0,42		
Profundidad relativa (%)	88		
Orientación (eje mayor)	SWW- NEE		
Perímetro (m)	1030		

Tabla 2.1.2. Características morfométricas de la laguna de Las Madres, medidas en 2014.

VARIABLE	VALOR	VARIABLE	VALOR
Longitud máxima (m)	349	Volumen (m ³)	201022
Anchura máxima (m)	120	Area (Ha)	3,44
Profundidad máxima (Z_{max} , m)	15,5	Desarrollo del volumen	1,12
Profundidad media (Z_{med} , m)	5,8	Desarrollo del perímetro	1,59
$Z_{med}:Z_{max}$	0,37	Islas (m ²)	0
Profundidad relativa (%)	74	Exposición al viento (m)	140
Perímetro (m)	1043		



Figura 2.2. Mapa batimétrico de la laguna de Las Madres, con las isolíneas de profundidad representadas cada dos metros; este mapa fue llevado a cabo en 2014 (Miguel Álvarez Cobelas, datos inéditos).

Raro es el año en que la columna vertical se mezcla por completo en otoño, puesto que la circulación del agua ocurre muy despacio durante más de 3 meses o más, y rara vez llega a mezclarse por completo. Esto es debido principalmente a que se produce un enfriamiento por convección en un contexto de clima suave con insignificantes efectos del viento, ya que el lago es pequeño y está rodeado de cuevas escarpadas, especialmente por su zona meridional. Siempre suele quedar una capa nefelométrica profunda que no se mezcla en las zonas de la cubeta inferiores a los 10 metros (Álvarez-Cobelas *et al.* 1993, Velasco *et al.* 1996, Álvarez-Cobelas *et al.* 2005a). En ese sentido, la laguna se comporta como otras lagunas de origen minero (Tabla 2.1.2), tanto españolas (Huelva; Sánchez-España *et al.* 2009) como extranjeras (Alemania, Boehrer *et al.* 2009; Chequia, Hrdinka *et al.* 2013).

El calcio y el sulfato son los principales iones (Tabla 2.1.3), por lo que sus aguas son predominantemente sulfatadas cálcicas y de carácter mesotrófico. La laguna apenas sufre aportes contaminantes.

Tabla 2.1.3. Rangos de las principales variables limnológicas en la laguna de Las Madres para el periodo 1992-2011. (“org.”, organic; “Tot.”, total)(WEB 2).

VARIABLE	RANGO	VARIABLE	RANGO
Temperatura del agua (°C)	6,4-28,2	Calcio (meq/L)	8,0-13,1
Transparencia del agua (m)	0,3-7,2	Magnesio (meq/L)	8,0-8,3
Extinción de la luz (m ⁻¹)	0,3-4,6	Sodio (meq/L)	9,20-11,30
Oxígeno disuelto (mg/L)	0,0-19,5	Potasio (meq/L)	0,40-0,60
Conductividad (µS/cm)	1400-4000	Nitrato (mg/L)	0,00-27,40
pH	4,1-8,4	Nitrito (mg/L)	0,00-1,27
Alcalinidad (meq/L)	3,4-8,0	Amonio (mg/L)	0,00-2,87
Carbono org. disuelto (mg C/L)	3,1-24,9	Nitrógeno Tot. (mg N/L)	0,12-8,46
Carbono org. Tot.(mg C/L)	5,4-39,5	Ortofosfato (mg/L)	0,00-0,22
Materia total (mg/L)	1750-4214	Fósforo Tot. (mg P/L)	0,00-1,30
Materia en suspensión (mg/L)	0,5-84,0	Sulfuro (mg/L)	0,00-0,08
Sílice (mg Si/L)	0,1-13,1	Hierro Tot. (mg/L)	0,48-20,73
Sulfato (meq/L)	2,2-45,8	ManganesoTot. (mg/L)	0,38-12,60
Cloruro (meq/L)	6,7-7,9	Clorofila "a" (µg/L)	0,10-37,20

La laguna está rodeada de una orla de vegetación emergente (Fig. 2.1B), a base de enea (*Typha domingensis* Pers.) y carrizo (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel). Sus fondos son anóxicos, pues experimenta una gran producción vegetal de fanerógamas en sus orillas, la cual –cuando se descompone a finales del otoño– se acumula en los fondos del lago, pues este no tiene emisario alguno de entrada o salida, y consume el oxígeno disuelto durante los procesos de mineralización de la materia orgánica.

Además de la orla litoral de helófitos, en las zonas más someras del lago aparece el interesante hidrófito *Najas marina* Linnaeus (Gil 1991). Entre los animales bentónicos, se cuentan numerosos insectos Heterópteros, Coleópteros y Odonatos (García Avilés 2002a, b; Mohammed 2010), Chironómidos de los grupos *Procladius* cf. *choreus* (Meigen), *Stictochironomus* cf. *sticticus* (Fabricius) y *Chironomus* cf. *plumosus* (Linnaeus) (Oscar Soriano, comunicación personal) e incluso la curiosa gamba de agua dulce *Atyaephyra desmaresti* (Millet) (Javier García Avilés, comunicación personal).

En el plancton, amén de bacterias de múltiples grupos (es común el olor a sulfuros en verano, mediado a veces por microorganismos), picoplancton autótrofo, Ciliados (*Didinium* spp., *Vorticella* sp. y otras especies) y nanoflagelados heterótrofos (*Gymnodinium* spp., entre otros), son comunes las Diatomeas (*Cyclotella ocellata*), los Dinoflagelados (*Peridinium* spp.) y las Clorofitas (*Planctonema* y varias chlorococcales; Tabla 2.1.4). En cuanto al zooplancton, hay numerosas especies de Rotíferos, varias de Cladóceros y dos Copépodos (Tabla 2.1.5).

Entre las algas bentónicas se encuentran *Amphora pediculus* (Kützing) Grunow, *Amphora* sp., *Aulacoseira* sp., *Cocconeis placentula* Ehrenberg, *Cocconeis* sp., *Denticula kuentzingii* Grunow, *Diploneis parma* Cleve, *Diploneis* sp., *Eunotia* sp., *Fallacia pygmaea* (Kützing) A.J. Stickle et D.G. Mann y *Gomphonema* sp. (Matilde Segura, comunicación personal).

La comunidad de peces está compuesta por *Cyprinus carpio* Linnaeus, *Gambusia holbrooki* (Girard), *Lepomis gibbosus* (Linnaeus) y *Micropterus salmoides* (Lacépède) (García Avilés *et al.* 1999). La avifauna de Anátidas presente en Las Madres no cría, pero se pueden observar algunas aves de paso. Hay también una colonia de unas 20 ocas domésticas que viven en un gallinero cercano y fertilizan el agua con sus deyecciones, si bien no son una fuente importante de nutrientes para el fitoplancton (Álvarez Cobelas, comunicación personal). Otras especies de aves que aparecen en esta laguna pueden consultarse en García Avilés *et al.* (1999).

Toda esta información puede ser ampliada y completada con la de los trabajos de Álvarez-Cobelas *et al.* (2000, 2002, 2005a, 2006a, b), García Avilés (2002a, b), García Avilés *et al.* (1999), Rojo *et al.* (1999), Velasco *et al.* (1996) y Hernández *et al.* (2015). También puede consultarse la hoja "web" www.humedalesibericos.com.

Tabla 2.1.4. Principales especies del fitoplancton encontradas en la laguna de Las Madresen el periodo 1992-2011.

CIANOBACTERIAS	
<i>Anabaena</i> sp.	<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemmermann
<i>Anabaenopsis elenkinii</i> V.V. Miller	<i>Phormidium</i> sp.
<i>Geitlerinema splendidum</i> (Greville ex Gomont) Anagnostidis	<i>Pseudanabaena</i> sp.
<i>Geitlerinema</i> sp.	<i>Limnothrix</i> sp.
<i>Planktothrix agardhii</i> (Gomont) Anagnostidis et Komárek	<i>Synechococcus</i> sp.
CLOROFICEAS	
<i>Botryococcus braunii</i> Kützing	<i>Monoraphidium tortile</i> (West et G.S. West) Komarková-Legnerová
<i>Botryococcus</i> sp.	<i>Oocystis lacustris</i> Chodat
<i>Chlamydomonas</i> cf. <i>microsphaerella</i> Pascher et Jahoda	<i>Oocystis</i> sp.
<i>Chlamydomonas (agloe)</i> sp.	<i>Pteromonas</i> sp.
<i>Chlamydomonas</i> spp.	<i>Planctonema lauterbornii</i> Schmidle
<i>Chlorella</i> sp.	<i>Scourfieldia complanata</i> G.S. West
<i>Chlorogonium</i> sp.	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerheim) Chodat
<i>Chloromonas</i> sp.	<i>Scenedesmus acutus</i> Meyen
<i>Coelastrum astroideum</i> De Notaris	<i>Scenedesmus arcuatus</i> (Lemmermann) Lemmermann
<i>Coelastrum microporum</i> Nägeli	<i>Scenedesmus bicaudatus</i> (Hansgirg) Chodat
<i>Coenocystis</i> sp.	<i>Scenedesmus ecornis</i> (Ehrenberg) Chodat
<i>Didymocystis bicellularis</i> (R. Chodat) Komárek	<i>Scenedesmus linearis</i> Komárek
<i>Elakatothrix gelatinosa</i> Wille	<i>Scenedesmus</i> sp.
<i>Lagerheimia genevensis</i> (Chodat) Chodat	<i>Tetrachlorella alternans</i> (G.M. Smith) Korshikov
<i>Monoraphidium contortum</i> (Thuret) Komarková-Legnerová	<i>Oocystis</i> cf. <i>marssonii</i> Lemmermann
<i>Monoraphidium komarkovae</i> Nygaard	<i>Tetraedron minimum</i> (A. Braun) Hansgirg

Tabla 2.1.4. (Continúa).

<i>Monoraphidium minutum</i> (Nägeli) Komarková-Legnerová	<i>Tetraselmis</i> sp.
CRIFTOFICEAS	
<i>Chroomonas</i> sp.	<i>Cryptomonas rostratiformis</i> Skuja
<i>Cryptomonas erosa</i> Ehrenberg	<i>Cryptomonas</i> sp.
<i>Cryptomonas marssonii</i> Skuja	<i>Rhodomonas minuta</i> Skuja
<i>Cryptomonas phaseolus</i> Skuja	<i>Rhodomonas</i> sp.
CRISOFICEAS	
<i>Chromulina</i> sp.	<i>Dinobryon crenulatum</i> West et G.S. West
<i>Chrysochromulina parva</i> Lackey	<i>Monosiga</i> sp.
<i>Chrysococcus rufescens</i> G.A. Klebs	<i>Kephyrion</i> sp.
<i>Chrysococcus</i> sp.	<i>Ochromonas</i> sp.
<i>Chrysococcus</i> sp.	
DIATOMEAS	
<i>Achnanthes</i> sp.	<i>Fragilaria ulna</i> (Nitzsch) Lange-Bertalot
<i>Asterionella formosa</i> Hassall	<i>Fragilaria</i> sp.
<i>Cyclotella</i> cf. <i>comensis</i> Grunow	<i>Navicula</i> sp.
<i>Cyclotella distinguenda</i> Hustedt	<i>Nitzschia acicularis</i> (Kützing) W.M. Smith
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing	<i>Nitzschia gracilis</i> Hantzsch
<i>Cyclotella ocellata</i> Pantocsek	<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W. Smith
<i>Cyclotella</i> sp.	<i>Nitzschia sigmoidea</i> (Nitzsch) W. Smith
<i>Fragilaria acus</i> (Kützing) Lange-Bertalot	<i>Nitzschia</i> sp.
<i>Fragilaria</i> cf. <i>delicatissima</i> (W. Smith) Lange-Bertalot	
DESMIDIACEAS	
<i>Cosmarium</i> sp.	
DINOFILAGELADAS	
<i>Ceratium hirundinella</i> Schrank	<i>Peridiniopsis borgei</i> Lemmermann
<i>Gymnodinium</i> sp.	<i>Peridinium inconspicuum</i> Lemmermann
<i>Katodinium fungiforme</i> (Anissimova) Fott	<i>Peridinium willei</i> Huitfeldt-Kaas
<i>Katodinium</i> sp.	

Tabla 2.1.4. (Continúa).

EUGLENOFICEAS	
<i>Euglena</i> sp.	<i>Trachelomonas</i> sp.
<i>Phacus longicauda</i> (Ehrenberg) Dujardin	

Tabla 2.1.5. Principales especies de zooplancton registradas en la laguna de Las Madres (1992-2011).

ROTÍFEROS	
<i>Anuraeopsis fissa</i> Gosse	<i>Lecane closterocerca</i> (Schmarda)
Bdeloidea	<i>Lecane luna</i> (O.F. Müller)
<i>Brachionus</i> sp.	<i>Lecane</i> sp.
<i>Cephalodella</i> sp.	<i>Lepadella</i> cf. <i>acuminata</i> (Ehrenberg)
<i>Colurella</i> sp.	<i>Lepadella ovalis</i> (O.F. Müller)
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg	<i>Lepadella patella</i> (O.F. Müller)
<i>Filinia hofmanni</i> Koste	<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg)
<i>Hexarthra fennica</i> (Levander)	<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	<i>Synchaetapectinata</i> Ehrenberg
<i>Keratella quadrata</i> O.F. Müller	<i>Trichocerca</i> sp.
<i>Lecane bulla</i> (Gosse)	
CLADÓCEROS	
<i>Alona</i> sp.	<i>Daphnia longispina</i> (O.F. Müller)
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	<i>Daphnia</i> sp.
<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine)	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin)
<i>Chydorus</i> sp.	
COPÉPODOS	
<i>Arctodiaptomus salinus</i> (Daday)	<i>Tropocyclops prasinus</i> (Fischer)

2.2. CAMPAÑAS DE MUESTREO

Las muestras se recogieron desde una única estación de muestreo, señalizada con una boya y situada en el centro de la laguna donde se alcanzaron los 13 metros de profundidad en las épocas de mayor volumen de agua. Los muestreos se realizaron mensualmente durante 20 años, desde el mes de enero de 1992 hasta el de diciembre de 2011, siempre en la misma franja horaria, de las 10:00 a las 12:00 horas de la mañana.

Los muestreos mensuales durante varios años son suficientes para detectar la variabilidad del fitoplancton y su periodicidad (Jassby *et al.* 2004, Winder & Cloern 2010), si bien es verdad que su varianza explicada puede verse subestimada y sus promedios pueden variar de unos años a otros (Winder & Cloern 2010).

2.3. VARIABLES ESTUDIADAS

2.3.1. Variables abióticas

La estacionalidad de la biomasa de fitoplancton está determinada por las fluctuaciones de la radiación solar, el ambiente luminoso subacuático, la capa de mezcla térmica y la disponibilidad de nutrientes (Harris 1986, Reynolds 2006). La variabilidad de las mismas viene condicionada por la climatología local (Harris 1986, Álvarez-Cobelas *et al.* 2005a, Reynolds 2006, De Senerpont Domis *et al.* 2013). En esta Tesis no analizaremos el efecto de los frentes nubosos, pues requiere de un muestreo prácticamente diario del plancton que no es sostenible a largo plazo. Sin embargo, sí se han considerado las anomalías en los patrones de circulación atmosférica (las teleconexiones), puesto que se ha demostrado que afectan a las variables hidrológicas y climáticas locales de la Península Ibérica (López-Bustins *et al.* 2008, López & Francés 2013).

2.3.1.1. Climatología regional.-

Las diferencias de energía entre las distintas partes de la Tierra se equilibran mediante la redistribución de calor a través de la circulación atmosférica, la circulación oceánica y su interacción, condicionando la climatología regional y con ello, en parte, el clima local por todo el mundo (Stenseth *et al.* 2003, Trenberth & Stepaniak 2004). Estos cambios simultáneos en los patrones de circulación atmosférica, oceánica y su interacción son lo que se conoce como “teleconexiones climáticas” (Stenseth *et al.* 2003).

Los diferentes patrones de circulación atmosférica provienen del análisis de la cartografía global de promedios mensuales de presión atmosférica a diferentes alturas de la atmósfera (Wallace & Gutzler 1981, Barnston & Livezey 1987, Van Den Dool *et al.* 2000). Los principales patrones de circulación atmosférica que condicionan la climatología regional de Europa son la Oscilación del Atlántico Norte (NAO), la Oscilación del Ártico (AO) y la oscilación del Atlántico Oriental (Thompson & Wallace 1998, Hurrell & Dessler 2010, Barnston & Livezey 1987). Pero también pueden actuar sobre ella la corriente del Golfo (Taylor & Stephens 1980, Taylor 1996, Hall *et al.* 2004, Minobe *et al.* 2008) y la Oscilación meridional de El Niño (Brönnimann *et al.* 2007).

Finalmente, no analizaremos aquí la Oscilación del Mediterráneo y la Oscilación del Mediterráneo Oeste, porque no disponemos de datos para toda el periodo de estudio (1992-2011) y ambas carece de efecto notable sobre la climatología local de nuestra área de estudio (López-Bustins *et al.* 2008).

A) La oscilación en el Atlántico Norte (acrónimo en inglés, NAO)

Es una fluctuación en la masa atmosférica que afecta a la variabilidad climática del Hemisferio Norte (Barnston & Livezey 1987, Hurrell 1995, Hurrell *et al.* 2003), siendo su influencia más patente en la Península Ibérica durante el semestre frío (Esteban-Parra *et al.* 1998). Sus anomalías se cuantifican mediante el índice de la Oscilación del Atlántico Norte (NAO, *North Atlantic Oscillation*), el cual mide la diferencia de presión atmosférica entre la estación meteorológica de Islandia (sistema permanente de baja presión) y la estación de las Azores (sistema permanente de alta presión). Sus fuerzas relativas y posición condicionan la

dirección y la fuerza de los vientos que cruzan el Atlántico desde el Oeste hasta el centro de Europa, afectando a la distribución espacial de la temperatura, la humedad y las tormentas (Hurrell 1995, Hurrell & Dessler 2010).

Cuando sus valores superan la unidad (fase positiva), el centro de alta presión subtropical en las Azores es más fuerte de lo normal y la depresión polar en Islandia es más profunda de lo normal, resultando los inviernos más cálidos y lluviosos en Europa, pero siendo secos en su parte meridional (Hurrell 1995, Hurrell *et al.* 2003, Hurrell & Dessler 2010). Por el contrario, cuando sus valores están por debajo de -1 (fase negativa), el invierno en el norte de Europa es más frío y seco, mientras que la cuenca del Mediterráneo recibe frentes tormentosos que se traducen en lluvias en la Europa del sur y en África del norte (Hurrell 1995, Hurrell & Dessler 2010). Sus efectos en la climatología local de la Península Ibérica son bien conocidos (Trigo *et al.* 2004, López-Bustins *et al.* 2008).

Los valores del NAO mensuales de enero 1950 hasta diciembre 2014, calculados mediante el procedimiento de funciones ortogonales empíricas, se obtuvieron del Centro de Predicción Climática del Servicio Nacional de Climatología de la Administración Oceánica y Atmosférica Nacional del Gobierno de los Estados Unidos de América, disponibles en la red (WEB 4). Como los resultados pueden diferir según la metodología de cálculo o si el índice es anual, invernal o mensual (Gerten & Adrian 2002), se optó por trabajar también con los índices invernales que se estiman mediante el promedio mensual de diciembre a marzo.

B) La oscilación en el Ártico (acrónimo en inglés, AO)

También conocida como modo anular del Hemisferio Norte (NAM, acrónimo en inglés), es otra fluctuación en la masa atmosférica que afecta a la variabilidad climática del Hemisferio Norte, muy relacionada con el NAO (Wallace 2000, Thompson *et al.* 2000, Feldstein & Franzke 2006). Al igual que la anterior, es más patente en invierno y afecta a la circulación de los vientos, la temperatura del aire en superficie y las precipitaciones (Thompson & Wallace 1998, Thompson *et al.* 2000).

Sus anomalías se cuantifican mediante el índice de Oscilación del Ártico (*Arctic Oscillation*), que mide la diferencia de presión atmosférica sobre el nivel del mar entre el Ártico (al norte de los 20° N) y las latitudes medias (alrededor 45°N, sobre Burdeos, Francia), siendo ambas opuestas.

Un índice positivo del AO supone que la presión atmosférica en el Ártico es baja, mientras que en las latitudes medias es alta, lo cual genera una circulación atmosférica de oeste a este que impide que el aire frío procedente de la región Polar descienda a latitudes más bajas. Esto provoca que la zona septentrional de Europa sea más húmeda, mientras que el Mediterráneo resulte más seco (Thompson & Wallace 1998 y 2000, Thompson *et al.* 2000). En su fase negativa, la presión en la región polar es más alta, pero se reduce en latitudes medias, por lo que el aire frío del Ártico se adentra hacia latitudes más bajas. La corriente atmosférica de las latitudes medias adopta un patrón ondulado con crestas de gran amplitud, provocando un tiempo inusualmente frío en Europa (Thompson & Wallace 1998 y 2000, Thompson *et al.* 2000). Algunos estudios recientes demuestran los efectos de la oscilación del Ártico sobre la climatología local de la Península Ibérica (López-Bustins *et al.* 2008, López & Francés 2013).

Los valores mensuales e invernales del AO (noviembre a marzo), desde enero 1950 hasta diciembre 2014, se consiguieron del Centro de Predicción Climática del Servicio Nacional de Climatología de la Administración Oceánica y Atmosférica Nacional del Gobierno de los Estados Unidos de América, disponibles su "web" (WEB 4). Los índices invernales se estimaron mediante el promedio mensual desde diciembre a marzo.

C) La oscilación en el Atlántico Oriental (acrónimo en inglés, EA)

Es uno de los patrones de climatología más importantes del Atlántico Norte en el que la masa atmosférica oscila en un gradiente noroeste-suroeste sobre Europa, situándose su línea central entre Inglaterra y Francia (Barnston & Livezey 1987). El gradiente se forma por un centro de alta presión bien definido, en el norte del océano Atlántico (55°N, 20°W) y, con menor influencia, una banda muy difusa de signo opuesto, que se extiende por este-noreste-oeste-suroeste (20-35°N, 0-10°W), colocándose por encima del norte de África y del mar Mediterráneo (Fig. 2.3; Barnston & Livezey 1987, Sáenz *et al.* 2001, WEB 5).

Sus anomalías se cuantifican mediante el índice de la oscilación del Atlántico Oriental (EA, *Eastern Atlantic Oscillation*), cuya fase positiva corresponde a mayores presiones en la zona meridional que promueven la incursión de vientos cálidos por el suroeste atlántico de la Península Ibérica procedentes del océano, las cuales ascienden hasta el norte de Europa (Fig. 2.3; Barnston & Livezey 1987, Sáenz *et al.* 2001). Durante esa fase, Europa presenta temperaturas más cálidas, al igual que la Península Ibérica (Sáenz *et al.* 2001). Pero en la fase negativa, los centros de presión se desplazan hacia el norte y centro del Atlántico de forma que el sur de Europa recibe una masa de aire frío procedente del centro continental, la cual rebaja sus temperaturas (Fig. 2.3; Sáenz *et al.* 2001).

Los valores mensuales del EA desde enero 1950 hasta diciembre 2014 se obtuvieron del Centro de Predicción Climática del Servicio Nacional de Climatología de la Administración Oceánica y Atmosférica Nacional del Gobierno de los Estados Unidos de América, disponibles su “web” (WEB 4).

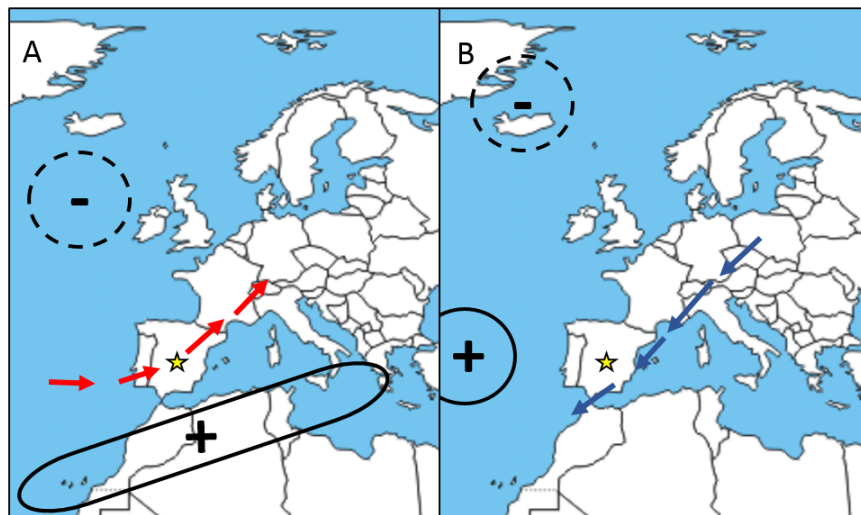


Figura 2.3. A. Esquema de la fase positiva de la oscilación del Atlántico Oriental (EA), en el que las flechas rojas representan vientos cálidos procedentes del Atlántico. B. Fase negativa del EA, donde las flechas representan vientos fríos procedentes del norte de la Europa continental. La estrella dorada indica la localización de la laguna de Las Madres. Mapas vacíos, obtenidos en la “web” (WEB 1).

D) La oscilación de la corriente meridional de El Niño (acrónimo en inglés, ENSO)

Es un fenómeno meteorológico que empieza a finales de diciembre en la zona intertropical (costas septentrionales del Pacífico de Perú y Ecuador) por el choque entre dos corrientes marinas antagónicas (McPhaden *et al.* 2006, Latif & Keenlyside 2009). Mientras que una es de agua cálida procedente del Hemisferio Norte, la otra es de agua fría procedente de la costa central de Chile (corriente de Humboldt o de Perú). Esto provoca intensas lluvias que afectan principalmente a América del Sur, abarcando tanto las costas atlánticas como las del Pacífico, si bien sus efectos alcanzan también el clima de Europa a escalas interanuales e intra-estacionales (Pozo-Vazquez *et al.* 2005, Ineson & Scaife 2009, Nieves Lorenzo *et al.* 2010).

Durante el extremo caliente del ENSO, coincidiendo con fases negativas del NAO, se reduce el gradiente de presión en el Atlántico Norte, cuyo centro se caracteriza por anomalías negativas, mientras que por encima de los 60º norte se observan anomalías positivas (Moron & Gouirand 2003, Pozo-Vazquez *et al.* 2005). De forma opuesta, coincidiendo con fases positivas del NAO, durante el extremo frío del ENSO aumenta el gradiente de presión en el Atlántico Norte, observándose anomalías positivas en el centro y negativas al norte de los 60º N (Moron & Gouirand 2003, Pozo-Vazquez *et al.* 2005). Ambos extremos del ENSO se asocian en la Península Ibérica con la alteración de las precipitaciones y el aumento de sequía, siendo la respuesta heterogénea espacialmente (Vicente-Serrano 2005, Muñoz-Díaz & Rodrigo 2005).

Sus anomalías se cuantifican mediante un índice multivariante (MEI, acrónimo en inglés de *Multivariate ENSO Index*), que se corresponde con la primera componente principal de seis variables: la presión a nivel del mar, el viento en la superficie zonal y meridional, la temperatura de la superficie del agua, la temperatura del aire de la superficie y la nubosidad del Océano Pacífico (Mazzarella *et al.* 2013, Wolter & Timlin 1998 y 2011). Los valores altos de este índice están directamente correlacionados con concentraciones altas de CO₂ atmosférico, longitud del día y temperatura, a pesar de que el ENSO no siga estrictamente la periodicidad cíclica de estas variables (Mazzarella *et al.* 2013). Los valores mensuales del MEI-ENSO, de enero 1992 hasta diciembre 2011, se

obtuvieron de la “web” del International Center for Atmospheric Research Staff (WEB 6).

E) La oscilación de la corriente del Golfo (acrónimo en inglés, GSI)

La corriente del Golfo es una corriente oceánica superficial, cálida y salada con una anchura de 1000 km y una profundidad de 100 metros, que se desplaza desde el golfo de México hasta la zona de 40°N y 50°W (aproximadamente), a partir del cual se desdobra (Taylor 1996, Taylor & Stephens 1998). Por un lado, se mueve hacia el norte siguiendo la corriente del Atlántico Norte y la Noruega, llegando a los mares de Noruega y Groenlandia, donde se enfría en invierno y sumerge por su elevada salinidad. El hueco creado es rellenado por aguas que, a su vez, aumentarán el flujo de la corriente del Golfo. Por otro lado, discurre hacia el sur siguiendo la corriente de las Islas Canarias. La circulación de esta corriente es un importante regulador térmico de Norte América y Europa, asegurando a nuestro continente un clima más cálido del esperado para la latitud en que se encuentra (Taylor & Stephens 1998).

Se cuantifica mediante el Índice de la Corriente del Golfo (GSI, acrónimo en inglés; *Gulf Stream Index*), que representa la posición de la pared norte de la corriente (Taylor & Stephens 1980, Taylor 1996). Se calcula del modo siguiente: para cada mes (serie temporal de 1966-2012), se recoge la latitud de la pared norte de la corriente del Golfo en seis longitudes (79°W, 75°W, 72°W, 70°W, 67°W and 65°W) y se aplica un Análisis de Componentes Principales para encontrar un patrón común de variación en las seis longitudes. El primer componente principal representa una alta proporción de la varianza y constituye la mejor estimación del desplazamiento latitudinal de la corriente del Golfo (George 2000).

Los valores bajos de GSI corresponden a desplazamientos de la corriente del Golfo hacia el sur y condiciones climáticas inestables, mientras que los valores altos significan desplazamientos hacia el norte, los cuales se relacionan con patrones más estables de climatología (George 2000, Taylor 1996). Los valores mensuales del GSI, de enero 1992 hasta diciembre 2011, se obtuvieron del Plymouth Marine Laboratory (Reino Unido), disponibles en su página “web” (WEB 7).

2.3.1.2. Climatología local.-

Los registros de las variables de clima local se realizaron mediante una estación meteorológica situada a tres kilómetros al nordeste de la laguna, en una sede del Instituto Eduardo Torroja del CSIC. La estación dispone de sensores que recogen las medidas prácticamente de forma continua, por lo que los registros meteorológicos corresponden con promedios de cada diez minutos. Las variables medidas fueron: temperatura del aire, radiación solar incidente, la precipitación, la humedad relativa, velocidad y orientación del viento. Posteriormente, se controló la calidad y coherencia de los datos (Brunet *et al.* 2006) y se calcularon los promedios diarios y mensuales para cada variable.

El indicador atmosférico principal del cambio climático en España es la temperatura del aire (de Castro *et al.* 2005) y, de ahí, el interés de su medida en esta Tesis, puesto que se espera un aumento de su promedio a lo largo de la serie temporal. Ese es el principal motivo de usar aquí esta variable. Sin embargo, no cabría descartar que se pudiese observar un efecto en la variabilidad de la temperatura del aire. En efecto, el cambio climático está dando lugar a una exacerbación de los eventos extremos, es decir, a más sequías y más inundaciones, mayores rangos estadísticos de pluviosidad y temperatura del aire (de Castro *et al.* 2005).

Por ello, también se cuantificó para cada mes el promedio de la variación diaria de temperatura (su máximo menos su mínimo), así como el número de días con temperaturas máximas extremas en la laguna de Las Madres, es decir, los días en los que la temperatura máxima formaba parte del percentil-90 de la serie temporal de temperaturas máximas durante el periodo 1992-2011. Además, se realizó la misma estimación utilizando la serie temporal de temperaturas máximas del aire en la estación del aeropuerto de Adolfo Suárez (Madrid-Barajas) para el periodo 1961-2011, disponible en Internet (WEB 3).

2.3.1.3. Propiedades físicas de la laguna.-

Además de los nutrientes, la actividad fotosintética del fitoplancton depende de la cantidad de la luz que recibe (Harris 1986, Reynolds 2006). El ambiente luminoso subacuático puede verse afectado por factores físicos y químicos como la radiación incidente, la transparencia del agua, los sólidos en suspensión, el color del agua, la clorofila "a" (Kirk 1994). En el caso del fitoplancton, al ser un grupo de organismos carente de movilidad propia (a excepción de los flagelados y algunas Cianobacterias), su posición en la columna de agua será determinante para estar en una zona iluminada y la circulación vertical y horizontal del agua condicionará su permanencia en ella (Harris 1986, Wetzel 2001, Reynolds 2006).

La transparencia del agua se ha medido con un disco de Secchi de 25 centímetros de diámetro. Es una medida rápida y cómoda que se relaciona con la penetración de la luz en el agua y, fundamentalmente, con la materia en suspensión presente en ella (Preisendorfer 1986). Dicha penetración afecta a la fotosíntesis del fitoplancton. Los datos del disco de Secchi se han complementado a menudo con la medida del perfil de radiación visible subacuática, determinado mediante un fotómetro LI-COR dotado de sonda esférica. Estos perfiles permiten estimar la extinción de la luz en el agua, usando un modelo semi-logarítmico y asumiendo que la extinción es isotrópica en la vertical, cosa que como primera aproximación está justificada (Kirk 1994).

La capa iluminada de la columna de agua (Z_{eu}) es el espesor hasta el cual llega el 1% de la radiación luminosa incidente. Es una convención, pues se sabe que el fitoplancton puede fotosintetizar a intensidades luminosas por debajo de esa cifra (Kirk 1994), especialmente en ambientes subtropicales, tropicales y templados cálidos como el del área de estudio. Estimar la capa iluminada permitirá posteriormente calcular el cociente capa iluminada:capa mezclada (véase más abajo).

La capa de mezcla superficial (Z_m) se define como el espesor de la masa de agua situado en la zona superior de la misma en el cual el gradiente térmico no supera 0,5 °C/metro. Se asume que en esta capa, el gradiente de densidades no es excesivo, por lo que el agua está mezclada y, por ende, el fitoplancton que

permanece en ella, no siendo desplazado a zonas de la columna desde las que no puede volver.

El cociente $Z_{eu}:Z_m$ (capa iluminada:capa mezclada) es una variable compuesta que se puede relacionar con el predominio de unos u otros grupos de fitoplancton durante el ciclo anual (Reynolds & Reynolds 1985).

Además de los anteriores, la temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$) es otro factor físico a tener en cuenta puesto que afecta a los ciclos de convección de la columna de agua (Wetzel 2001), así como al crecimiento del fitoplancton o a otras variables fisiológicas como la ingestión de nutrientes (Harris 1986). Más aún, también es de interés a nivel de comunidad, ya que la diferenciación de nicho en la búsqueda de la temperatura óptima es muy amplia (Harris 1986). El perfil de la temperatura del agua se midió mediante una sonda YSI (Yellow Springs Instruments Co. Inc., Yellow Springs, OH, USA) durante 15 años y después con un equipo CTD de SeaBird Electronics (Bellevue, WA, USA). Esta variable sirve, además de por sí misma, para estimar la variable Z_m (véase más arriba). También se calculó la temperatura promedio de las tres capas (epilimnion, termoclina e hipolimnion) de la columna de agua para cada mes.

Además, mediante el análisis de los perfiles de temperatura se cuantificó la intensidad de la estratificación durante los meses de junio, julio y agosto cuando es más acusada. Se trata de la resistencia térmica (Fig. 2.4A), la cual se definió como la pendiente de la termoclina a partir del perfil de temperatura, entre el punto de inflexión que delimita epilimnion y metalimnion y el punto de inflexión que delimita metalimnion e hipolimnion (Wetzel 2001). La termoclina corresponde con la mayor tasa de disminución de temperatura respecto a la profundidad y es donde se produce la mayor resistencia térmica relativa (Wetzel 2001).

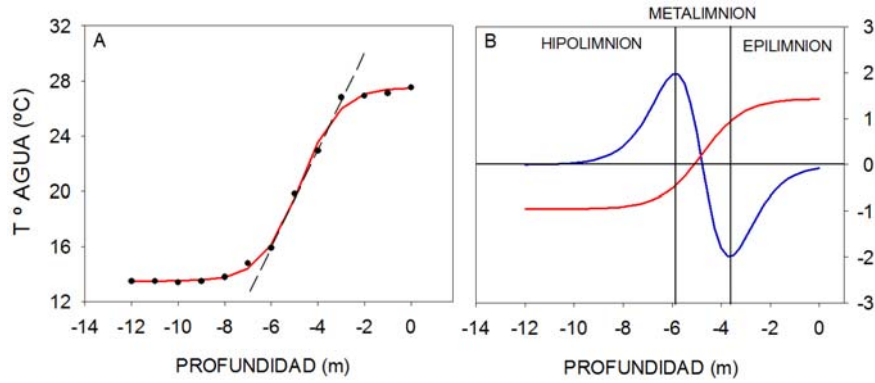


Figura 2.4. A. Perfil de temperatura de la laguna de Las Madres para el mes de julio de 2004 (círculos negros), su ajuste a una función sigmoide (línea continua roja) y la pendiente de su resistencia térmica (línea discontinua negra). B. Ajuste a la función sigmoide (línea roja) y su segunda derivada (línea azul) cuyos puntos de inflexión delimitan epilimnion, metalimnion e hipolimnion. Los datos han sido estandarizados para poder comparar el ajuste junto con su derivada.

Para ello, se representó el gradiente de temperatura poniendo la profundidad en el eje de las abscisas y la temperatura en las ordenadas (Fig. 2.4) para ajustar posteriormente la curva obtenida a una función sigmoide $S(x)$ de cuatro parámetros (P_1 a P_4):

$$S(x) = P_1 + \frac{P_2}{1 + \exp\left[\frac{-(x - P_3)}{P_4}\right]} \quad (\text{ec. 1})$$

La bondad del ajuste se estimó mediante el estadístico χ^2 , que se calcula a partir de los datos observados (Y_i), los datos estimados por el ajuste sigmoide (\hat{Y}_i) y el número total de profundidades muestreadas en el perfil de temperatura.

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^N \frac{(Y_i - \hat{Y}_i)^2}{\hat{Y}_i} \quad (\text{ec. 2})$$

Después, la bondad del ajuste se comprobó mediante la metodología de Monte Carlo (Gotelli & Ellison 2004) en la que se simularon 999 estadísticos

χ^2 mediante la permutación de los datos observados (Y_i). La significación se estimó mediante un histograma de los estadísticos simulados junto con el observado, cuya posición relativa corresponde con el valor de probabilidad (Fig. 2.5).

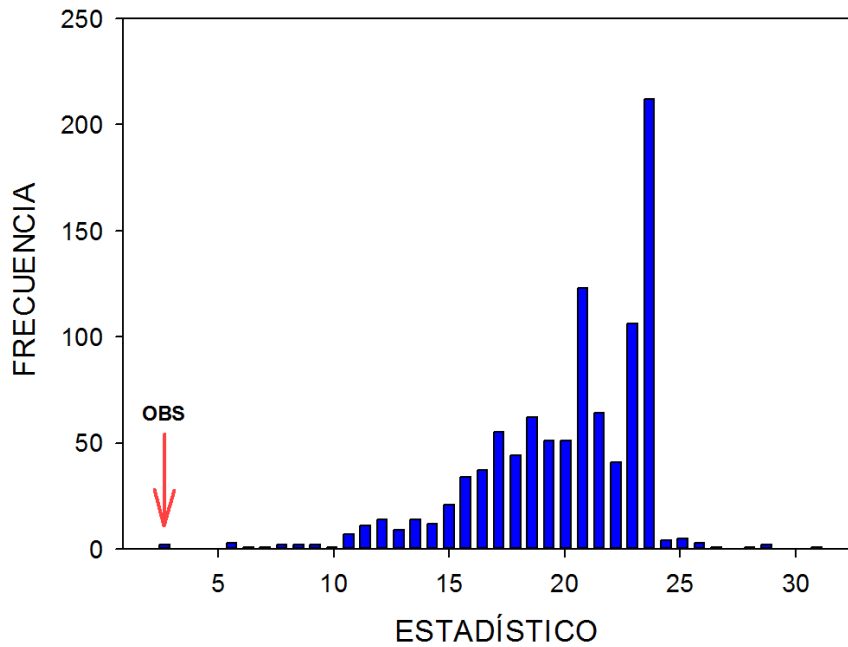


Figura 2.5. Ejemplo de la estimación de la significación de un “test” estadístico mediante la metodología de Monte Carlo. En este caso, el estadístico calculado con los valores observados (OBS) se situó dentro del percentil 1% del histograma de estadísticos simulados, por lo que el valor de probabilidad del “test” es igual a 0,01.

Finalmente, mediante el análisis de su segunda derivada $S''(x)$, se estimó el espesor del epilimnion, puesto que se corresponde con la profundidad en la que se produce el valor mínimo de la segunda derivada y el inicio del hipolimnion, cuyo su límite superior es la profundidad en la que ocurre el valor máximo de la segunda derivada (Fig. 2.4B). También se averiguó la profundidad a la que se

produjo el mayor gradiente de temperatura; es la profundidad a la que se anula la segunda derivada (Fig. 2.4B).

$$S''(x) = \frac{P_2}{P_4} \cdot \frac{-\exp\left[\frac{-(x-P_3)}{P_4}\right]}{P_4} \cdot \frac{1-\exp\left[\frac{-(x-P_3)}{P_4}\right]}{\left(1+\exp\left[\frac{-(x-P_3)}{P_4}\right]\right)^3} \quad (\text{ec. 3})$$

La pendiente de la recta formada por estas tres estimaciones corresponde a la resistencia térmica, la cual se determinó mediante regresión por mínimos cuadrados (Fig. 2.4A).

Otro método para cuantificar la intensidad de la estratificación es mediante la diferencia de los promedios de temperatura entre el epilimnion y el hipolimnion (Kraemer *et al.* 2015), cuyos espesores de estimaron mediante el primer método. Como la laguna de Las Madres tiene una capa nefelométrica profunda, se consideró que en el punto de muestreo la profundidad máxima que podía alcanzar el hipolimnion fuese de 9 metros.

2.3.1.4. Los nutrientes.-

Los nutrientes principales que se transforman en la fotosíntesis son el bicarbonato, el nitrógeno y el fósforo, todos ellos presentes en el agua de la laguna (Harris 1986, Wetzel 2001, Reynolds 2006). El nitrógeno se puede encontrar como nitrito, nitrato, amonio y nitrógeno orgánico. El fósforo se puede encontrar en el ortofosfato, polifosfato y fósforo orgánico (Harris 1986, Wetzel 2001, Reynolds 2006).

Durante los veinte años del periodo de estudio, en cada muestreo se recogieron 5 litros de agua de la laguna mediante una botella Niskin a varias profundidades en la columna de agua. Casi inmediatamente después de su llegada al laboratorio, el nitrógeno y el fósforo totales, el ortofosfato, el nitrato y el amonio se midieron en muestras integradas de cada capa (epi-, hipolimnion y termoclina) de la columna de agua, siguiendo métodos estandarizados (APHA 2005). Aunque la sílice puede ser importante para el desarrollo de las Diatomeas

(Reynolds 2006), la concentración elevada presente en Las Madres en todo momento (Tabla 2.1.3), indica que pocas veces debe ser limitante y, por eso, se ha excluido del análisis a largo plazo.

A pesar de que también se midieron el nitrito y la clorofila “a” del fitoplancton, en esta tesis doctoral no se comentará el comportamiento de estas variables. Por un lado, el nitrito no es un factor limitante en esta laguna para la nutrición del fitoplancton (Tabla 2.1.3). Por otro lado, la medida de la clorofila “a” se ve incrementada por la clorofila detritica, que no es funcional, por lo que se ha preferido utilizar la biomasa fitoplanctónica como variable dependiente esencial.

Finalmente, hay otras variables que también se han medido a lo largo de estos años, pero que no se han considerado en esta Tesis. Por un lado, se midieron el carbonato (orgánico e inorgánico) y sales como el cloruro, sulfato o bicarbonato, si bien no se hizo de forma regular, por lo que no se dispone de series temporales lo suficientemente largas como para poderlas comparar con las del fitoplancton. Por otro lado, también se midieron el pH y la concentración de oxígeno disuelto en el agua, pero se descartaron porque su señal resulta de múltiples procesos, por lo que su descomposición resulta compleja y su interpretación sería muy especulativa. Un ejemplo claro es el oxígeno, que se origina en procesos abióticos como la oxidación-reducción, en intercambios entre la atmósfera y el lago, y también se debe a procesos bióticos como la fotosíntesis del plancton y del bentos vegetal o la respiración de los organismos.

2.3.2. Variables bióticas: Bacterias, fitoplancton y zooplancton

Las muestras se tomaron integrándolas a toda la capa fótica (Z_{eu}), por lo tanto, para cada fecha de muestreo hay una única muestra integrada. Las de fitoplancton lo fueron mensualmente durante los 20 años de estudio, pero las de bacterias comenzaron en el mes de enero 1997 y las de zooplancton en el mes de enero de 2003. Para concentrar el zooplancton de Rotíferos y Crustáceos, se tomaron alícuotas en todas las profundidades desde la superficie a los nueve metros, se mezclaron bien y se filtraron a través de un filtro de nytal de 45 μm de poro; como mínimo se filtraron 30 litros en cada muestreo, pero en algunas ocasiones de muy baja densidad llegamos a filtrar hasta 60 litros.

Las bacterias y el picoplancton se fijaron con formol al 4% inmediatamente después de la toma de muestras (Weisse 1988). Las bacterias se midieron y contaron mediante microscopía de epifluorescencia, tras teñirlas con acridina siguiendo la metodología de Hobbie *et al.* (1977). El picoplancton se midió y se contó sin teñir, siguiendo los protocolos de Weisse (1988).

El fitoplancton y los Ciliados se fijaron con lugol, pero este último grupo nunca fue abundante y se descartó de los análisis subsiguientes. El fitoplancton se identificó y contó inmediatamente, dentro de los 6 primeros meses, para reducir el riesgo de deterioro de las muestras. Todas las muestras de plancton se identificaron y contaron de forma independiente.

La identificación y recuento del plancton se realizó mediante un microscopio invertido. Se usaron dos diferentes: un Zeiss-35 y un Olympus IM-T01, usando libros estándares de taxonomía. Los biovolúmenes y las biomásas se calcularon siguiendo protocolos estándares (Rott 1981, McCauley 1984). La estimación del biovolumen se realizó con los patrones geométricos de cada una de las especies (McCauley 1984).

Las identificaciones se realizaron en poblaciones y no en individuos, es decir, examinando la morfología de un número variable de organismos escogidos al azar en una población determinada. Como el objetivo era minimizar el error de recuento (Rott 1981), en cada muestra se contaron como mínimo 400 individuos de las especies más abundantes. Al menos 20 individuos de cada forma fueron medidos mensualmente para obtener las estimaciones de biovolumen. Para ello, se utilizaron las fórmulas geométricas (Rott 1981).

Para facilitar su estudio y comparación, las biomásas de bacterias, fitoplancton y zooplancton se expresaron en una misma unidad de carbono: $\mu\text{g C/L}$. En el caso del fitoplancton se emplearon diversas ecuaciones (Barón Rodríguez 2011) según cada grupo principal (Tabla 2.3.1).

En el caso del zooplancton (Rotíferos, Cladóceros y Copépodos) se utilizó la siguiente fórmula: $\mu\text{gC/L} = 0,48 \cdot \text{PS } (\mu\text{g})$ (Anderson & Hessen 1991). Para expresar el biovolumen poblacional ($\mu\text{m}^3/\text{L}$) en peso fresco (PF) se asumió que 1

$\mu\text{g} = 10^6 \mu\text{m}^3$ y para convertir aquél en peso seco (PS) se asumió que $\text{PS} = 0,1 \cdot \text{PF}$ (μg).

Tabla 2.3.1. Ecuaciones empleadas para expresar la biomasa del fitoplancton en carbono.
*Incluye las Cianobacterias, las Criptofíceas, las Crisofíceas, las Euglenofíceas, las Clorofíceas y las Desmidiáceas.

Organismos	Fórmula
Dinoflagelados	$\mu\text{gC/L} = 0,76 \times 10^{-3} \times (\mu\text{m}^3/\text{mL})^{0,819}$
Diatomeas	$\mu\text{gC/L} = 0,288 \times 10^{-3} \times (\mu\text{m}^3/\text{mL})^{0,811}$
Resto*	$\mu\text{gC/L} = 0,216 \times 10^{-3} \times (\mu\text{m}^3/\text{mL})^{0,939}$

2.4. MÉTODOS ESTADÍSTICOS

Para la presente Tesis, desde enero de 1992 a diciembre de 2011, se muestreó a intervalos mensuales la biomasa del fitoplancton ($n = 240$) y, con objeto de identificar los factores abióticos que pudiesen condicionar su dinámica, se midieron en los mismos intervalos de tiempo las siguientes variables:

- CLIMATOLOGIA LOCAL: velocidad del viento, temperatura del aire, radiación solar incidente y precipitación
- CLIMATOLOGIA REGIONAL: Anomalías de la oscilación del Atlántico Norte (NAO), la oscilación del Ártico (AO), la oscilación del Atlántico Oriental (EA), la oscilación del Niño-Sur (ENSO) y la corriente del Golfo (GSI)
- PROPIEDADES FÍSICAS DE LA LAGUNA: transparencia del agua, capa fótica de la columna de agua (Z_{eu}), capa de mezcla superficial (Z_m), el cociente $Z_{eu}:Z_m$ (capa iluminada:capa mezclada) y temperatura del agua
- NUTRIENTES: concentraciones de nitrato, amonio y ortofosfato, así como las de nitrógeno y fósforo totales.

Igualmente, con objeto de identificar si factores bióticos pudiesen tener un papel relevante en la dinámica del fitoplancton, se muestreó a intervalos mensuales la biomasa de bacterias desde enero de 1997 hasta diciembre de 2011 (n = 180) y la biomasa del zooplancton, desde enero de 2003 hasta diciembre de 2011 (n = 108).

Para poder identificar los efectos ambientales que suceden a largo plazo sobre el fitoplancton de la laguna de Las Madres, en la presente Tesis se ha estudiado la dinámica de su biomasa y también la de sus 21 variables predictoras potenciales según la bibliografía conocida, clasificándolas en factores de climatología regional, climatología local, propiedades físicas de la columna de agua, nutrientes de la laguna y factores bióticos. Como cada uno de estos factores puede actuar a diferentes escalas temporales se ha identificado y descrito su tendencia, periodicidad y estacionalidad o fenología observadas a lo largo de toda la serie, así como los principales cambios diferenciales entre las fases de crecimiento lento (noviembre a febrero) y rápido (marzo a octubre) del fitoplancton.

La dinámica del fitoplancton responde a múltiples factores que pueden interactuar entre sí, por lo que posteriormente se aplicó un diseño estadístico que presenta una relación jerárquica y causal (Fig. 2.6). Se identificaron los factores de climatología regional que pudiesen controlar la climatología local, los factores de climatología regional y local que pudiesen condicionar las series temporales de las propiedades físicas, los factores de climatología regional, local y propiedades físicas que pudiesen condicionar a la dinámica de los nutrientes en la laguna. Finalmente, se seleccionaron los factores condicionantes de la biomasa del fitoplancton entre las variables de climatología regional y local, las propiedades físicas de la columna de agua, los nutrientes y las series temporales bióticas de bacterias y zooplancton.

Ante tal cantidad de variables, algunas muy relacionadas entre sí, he usado la metodología de pasos adelante con doble criterio de paro, la cual permitía seleccionar las variables más relevantes en su dinámica. Posteriormente, mediante análisis de redundancias y partición de la varianza, se cuantificó el poder explicativo de cada uno de sus factores condicionantes, separando su efecto individual de la autocorrelación temporal. Finalmente, se determinó su relevancia

en cada una de las periodicidades detectadas mediante análisis de codependencias.

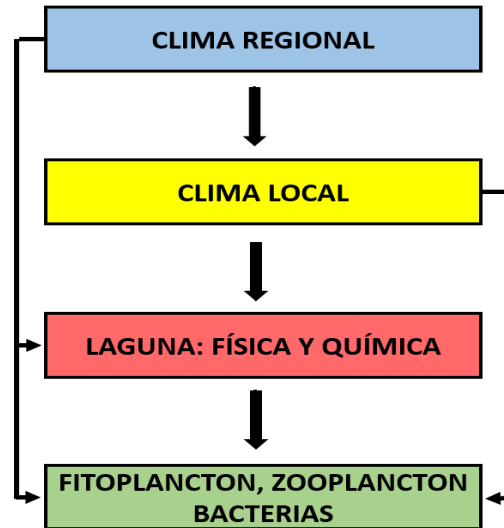


Figura 2.6. Esquema del diseño estadístico jerárquico de relaciones entre variables.

2.4.1. Descripción y análisis de las series temporales

2.4.1.1 Valores perdidos y outliers.-

Los estudios a largo plazo requieren un gran esfuerzo para poder sostener una periodicidad de muestreo la cual, ocasionalmente, se puede ver interrumpida por causas ajenas al investigador como la pérdida de muestras, fallos de la instrumentación o causas forzosas que han impedido el muestreo. Una simple representación gráfica, poniendo en el eje de las abscisas el tiempo y en el

eje de las ordenadas la variable de estudio, permite detectar los datos perdidos (Chatfield 1984, Gotelli & Ellison 2004).

Para favorecer un mejor análisis de las series temporales, estos valores ausentes pueden estimarse mediante interpolación. Winder & Cloern (2010) resolvieron este problema en series temporales de fitoplancton, aplicando el modelo multiplicativo de Cloern & Jassby (2010) que considera que la concentración de fitoplancton (β_{ij}) en el año i y mes j , proviene de la multiplicación de la concentración promedio de toda la serie temporal (C) por el efecto anual del año i (EA_i), el efecto mensual del mes j (EM_j) y un valor residual (ε_{ij}).

$$\beta_{ij} = C \times EA_i \times EM_j \times \varepsilon_{ij} \quad (\text{ec.4})$$

El efecto anual del año i (EA_i) se calcula dividiendo la concentración promedio de ese año (Y_i) por la concentración promedio de toda la serie (C).

$$EA_i = \frac{Y_i}{C} \quad (\text{ec.5})$$

El efecto mensual del mes j (EM_j) se calcula promediando para el total de años en la serie temporal (N), el cociente entre la concentración de fitoplancton de ese mes para cada año (M_{ij}) por la concentración promedio de ese año (Y_i).

$$EM_j = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \left[\frac{M_{ij}}{Y_i} \right] \quad (\text{ec.6})$$

Una vez obtenidos la concentración promedio de toda la serie temporal (C), el efecto anual para cada año (EA_i) y el efecto mensual para cada mes (EM_j), se estimaron los valores ausentes aplicando la fórmula de Cloern & Jassby (2010; ec. 4), considerando que el valor residual es igual a 1. La serie temporal de la biomasa del fitoplancton carecía de datos para los meses de noviembre y diciembre de 1992, por lo que se estimaron mediante esta metodología.

Igualmente, cuando se representa la serie temporal se pueden apreciar valores que se alejan notablemente del resto, por lo que pueden surgir dudas sobre si proceden de la misma población (Dixon 1950, Ferguson 1961, Guttman & Smith 1969). Es lo que en estadística se denomina "outlier". Si nos encontramos

con este tipo de datos, tenemos que tomar la decisión de mantener esos valores en la muestra para interpretar los resultados o, por el contrario, debemos eliminarlos, al considerarlos incongruentes con el resto de las observaciones (Dixon 1950, Grubbs 1950, Ferguson 1961). El problema surge cuando se quiere rechazar los *outliers* con objetividad (Collett & Lewis 1976, Woolley 2013).

Uno de los métodos clásicos en el análisis de series temporales de fitoplancton, es asumir un tipo de distribución (Burke 2001; por ejemplo, normal) y eliminar aquellos valores que sean x veces mayores que la desviación estándar (Vantrepotte & Mélin 2009). Sin embargo, esta opción no soluciona el problema, puesto que en distribuciones con colas, una vez eliminados volverán a aparecer otros valores que estarán a su vez x veces por encima de la desviación estándar. Más aún, los “tests” estadísticos asumen un porcentaje de azar entorno al 1% o al 5% (Sokal & Rohlf 1995, Gotelli & Ellison 2004), por lo que si el porcentaje de *outliers* no es mayor que esos valores críticos, no habría ni siquiera que plantearse su exclusión. Y abundando, el hecho de asumir una distribución vicia, *per se*, la objetividad de los criterios de selección de los valores a incluir, o no, el análisis.

Por otro lado, existe una regla de oro que sugiere que ningún *outlier* tiene que ser eliminado únicamente por razones estadísticas (Burke 2001). Si analizamos detalladamente la definición de *outlier*, lo que le diferencia del resto de los datos es su origen; es decir, otra población. No habría que confundirlo con el concepto de valor extremo que se da cuando el valor de un dato se aleja del resto de valores de la población por diversas causas, entre ellas, el no ser de la misma población. Por lo tanto, las metodologías estadísticas arriba descritas sirven para detectar valores extremos (*sensu lato*), siendo esta confusión una muy extendida incluso en revisiones sobre la materia (Burke 2001, Zuur *et al.* 2010).

Por ello, en determinados casos y siguiendo únicamente el criterio estadístico, datos pertenecientes a una misma población pueden considerarse erróneamente como *outliers* (Burke 2001). Siguiendo el principio de la navaja de Okham (Gotelli & Ellison 2004), lo más probable es que su origen sea un error humano o un error del aparato de medida. En este caso, lo mejor es acudir a otras fuentes de información (otras estaciones meteorológicas) o repetir el experimento, para compararlo con otros valores de referencia y corregir los datos si es necesario.

En esta Tesis, se ha optado por esta última opción reemplazando los valores mediante interpolación cuando fuese necesario, para lo cual he seguido la metodología que se basa en el modelo multiplicativo de Winder & Cloern (2010), descrita al principio de este apartado. Un análisis exploratorio de las variables consideradas en esta Tesis muestra que la única variable que pudiese tener un *outlier* es la dinámica de la velocidad del viento, puesto que destaca que en el mes de marzo de 2003 tuvo un valor de 4,13 m/s, alejándose considerablemente del resto de datos de esta serie. Tras cotejar ese valor con el de la estación meteorológica del Aeropuerto Madrid-Barajas Adolfo Suárez (a unos 20 km), cuyos datos están disponibles en internet (WEB 3), se constata que debe considerarse como un *outlier*. Así que se reemplazó ese valor por el estimado mediante la metodología descrita.

2.4.1.2 Descomposición de las series temporales.-

Una serie temporal es una secuencia de observaciones (Y_t) de una misma variable ordenadas a lo largo de un eje temporal (Legendre & Legendre 2012). Su varianza puede descomponerse en tendencia (T_t), periodicidad (P_t) y ruido (ϵ_t), y para el caso de la presente tesis, se asumió que estos componentes eran aditivos (Chatfield 1984, Legendre & Legendre 2012).

$$Y_t = T_t + P_t + \epsilon_t \quad (\text{ec. 7})$$

La tendencia es el cambio de la media de la variable observada a lo largo del eje temporal (Legendre & Legendre 2012). La periodicidad se produce cuando valores observados en diferentes momentos se parecen más entre sí que pares de valores escogidos aleatoriamente, siguiendo un patrón de repetición a intervalos fijos de tiempo (Legendre & Legendre 2012). Estos intervalos, denominados periodos, pueden cuantificarse mediante el ajuste de la serie temporal a varias funciones oscilatorias con propiedades armónicas, cuya amplitud y periodicidad son constantes a lo largo de toda la serie temporal (Chatfield 1984, Legendre & Legendre 2012). La varianza no explicada por la tendencia y la periodicidad constituye el aspecto irregular de la serie.

Cuando las series temporales tienen tendencia y/o periodicidad, carecen de independencia estadística, puesto que observaciones anteriores pueden influir en otras posteriores en el tiempo (Legendre & Legendre 2012, Legendre & Gauthier 2014). Este fenómeno, conocido como “autocorrelación temporal”, es unidireccional e irreversible y puede afectar al diseño y análisis de los “tests” estadísticos (Legendre & Legendre 2012, Legendre & Gauthier 2014). Como el objeto de la presente Tesis es identificar los factores condicionantes y estudiar el efecto de las variables abióticas y bióticas en la dinámica del fitoplancton mediante el estudio de series temporales, esta autocorrelación temporal debe tenerse en cuenta en los análisis.

Una de las opciones clásicas en el estudio de series temporales es eliminar la tendencia y la periodicidad, para posteriormente trabajar únicamente con los residuos (Chatfield 1984, Legendre & Legendre 2012). Sin embargo, esto tiene la desventaja de que los parámetros estimados (es decir, los coeficientes) no son los mismos, los grados de libertad del error se sobreestiman y las asunciones requeridas para comprobar los modelos lineales, que han sido mantenidas para las variables originales, no tienen por qué valer para los residuos (García-Berthou 2001, Darlington & Smulders 2001, Freckleton 2002). Lo más recomendado en este caso es realizar un análisis de redundancias (RDA), en el que se analiza la variable-respuesta (fitoplancton) con las variables independientes (abióticas y bióticas), junto con un conjunto de variables que resuman la autocorrelación temporal (Freckleton 2002, Legendre & Legendre 2012, Legendre & Gauthier 2014).

Hace poco tiempo, se ha desarrollado una metodología para identificar y cuantificar la autocorrelación temporal (tendencia y periodicidad); se trata de los *Asymmetric Eigenvectors Maps* (AEM, acrónimo en inglés), la cual permite obtener una matriz de periodicidades en la que cada uno de los vectores que la componen representa un periodo determinado (Blanchet *et al.* 2008a, Blanchet *et al.* 2011). Estos vectores son ortogonales entre sí, por lo que no están correlacionados entre ellos y pueden utilizarse posteriormente en análisis del tipo RDA. Recientemente, han sido utilizados y recomendado su uso para el fitoplancton (Angeler *et al.* 2013, Baho *et al.* 2015).

2.4.1.3 “Asymmetric Eigenvector Maps” (AEM).-

En el análisis de AEM, el muestreo regular de una serie temporal se representa mediante un eje direccional que atraviesa nodos (cada fecha de muestreo) separados de forma equidistante (Fig. 2.7A). A partir de esta representación gráfica, se crea una matriz E de “nodos y conexiones”, cuyas líneas representan los nodos y las columnas representan las conexiones entre nodos, es decir, los intervalos de tiempo entre dos muestreos consecutivos (Fig. 2.7B). Las celdas siguen una codificación binaria, adoptando el valor de 1 cuando un nodo es posterior a la conexión y 0 en cualquier otro caso.

Por otro lado, se crea un vector A que contiene en sus celdas la relevancia (*weight*) de cada conexión, los cuales representan un índice creciente de similitud temporal entre nodos (Legendre & Legendre 2012). Esas relevancias pueden estimarse según varias funciones (Dray *et al.* 2006, Blanchet *et al.* 2011), si bien en esta Tesis, al haberse realizado un muestro regular, se ha considerado que todas ellas tenían el mismo valor.

Seguidamente, se construye una matriz de similitud temporal $W = [w_{ij}]$ que resulta del producto escalar de la matriz E de nodos y conexiones por el vector A con las relevancias (Fig. 2.7B). Posteriormente, se centra cada columna de esta matriz W , dividiendo cada celda por el promedio de su columna y se aplica una descomposición en valores singulares (SVD, Fig. 2.7C; Legendre & Legendre 2012), de la cual se originan unos vectores ortogonales entre sí, ordenados de modo descendente por el valor de la diagonal de la matriz U . Finalmente, se elimina la última columna que contiene valores repetidos (Fig. 2.7D).

A diferencia de otros análisis (por ejemplo, el periodograma de Fourier o el análisis de ondas), no hay que eliminar previamente la tendencia de la variable respuesta, puesto que el primer vector la representa. Los siguientes AEM resumen la variabilidad temporal desde las frecuencias de larga (valores propios altos) a las de corta duración, coincidiendo con valores propios bajos (Blanchet *et al.* 2008a, Blanchet *et al.* 2011, Legendre & Legendre 2012).

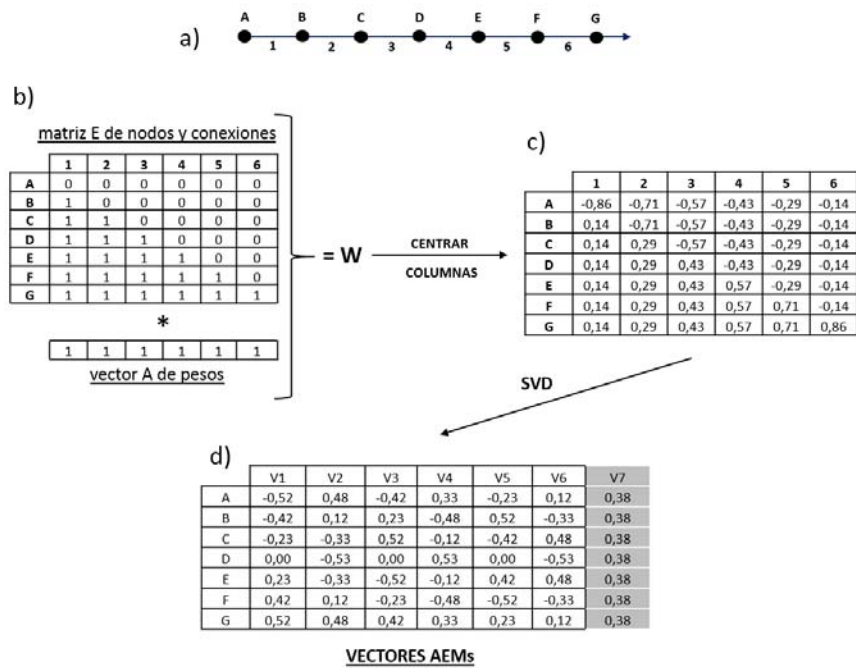


Figura 2.7. Esquema de la metodología AEM aplicada a una serie temporal de 7 muestreos. a) La serie temporal se representa mediante una flecha (eje temporal) que atraviesa nodos (fechas de muestreo). b) Se crea una matriz W, a partir de la multiplicación de la matriz E de nodos y conexiones y del vector A de pesos. c) Se centran las columnas de la matriz W. d) Se realiza una descomposición en valores singulares (SVD) de la que resultan los vectores AEM, no considerando como tal el último vector. Véanse los detalles en el Apartado de Material y Métodos. Modificado a partir de Blanchet *et al.* (2008a) y Legendre & Gauthier (2014).

Como los muestreos se realizaron a intervalos regulares de tiempo (en nuestro caso, mensualmente), se puede cuantificar la duración de cada ciclo (λ_i) representado por cada vector propio (Legendre & Legendre 2012), siguiendo la fórmula (ec. 8) de Guénard *et al.* (2010), que considera el número de muestreos (n), el orden del vector propio (i) y el intervalo de tiempo entre cada muestreo (s).

$$\lambda_i = 2 \times \frac{(n+s)}{(i+1)} \quad (\text{ec. 8})$$

En la presente Tesis, el periodo más corto que se puede representar es de dos meses, ya que los muestreos se han realizado mensualmente (véase el Apartado 1.2.1). Con objeto de saber qué vectores se asocian a una autocorrelación positiva o negativa, para cada uno de ellos se calculó y se analizó el índice de Moran (Legendre & Legendre 2012, Legendre & Gauthier 2014).

El análisis AEM y “test” de Moran se efectuaron mediante la función “aem.time” del paquete “AEM package” (Blanchet & Legendre 2010, Borcard *et al.* 2011), incluido en el programa estadístico R 2.15.3 (R Core Team 2015).

Como en la presente tesis los muestreos se realizaron mensualmente durante 20 años desde el mes de enero de 1992 hasta el de diciembre de 2011, se ejecutaron un total de 240 muestreos. Con esta metodología resultaron un total de 239 variables AEM, de las cuales 112 representaban significativamente la autocorrelación positiva (Fig. 2.8), cada una de ellas correspondiendo a una estructura y escala temporal específica.

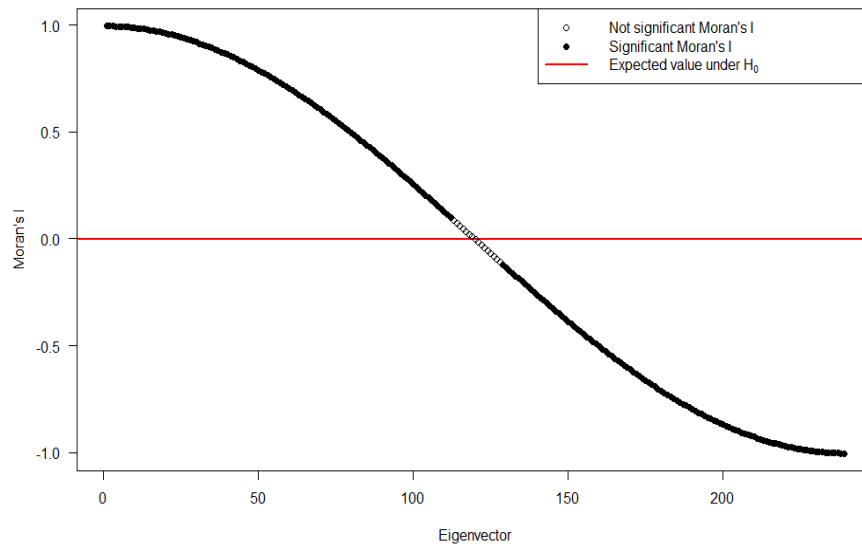


Figura 2.8. Resultado del “test” del índice de Moran aplicado a los *Asymmetric Eigenvector Maps* de los muestreos mensuales del periodo de estudio de 20 años obtenido con la función “aem.time” del paquete estadístico “AEM package”.

Para determinar qué vectores explicaban mejor cada una de las variables- respuesta estudiadas (fitoplancton, abióticas y bióticas), y con ello determinar su tendencia y periodicidades, primero se eliminaron aquellos vectores que explicaban menos del 5% de la varianza de la respuesta. Esto pretendía eliminar aquellos vectores espurios o irrelevantes. El criterio del 5% no requiere un “test” estadístico, ya que la significación no cuantifica la importancia de la varianza explicada, sino que indica el grado de confianza a la hora de hacer inferencias (Soofi *et al.* 2000).

Posteriormente, entre los vectores restantes, se identificaron aquellos que explicaban una cantidad significativa de varianza explicada mediante la metodología de la selección por pasos hacia adelante con dos criterios de paro (Blanchet *et al.* 2008b). Esta metodología tiene por objetivo reducir el error de tipo I en procesos de selección múltiple y la sobreestimación de la varianza explicada. Para ello, el algoritmo deja de introducir variables cuando la nueva variable no aumenta significativamente la varianza explicada del modelo o cuando la introducción de la nueva variable hace que el nuevo modelo tenga más varianza explicada que el modelo global que incluye todas las variables explicativas. De esta manera, tanto para las series temporales abióticas como para las bióticas, se obtuvieron las periodicidades que mejor explicaban la varianza. Como las series temporales de bacterias y zooplancton tienen menos datos al haberse iniciado posteriormente (180 y 108 respectivamente), se utilizaron los mismos vectores AEM que para las series temporales de 240 meses, pero incluyendo solamente el tramo temporal que les afecta.

Esta información puede ser ampliada con los trabajos de Blanchet *et al.* (2008a), Blanchet *et al.* (2011), Legendre & Legendre (2012), Dray *et al.* (2012) y Legendre & Gauthier (2014). La identificación de las periodicidades para cada serie temporal se realizó mediante “scripts” *ad-hoc* en el entorno de MATLAB (2015), los cuales incluían la función de selección por pasos adelante con doble criterio de paro de Blanchet *et al.* (2008b).

En el análisis AEM, las series temporales se ajustan a varias funciones- modelo cuya periodicidad y amplitud son constantes a lo largo de su recorrido, con el fin de ver cuáles son las que mejor explican su varianza explicada. El objetivo de este análisis no es ajustar funciones periódicas que optimizan la

estimación de parámetros, como por ejemplo en la regresión lineal, sino encontrar qué periodos son los que mejor explican la varianza observada de la serie temporal. Su mayor ventaja es que resume la estructura temporal en vectores ortogonales que posteriormente pueden ser utilizados como covariables en un análisis RDA (Legendre & Gauthier 2014, Baho *et al.* 2015). Además, otra de sus ventajas es que capta los desfases temporales, por lo que los AEM pueden utilizarse en análisis RDA con series temporales con diferentes desfases respecto a un tiempo $t = 0$ (Blanchet, comunicación personal).

Sin embargo, las series de fitoplancton son típicamente irregulares, tienen ruido y no son estacionarias puesto que su amplitud y periodo varían a lo largo de su recorrido (Winder & Cloern 2010), por lo que esta metodología no es capaz de informar sobre cuándo empiezan y acaban esos periodos. Además del AEM, para este tipo de series temporales es recomendable utilizar un análisis de ondas (Cazelles *et al.* 2008, Winder & Cloern 2010), ya que tiene la ventaja de poder discriminar en qué lapsos de tiempo se ajustan mejor las fluctuaciones regulares y permite detectar los cambios de periodicidad y su evolución. Mientras que mediante el uso de AEM se ajusta toda la serie temporal a varios vectores periódicos regulares, en el análisis de ondas se ajusta cada tramo de tiempo a varias funciones cuya periodicidad varía.

2.4.1.4 Análisis de ondas.-

Es la descomposición de una serie temporal en dos dimensiones (tiempo y periodicidad), buscando el equilibrio óptimo entre el tiempo y la escala de resolución (Lau & Weng 1995, Mallat 1998). De esta manera, podemos saber para cada momento de la serie cuál es el periodo que mejor la explica. La metodología se basa en el ajuste de la serie temporal a una función de ondas que se estrecha con periodicidades cortas y se alarga con periodicidades más largas (Daubechies 1992, Lau & Weng 1995). A pesar de que existen varios tipos de funciones con formas muy diversas (Torrence & Compo 1998, Cazelles *et al.* 2008), la más indicada es de tipo Morlet. Esta función ha sido utilizada para el análisis de muchas series de fitoplancton (Winder & Cloern 2010) y presenta un buen equilibrio entre el tiempo y la escala de resolución (Grinsted *et al.* 2004),

fundamental para extraer la periodicidad de la serie. La periodicidad S_j sigue una escala en potencias de 2 (Torrence & Compo 1998, Cazelles *et al.* 2008) y abarca un rango desde el periodo observable más pequeño $S_0 = 2$ meses (es decir, dos veces δt , el intervalo de tiempo entre muestreos consecutivos) hasta el último periodo J que se puede aplicar y que se calcula en función de δt , S_0 , del número de puntos de muestreo (N) y de la unidad δj de escala en el eje de la periodicidad.

$$\text{Para } j = 0, 1, \dots, j \quad S_j = S_0 \cdot 2^{j\delta j} \quad (\text{ec. 9})$$

Donde

$$J = \delta j^{-1} \log_2 \left(\frac{N\delta t}{S_0} \right) \quad (\text{ec. 10})$$

Es decir que para un determinado intervalo de tiempo t_2-t_1 , se probaron todas las funciones de Morlet desde un periodo mínimo S_0 , luego $S_0+\delta j$, luego $S_0+2\delta j$, ... hasta S_j . δj es un valor único que no varía con los periodos j y que no debe ser mayor de 0,5 cuando se use la función de Morlet. Los valores más bajos de δj permitirán una mayor resolución (Torrence & Compo 1998).

En esta Tesis, para las series temporales del fitoplancton y las variables independientes abióticas (nutrientes, propiedades físicas de la laguna, climatologías local y regional), se aplicaron los siguientes valores: $N = 240$, $\delta t = 1/12$ año, $S_0 = 2\delta t$, $\delta j = 1/12$ y $J = 82$; dando un total de 83 periodos (escalas, $= J+1$, ya que empiezan en 0), que van desde los 2 meses hasta los 19 años. En el caso de la serie temporal de las bacterias se modificaron los valores $N = 180$ y $J = 77$, dando un total de 78 periodos que van desde los 2 meses hasta los 14 años. Para el zooplancton se modificaron los valores $N = 108$ y $J = 69$, estudiando un total de 70 periodos que van desde los 2 meses hasta los 9 años.

Los resultados se representan en un espectro bidimensional de ondas (Torrence & Compo 1998, Cazelles *et al.* 2008), en el que el eje de las abscisas representa el tiempo, y el eje de las ordenadas, la periodicidad (Fig. 2.9). El color de la superficie adquiere tonos calientes (rojizos) cuando, para un determinado periodo y momento, la función explica mucho la serie temporal; mientras que adquiere tonos fríos (azulados) en el caso contrario (Fig. 2.9). Como el espectro de ondas varía con la escala, la varianza explicada en periodicidades cortas puede

ser subestimada (Torrence & Compo 1998, Liu *et al.* 2007). Su normalización mediante la escala correspondiente corrige este problema y permite la comparación entre diferentes escalas, así como con otros espectros de ondas (Liu *et al.* 2007).

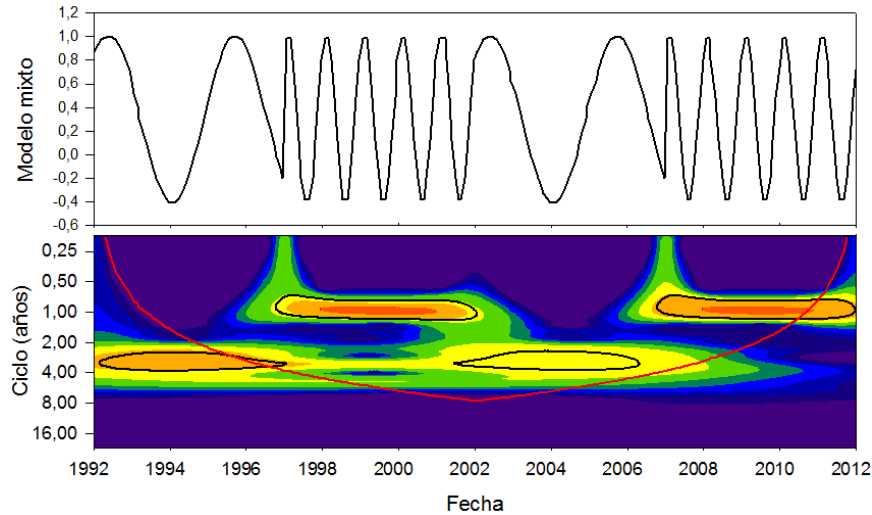


Figura 2.9. Ejemplo del espectro que resulta del análisis de ondas de una función periódica mixta compuesta por un periodo trienal y un periodo anual. Las líneas negras continuas delimitan en su interior, la ventana temporal dentro de la cual las periodicidades son significativas ($P_{val} \leq 0,05$). La línea roja continua delimita el cono de influencia, fuera del cual la significación de las periodicidades debe de considerarse con cautela.

Además, las series temporales tienen una longitud finita, por lo que se pueden producir errores al principio y al final del espectro de ondas, ya que la función, al asumir que los datos son cíclicos, excede los límites saliéndose de la serie temporal (Torrence & Compo 1998, Cazelles *et al.* 2008). Para evitarlo, ambos límites de la serie son alargados artificialmente, rellenándolos con ceros hasta alcanzar una longitud total N igual a la siguiente potencia de dos (Torrence & Compo 1998, Cazelles *et al.* 2008), puesto que los periodos siguen una escala en potencias de dos.

Sin embargo, esto mismo introduce discontinuidades al principio y al final de la serie y, a medida que utilizamos periodos mayores, la zona afectada

aumenta, pues se deben introducir más ceros en el análisis (Torrence & Compo 1998, Cazelles *et al.* 2008). Como tanto al principio como al final de la serie temporal, la zona afectada decrece con un factor e^{-2} a medida que se reduce el periodo (o escala), ésta adquiere la forma de cono (Fig. 2.9). La zona por debajo de esta línea en forma de cono se llama Cono de Influencia (acrónimo en inglés, COI: *Cone Of Influence*) y su información no es precisa (Torrence & Compo 1998, Cazelles *et al.* 2008), por lo que hay que interpretarla con precaución.

Finalmente la significación del espectro de ondas se calculó mediante aleatorizaciones de Monte Carlo, siguiendo la metodología de Torrence & Compo (1998). En aquellas series temporales que presentasen una tendencia lineal significativa, los análisis se realizaron con los residuos, tras haberla eliminado previamente. Los cálculos se realizaron utilizando las funciones de Torrence & Compo (WEB 8), desarrolladas en el entorno de MATLAB (2015), modificándose los códigos para introducir las correcciones de Liu *et al.* (2007).

2.4.1.5. Estacionalidad, fenología y sus fechas-clave.-

Uno de los mayores efectos del calentamiento climático se refleja en cambios en la estacionalidad de variables meteorológicas, limnológicas y biológicas (Linderholm 2006, Livingstone 2003, Parmesan 2006, IPCC 2007). La estacionalidad es la periodicidad anual (Legendre & Legendre 2012), si bien –en el caso de las variables bióticas– se utiliza el término de fenología cuando viene condicionada por factores ambientales (Bradley *et al.* 1999, Menzel & Fabian 1999). En ambos casos, es una repetición anual de un patrón observable que, cuando se representa frente a un eje temporal, adquiere la forma de una campana para la mayoría de variables abióticas y biológicas (Fig. 2.10). Esta campana puede caracterizarse mediante las fechas-clave que corresponden a los días julianos en los que se produce el inicio, el apogeo y el fin de la estación (Pettorelli *et al.* 2005).

En los últimos quince años se han publicado numerosos trabajos que demuestran que el calentamiento global afecta a la fenología de numerosas especies de plantas y animales (Parmesan 2006), por lo que el estudio de estas fechas clave podría desvelar los posibles efectos del cambio climático sobre la

estacionalidad de las variables abióticas (clima local, propiedades físicas de la laguna y nutrientes) y la fenología de las variables bióticas (bacterias, fitoplancton y zooplancton). Por ello, si las metodologías AEM y análisis de ondas detectan una periodicidad anual en las estudiadas, también se analizarán sus fechas-clave.

Estas fechas pueden estimarse mediante diferentes metodologías (Asch 2013). Sin embargo, en esta Tesis se ha decidido que correspondan a los puntos de inflexión de la campana representada, ya que, desde un punto de vista biológico, se asocian con la explosión primaveral, el punto álgido del crecimiento (el máximo) y la caída otoñal del ciclo anual (Pettorelli *et al.* 2005).

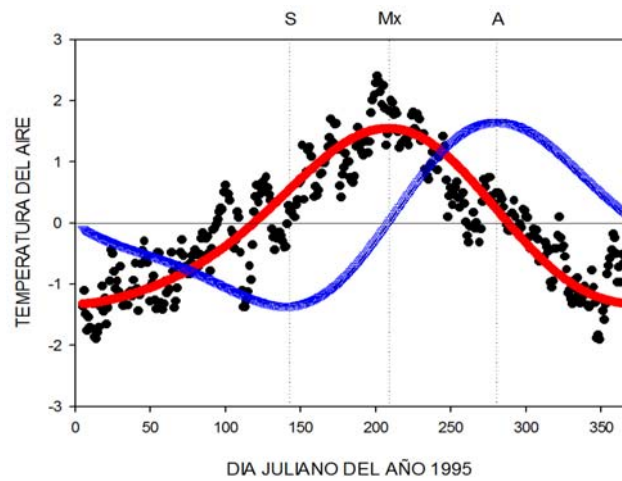


Figura 2.10. Estacionalidad de la temperatura del aire en 1995 (puntos negros), su ajuste a una función modelo campaniforme (línea roja) y su función derivada (línea azul). Las líneas negras verticales y discontinuas señalan el día juliano en el que se produce la explosión primaveral (S), el apogeo (Mx) y la caída otoñal (A) de la estacionalidad de esta variable. Estas fechas-clave se estiman mediante los puntos de inflexión de la función derivada (línea azul). Todas las variables están estandarizadas a media cero y varianza igual a uno para poder ser superpuestas en la misma gráfica.

A) Estimación del punto álgido con la tendencia central

En las series temporales con muestreo mensual, el día juliano en el que se produce el punto álgido del ciclo se estimó mediante la tendencia central, puesto que es muy adecuado para esta escala temporal de muestreo, además de ser conservador y no sobreestimar la tasa de cambio fenológico (Ji *et al.* 2010). Para ello primero se eliminaron la tendencia y las periodicidades interanuales de las series temporales. Como las dinámicas anuales de la estacionalidad de la transparencia, el espesor de la capa fótica y de la capa de mezcla se ajustan a una función campaniforme inversa, puesto que indican profundidades, además de lo anterior los datos se multiplicaron por -1. Posteriormente, para cada año se re-escalaron los datos entre 0 y 1, siendo éste el máximo observado, mediante el cociente de cada valor (Y) por el máximo valor anual ($Y_{m\acute{a}x}$), siguiendo la siguiente fórmula (Legendre & Legendre 2012):

$$Y_{tr} = \frac{Y}{Y_{m\acute{a}x}} \quad (\text{ec. 11})$$

Finalmente, se estimó la tendencia central(TC)mediante la fórmula de Edwards & Richardson (2004) con la modificación de Asch (2013) para expresar el resultado en días julianos y, en la que x_m es el valor de la variable para el mes M del año (enero = 1, ... , diciembre = 12):

$$TC = \frac{\sum_{i=1}^{12} (M \cdot x_m)}{\sum_{i=1}^{12} (x_m)} \times 30,44 \quad (\text{ec. 12})$$

Además de una periodicidad anual, unimodal y campaniforme, algunas variables pueden presentar una estacionalidad bimodal a lo largo de toda la serie temporal (por ejemplo, las precipitaciones) o sólo en determinados años (por ejemplo, la biomasa de fitoplancton). Por ello, se determinó la estacionalidad media de los 20 años del periodo de estudio (Edwards & Richardson 2004) para decidir si se estimaba la tendencia central a partir de una estacionalidad unimodal de enero a diciembre, o bimodal. En este último caso, se calcularon dos tendencias centrales para los periodos de enero a mayo y de junio a diciembre (Edwards & Richardson 2004). Los ajustes y cálculos necesarios se realizaron mediante "scripts" *ad-hoc* en MATLAB (2015).

B) Estimación de la explosión primaveral y de la caída otoñal

Se estimaron mediante el ajuste a una función modelo y el posterior análisis de su derivada (Asch 2013). La explosión primaveral corresponde a la mayor pendiente creciente del modelo campaniforme ajustado, la cual puede identificarse como el valor mínimo de su derivada (Fig. 2.9). La caída otoñal se asemeja a la mayor pendiente descendente del modelo campaniforme ajustado, la cual puede ser el valor máximo de su derivada (Fig. 2.9). Finalmente, el punto álgido sería el valor máximo del modelo campaniforme ajustado cuya derivada puede identificarse como el valor nulo entre ambas estimaciones anteriores (Fig. 2.9).

Para ello, en primer lugar se eliminan las tendencias y periodicidades interanuales de las series temporales y se re-escalan los datos entre 0 y 1 (ec. 11). Posteriormente se ajustan los datos a una función modelo campaniforme, siendo la de tipo Fourier una de las más comunes para estimar las fechas-clave de una estacionalidad (Los 1998). Luego, para cada año del periodo de estudio (1992-2011) se ajustaron los datos a una función de Fourier de dos términos, siendo ésta su ecuación:

$$F(x) = A_0 + A_1 \cos(x.w) + B_1 \sin(x.w) + A_2 \cos(2.x.w) + B_2 \sin(2.x.w) \quad (\text{ec. 13})$$

Y cuya derivada se ajusta a la siguiente fórmula:

$$F'(x) = -A_1 . w . \sin(x.w) + B_1 . w . \cos(x.w) - 2 . A_2 . w . \sin(2.x.w) + 2 . B_2 . w . \cos(2.x.w) \quad (\text{ec. 14})$$

Además, Rolinski *et al.* (2007) utilizaron una función de Weibull de seis parámetros (ec. 15) para modelizar la periodicidad anual de la dinámica del fitoplancton, por lo que también se utilizó este modelo.

$$W(x) = \left(d + \exp\left(-\left(\frac{x}{e}\right)^f\right) \right) \cdot \left(1 - a \cdot \exp\left(-\left(\frac{x}{b}\right)^c\right) \right) \quad (\text{ec. 15})$$

Para obtener su derivada, se descompuso la función $W(x)$ en la multiplicación de la función $U(x)$ y $V(x)$, las cuales se presentan a continuación junto con sus respectivas derivadas (ecuaciones 16-19):

$$U(x) = \left(d + \exp \left[- \left(\frac{x}{e} \right)^f \right] \right) \quad (\text{ec. 16})$$

$$V(x) = 1 - a \cdot \exp \left[- \left(\frac{x}{b} \right)^c \right] \quad (\text{ec. 17})$$

$$U'(x) = \frac{f}{e} \cdot \left(\frac{x}{e} \right)^{f-1} \cdot \exp \left[- \left(\frac{x}{e} \right)^f \right] \quad (\text{ec. 18})$$

$$V'(x) = -a \cdot \frac{c}{b} \cdot \left(\frac{x}{b} \right)^{c-1} \cdot \exp \left[- \left(\frac{x}{b} \right)^c \right] \quad (\text{ec. 19})$$

La derivada $W'(x)$ de la función de Weibull de seis parámetros $W(x)$ se calculó mediante la siguiente fórmula de derivación de una función que engloba la multiplicación de dos funciones $U(x)$ y $V(x)$:

$$W'(x) = U'(x) \cdot V(x) + V'(x) \cdot U(x) \quad (\text{ec. 20})$$

La bondad de ajuste a las funciones de Fourier de dos términos y Weibull de seis parámetros se estimó mediante el estadístico χ^2 y su significación se calculó mediante la metodología de Monte Carlo (Gotelli & Ellison 2004) con 10.000 permutaciones, descrita mediante las propiedades físicas de la laguna (Apartado 2.3.1.2).

Cuando ambos ajustes resultaron significativos, para escoger el mejor modelose aplicó el índice relativo del Criterio de Akaike (AIC_w), que evalúa su complejidad y la bondad de su ajuste (Burnham & Anderson 2002, McGill 2003, Johnson & Omland 2004). El AIC_w puede interpretarse como la probabilidad de que un modelo sea el mejor, entre todos los candidatos considerados para el conjunto de datos observados (Johnson & Omland 2004), acercándose a 1 cuando mejor sea. Se calcula a partir del sumatorio de los residuos al cuadrado (RSS), el número de datos (n), el número p de parámetros estimados en el ajustey, el menor valor del índice de Akaike (AIC_{\min}) entre todos los modelos significativos (ecuaciones 21-23; Burnham & Anderson 2002, Johnson & Omland 2004).

$$AIC_i = n \cdot \log\left(\frac{RSS}{n}\right) + 2 \cdot p \quad (\text{ec.21})$$

$$\Delta_i = AIC_i - AIC_{min} \quad (\text{ec. 22})$$

$$AICw_i = \frac{\exp\left(-\frac{1}{2} \cdot \Delta_i\right)}{\sum_{j=i}^R \left[\exp\left(-\frac{1}{2} \cdot \Delta_j\right)\right]} \quad (\text{ec. 23})$$

Posteriormente, se estimaron los puntos de inflexión del modelo seleccionado mediante el análisis de su derivada.

El ajuste a funciones de Fourier y doble logística requiere un mínimo número de datos para cada periodo anual que en todo caso tiene que ser superior a los 12 valores obtenidos durante los muestreos mensuales. Por ello, esta metodología se utilizó con las variables de climatología local, para las cuales se disponían de datos diarios ($n = 365$) durante los 20 años del periodo de estudio para realizar los ajustes a los modelos. De las variables, se descartó la velocidad del viento y las precipitaciones por no tener una estacionalidad anual, unimodal y campaniforme. Es decir, que únicamente se aplicó esta metodología a la temperatura del aire, la cual es el indicador atmosférico principal del cambio climático en España (de Castro *et al.* 2005) y a la radiación. Más aún, ambas variables influyen en la limnología de los sistemas lacustres, que –a su vez– afecta directamente a la fisiología del fitoplancton (la tasa de crecimiento).

Los ajustes y cálculos necesarios se efectuaron mediante “scripts” *ad-hoc* con MATLAB (2015), excepto para la estimación de los parámetros de la función de Weibull de seis términos, con la cual se utilizó la función “fitweibull6” del paquete “carditates” (Rolinski *et al.* 2007), incluido en el programa estadístico R 2.15.3 (R Core Team 2015).

Cabe destacar que en algunos años excepcionales, la explosión primaveral puede tener falsos arranques durante los meses de enero y febrero, debido a periodos cortos de altas temperaturas (en 1997) y altas radiaciones (1992-1996 y 2008). En estos casos, no se consideraron los primeros mínimos detectados, puesto que no corresponden a fechas-clave de la explosión

primaveral de los procesos biológicos. La estimación de la explosión primaveral se realizó mediante la observación de las derivadas.

2.4.1.6. Fases lenta y rápida del crecimiento del fitoplancton.-

Los análisis preliminares de la dinámica de la biomasa del fitoplancton en la laguna de Las Madres desvelaron que pueden diferenciarse dos periodos de crecimiento. El primero, al que llamaremos “fase lenta”, ocurre entre los meses de noviembre y febrero, durante los cuales la biomasa de fitoplancton es muy baja pero no nula, seguramente debido a las bajas temperaturas de la columna del agua y la radiación poco intensa típicas del invierno. El segundo periodo, que denominaremos “fase rápida”, sucede entre los meses de marzo a octubre (ambos incluidos), durante los cuales la biomasa del fitoplancton crece exponencialmente hasta alcanzar uno o varios máximos para disminuir posteriormente.

2.4.2. Factores condicionantes de la dinámica del fitoplancton

2.4.2.1. Identificación y cuantificación de los factores condicionantes.-

La dinámica del fitoplancton responde a múltiples factores que pueden interactuar entre sí a múltiples escalas temporales (Reynolds 2006), por lo que – una vez estudiadas la tendencia, periodicidad y estacionalidad de las series temporales– se identificaron sus factores condicionantes para cada una de ellas, siguiendo un diseño que presenta una relación jerárquica y causal (Fig. 2.6). Concretamente, se identificaron los factores de climatología regional que pudiesen controlar la climatología local, los factores de climatología regional y local que pudiesen condicionar las series temporales de las propiedades físicas, los factores de climatología regional, local y propiedades físicas que pudiesen condicionar a la dinámica de los nutrientes en la laguna. Por último, se seleccionaron los factores condicionantes de la biomasa del fitoplancton entre las variables de climatología regional y local, las propiedades físicas de la columna de agua, los nutrientes y las series temporales bióticas de bacterias y zooplancton.

En todos los análisis, se aplicó la misma metodología consistente en:

1) Estandarizar los datos de la serie temporal considerada como respuesta (Y), sus potenciales variables predictoras (X) y los vectores AEM que resumen su autocorrelación temporal. Para ello, se resta a cada valor el promedio de su serie temporal y se divide la diferencia por la desviación estándar de la serie.

2) Como los vectores AEM captan los desfases temporales (Blanchet, comunicación personal), en el caso de las variables respuesta de climatología local y propiedades físicas de la laguna, para cada una de sus variables predictoras se escogió entre su desfase 0 y desfase de 1 mes mediante la selección por pasos adelante con doble criterio de paro. En la Península Ibérica, el efecto de las teleconexiones se capta correctamente entre el desfase 0 y 1 (Vegas-Vilarrubia *et al.* 2012, de Castro *et al.* 2005). En el caso de las variables bióticas y los nutrientes, no se aplicaron desfases a las variables predictoras porque su dinámica es muy rápida comparada con la escala temporal a la que actúan la climatología regional, local y propiedades físicas de la laguna. Más aún, en el caso del fitoplancton el mayor desfase estima entorno al mes (Adrian *et al.* 2012).

3) Dentro de cada factor condicionante, se identifican las variables predictoras mediante la selección por pasos adelante con doble criterio de paro (Blanchet *et al.* 2008b). Se realiza separando por factores para posteriormente poder cuantificar la relevancia individual de cada uno de ellos. Además, se indica la varianza explicada ajustada por cada una de las variables, así como también el signo de su correlación.

4) Para cada variable predictora seleccionada, se calcula la varianza explicada ajustada, una vez se ha eliminado el efecto de la autocorrelación temporal, mediante un análisis de redundancias al que se le hace una partición de varianza (Peres-Neto *et al.* 2006, Legendre & Legendre 2012, Legendre & Gauthier 2014). Estos cálculos son descritos en el Apartado 4.3.1. Este modelo de regresión lineal incluye la variable-respuesta (Y_{std}), la variable condicionada seleccionada (X_{std}), y una matriz

covariable con los vectores de autocorrelación (AEM_{std}). Además, se indica el signo de la correlación parcial entre la variable- respuesta y la predictora seleccionada, controlando el efecto del AEM, todo ello mediante la función *partialcorr* del paquete estadístico de MATLAB (2015).

5) Para cada factor condicionante, se crea una matriz que junte todas las variables predictoras seleccionadas que lo representen (Apartado 2. 4). Se cuantifica el poder explicativo individual de cada uno de ellos ($R_P^2_{adj}$), la varianza explicada por la interacción entre estos factores condicionantes abióticos ($R_A^2_{adj}$), así como también la varianza explicada por la interacción entre los factores abióticos y la autocorrelación temporal ($R_I^2_{adj}$). Estos cálculos, descritos en el Apartado 4.3.2, se realizan mediante un análisis de redundancias y partición de varianza de un modelo que incluye la variable respuesta (Y_{std}), los factores condicionantes, cada uno en forma de matriz con las variables predictoras seleccionadas que los representan y la matriz covariable de autocorrelación temporal que incluye los vectores AEM.

6) Finalmente, mediante un análisis de codependencias (Guénard *et al.* 2010), se cuantificó la importancia de cada una de las variables predictoras seleccionadas en las periodicidades de la variable respuesta (Y_{std}).

2.4.2.2. Varianzas explicadas (ajustada y pura) de las variables predictoras.-

Cuando se analiza la relación entre dos series temporales, los resultados de los análisis pueden ser erróneos por el efecto de la autocorrelación temporal (Legendre & Legendre 2012). Clásicamente, esto se ha resuelto eliminando la tendencia y las periodicidades de cada una de las dos series de forma iterativa y, posteriormente, estimando la correlación o una regresión lineal entre los residuos de ambas variables (Chatfield 1984, Legendre & Legendre 2012). Sin embargo, esta metodología ha sido muy criticada (García-Berthou 2001, Darlington &

Smulders 2001, Freckleton 2002), según se ha explicado en la descomposición de series temporales de este capítulo (Apartado 2.4.2.2).

Lo recomendando por la bibliografía en materia estadística es realizar una regresión de ambas variables estandarizadas, incluyendo también como covariables en el modelo la tendencia y las periodicidades (Freckleton 2002, Legendre & Legendre 2012, Legendre & Gauthier 2014). Por ello, en esta Tesis se ha optado por determinar la tendencia y la periodicidad de las series temporales mediante la metodología del AEM, puesto que resume la autocorrelación mediante unos vectores ortogonales que posteriormente pueden utilizarse en análisis RDA (Blanchet *et al.* 2008a, Blanchet *et al.* 2011).

La partición de varianza consiste en identificar a todos los factores que componen la varianza del modelo y cuantificar el porcentaje de varianza que explican mediante la resolución de un sistema de ecuaciones.

En un modelo compuesto por una variable respuesta y dos factores condicionantes (F1 y F2), de los cuales uno es la autocorrelación temporal (AEM), el total de la varianza se descompone en el componente A que corresponde al porcentaje explicado únicamente por el factor F1, el componente B que es el porcentaje explicado únicamente por el factor F2 (AEM), el componente AB que representa el porcentaje explicado por la interacción de ambos factores F1 y F2; y, finalmente, el porcentaje U de varianza residual (Fig. 2.11.1).

El sistema de ecuaciones se construye con todas las combinaciones posibles de regresiones que se pueden formar a partir los factores F1 y F2. La información se resume por un lado mediante una matriz cuadrada (Fig. 2.11.2), en la que cada línea representa una de las posibles regresiones que se pueden formar y en la que cada columna es cada uno de los componentes de la varianza del modelo completo con los dos factores F1 y F2. Esta matriz se rellena con unos cuando el componente participa en la varianza explicada de la regresión considerada en cada línea y con ceros cuando no lo hace. Por otro lado, se representa con un vector en columna donde cada línea contiene la varianza explicada ajustada (V_{adj}) de cada una de las posibles regresiones (Fig. 2.11.2). Esta se calcula siguiendo las siguientes fórmulas (ecuaciones 24-29), donde tr indica traza de una matriz, qr indica la descomposición QR de una matriz, M_F es la matriz

compuesta por los factores que predicen esa regresión los cuales suman un total de n_{var} variables y n_{data} es el número total de datos.

$$V_{adj} = 1 - \frac{R_{MS}}{T_{MS}} \quad (\text{ec. 24})$$

$$T_{MS} = \frac{\text{tr}[Y' \cdot Y]}{n_{data} - 1} \quad (\text{ec. 25})$$

$$R_{MS} = \frac{\text{tr}[(Y - Y_{hat})' \cdot (Y - Y_{hat})]}{n_{data} - n_{var} - 1} \quad (\text{ec. 26})$$

$$Y_{hat} = M_F \cdot b_{pdte} \quad (\text{ec. 27})$$

$$b_{pdte} = Y \cdot \frac{R}{Q'} \quad (\text{ec. 28})$$

$$[Q, R] = \text{qr}(M_F) \quad (\text{ec. 29})$$

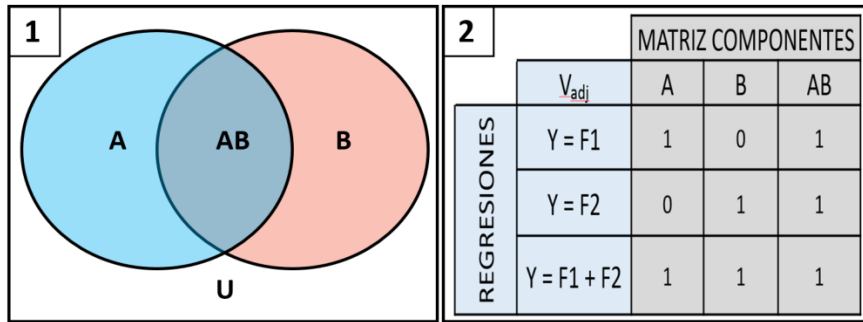


Figura 2.11. 1) Diagrama de Venn que muestra la partición de varianza en un modelo de regresión con dos factores F1 (azul) y F2 (rosa) (panel izquierdo), en el que las letras indican los componentes de las varianzas, de las cuales U indica la varianza residual no explicada por el modelo. 2) Vector de varianzas explicadas de las regresiones y la matriz de componentes que le acompaña para resolver el sistema de ecuaciones de la partición de varianzas.

Al resolver este sistema de ecuaciones, se obtiene la varianza explicada ajustada de cada uno de los componentes de la varianza del modelo y, con ello, la explicada individualmente por cada uno de los factores ($R_p^2_{adj}$).

Su significación se comprobó mediante el estadístico F_{comp} , que se calcula mediante una fórmula generalizada según las siguientes ecuaciones (ecuaciones 30-32) en las que se considera la suma de los cuadrados (SS) del ajuste del modelo con todos los factores ($\hat{Y}_{[ALL]}$) y la suma de los cuadrados del ajuste de todos los factores excepto el factor estudiado ($\hat{Y}_{[ALL-Fc]}$). También incluyen la suma de los cuadrados de la variable-respuesta (Y), el número de variables en el factor estudiado (N_{Fc}), el número de variables de todos los factores (N_{FALL}) y el número de datos en la variable-respuesta (N). Para más detalle sobre las siguientes ecuaciones, se recomienda consultar Legendre & Legendre (2012).

$$F_{comp} = \left[\frac{COMP}{N_{Fc}} \right] / \left[\frac{U}{N - N_{FALL} - 1} \right] \quad (\text{ec. 30})$$

$$COMP = \frac{SS(\hat{Y}_{[ALL]}) - SS(\hat{Y}_{[ALL-Fc]})}{SS(Y)} \quad (\text{ec. 31})$$

$$U = 1 - \frac{SS(\hat{Y}_{[ALL]})}{SS(Y)} \quad (\text{ec. 32})$$

El nivel de significación se cuantificó comparando el estadístico F_{comp} con el obtenido mediante 10.000 permutaciones del modelo reducido, siguiendo la metodología de Monte Carlo (Anderson & Legendre 1999, Legendre & Legendre 2012). En este modelo, la variable respuesta simulada (Y_{PERM}) se obtiene de la suma de los valores del ajuste a todos los factores, excepto el factor estudiado ($\hat{Y}_{[ALL-Fc]}$), con los residuos de esta regresión permutados ($YRES_{[ALL-Fc]}$). Por el contrario, la varianza explicada por la interacción entre factores ($R_i^2_{adj}$ y $R_A^2_{adj}$) no puede ser contrastada (Legendre & Legendre 2012).

Los cálculos de $R_p^2_{adj}$ para cada uno de los factores condicionantes, $R_i^2_{adj}$, $R_A^2_{adj}$ y los “tests” estadísticos se efectuaron mediante las funciones de Peres-Neto *et al.* (2006) en el entorno de MATLAB (2015).

2.4.2.3. Partición de la varianza de los factores condicionantes.-

Cuando la variable-respuesta tuvo un único factor condicionante junto con la autocorrelación temporal, se aplicó la metodología descrita en el apartado

anterior. Cuando intervinieron más factores condicionantes, se generalizó la partición de varianza (Fig. 2.11) y su significación a partir de las fórmulas de Legendre & Legendre (2012). En un modelo compuesto por una variable respuesta, tres factores condicionantes de los cuales uno es la autocorrelación temporal, tendremos tres componentes individuales, 3 componentes de interacción doble, un componente de interacción triple y la varianza residual (Fig. 2.12.1).

Por ello, en un modelo compuesto por una variable respuesta y p factores condicionantes (siendo uno de ellos la autocorrelación temporal), el número de componentes (N_{cp}) que se pueden identificar sigue la siguiente fórmula de probabilidades de combinatoria, donde r indica el número de factores condicionantes en cada tipo de componente (por ejemplo, simple, doble, triple, etc ...):

$$N_{cp} = \sum_{r=1}^{p-1} \left[\frac{p!}{(p-r)!} \cdot \frac{1}{r!} \right] + 1 \quad (\text{ec. 33})$$

Al igual que en el apartado anterior, se construyó y se resolvió un sistema de ecuaciones con todas las combinaciones posibles de regresiones que se pueden formar a partir p factores y N_{cp} incluidos en el modelo (Fig.2.12.2-4). La información se resumió mediante la matriz de componentes de la varianza y el vector de varianzas explicadas. Al resolver este sistema de ecuaciones, se obtiene la varianza explicada ajustada de cada uno de los componentes de la varianza del modelo y, con ello, la explicada individualmente por cada uno de los factores ($R_p^2_{adj}$).

Su significación se contrastó mediante el estadístico F_{comp} y siguiendo la metodología descrita en el apartado anterior. Los cálculos se hicieron con “scripts” *ad hoc*, modificados a partir del original para dos factores (Peres-Neto *et al.* 2006) con el lenguaje de programación de MATLAB (2015). Su validez se comprobó mediante comparación de resultados con la función “varpart” del paquete estadístico “VEGAN” incluido en el programa estadístico R 2.15.3 (R Core Team 2015).

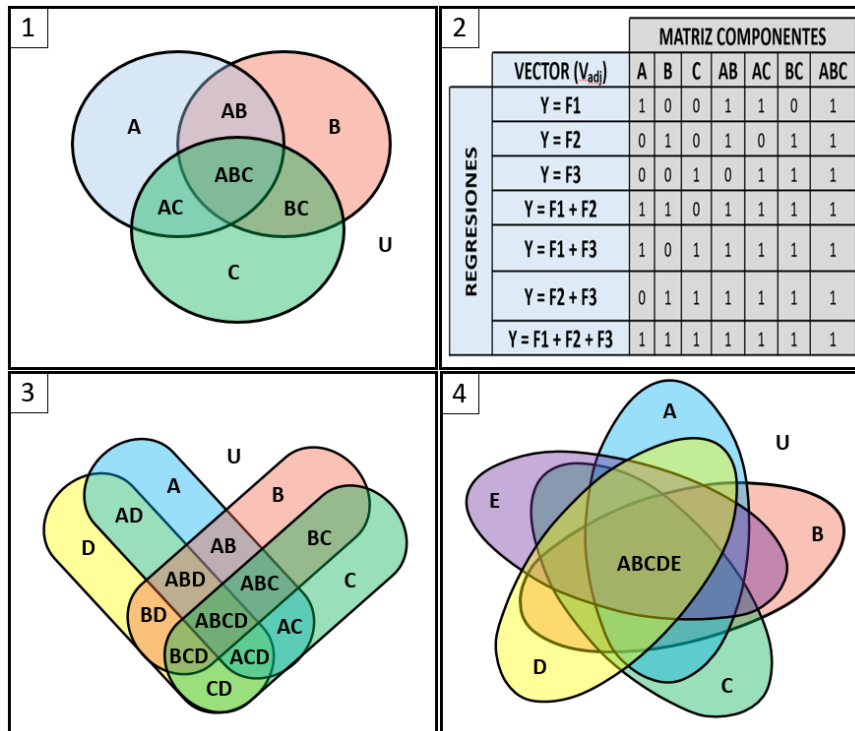


Figura 2.12. 1) Diagrama de Venn que muestra la partición de varianza en un modelo de regresión con tres factores (F1 en azul, F2 en rosa y F3 en verde; panel superior izquierdo) en el que las letras indican los componentes de las varianzas, de las cuales U señala la varianza residual no explicada por el modelo. 2) Vector de varianzas explicadas de las regresiones y matriz de componentes que le acompaña para resolver el sistema de ecuaciones de la partición de varianzas. 3) Diagrama de Venn en un modelo con un factor más (F4 en amarillo). 4) Diagrama de Venn en un modelo con otro factor más (F5 en violeta).

2.4.2.4. Análisis de codependencias.-

Con objeto de identificar las variables predictoras que condicionan las diferentes periodicidades de cada serie temporal analizada, se aplicó la metodología de codependencias descrita en Guénard *et al.* (2010). Esta metodología permite

identificar, para cada una de las periodicidades de una variable-respuesta, qué variables predictoras son las que más importancia tienen.

La metodología de codependencias se aplica para cada combinación de variable respuesta (Y) y variable predictora seleccionada (X), siguiendo estas pautas:

- 1) Centrar ambas variables y, cuando resulten significativas, eliminar sus respectivas tendencias.
- 2) Para cada periodicidad (W_i) seleccionada del AEM, se calcula el coeficiente absoluto de codependencia ($_{abs}C_{y,x;w}$), siguiendo las fórmulas de Guénard *et al.* (2010):

$$_{abs}C_{y,x;w} = \left| \frac{W_i' \cdot Y}{\sqrt{(Y' \cdot Y)}} \cdot \frac{W_i' \cdot X}{\sqrt{(X' \cdot X)}} \right| \quad (\text{ec. 34})$$

- 3) Ordenar los coeficientes absolutos de forma descendente.
- 4) Comprobar la significación de estos coeficientes, para lo cual se selecciona la periodicidad (W_i) con mayor coeficiente $_{abs}C_{y,x;w}$ y se calcula su estadístico $_{abs}T_v$, donde n es el número de observaciones en la variable respuesta, W_i es igual a W_s , y q es igual a cero.

$$_{abs}T_v = \left| (n - q - 1) \cdot \frac{W_i' \cdot Y}{\sqrt{[Y - W_s \cdot W_s' \cdot Y] \cdot [Y - W_s \cdot W_s' \cdot Y]}} \cdot \frac{W_i' \cdot X}{\sqrt{[X - W_s \cdot W_s' \cdot X] \cdot [X - W_s \cdot W_s' \cdot X]}} \right| \quad (\text{ec. 35})$$

Su significación (Pval) se cuantificó mediante la posición del estadístico T_{vabs} en un histograma construido con 10.000 estadísticos T_{vsim} simulados, los cuales se obtuvieron aplicando la misma fórmula, pero

utilizando variables-respuesta y predictoras permutadas (Guénard *et al.* 2010). Posteriormente, se corrigió este valor de probabilidad mediante la fórmula de Sidák (Sidák 1967, Wright 1992), en la que m es el número total de periodicidades consideradas y q es 0:

$$P_{fam} = 1 - (1 - Pval)^{m-q} \quad (\text{ec. 36})$$

- 5) Si este primer coeficiente es significativo ($\alpha = 0,05$), se repite de forma iterativa el paso 4, escogiendo cada vez el mayor $absC_{y,x;w}$ y su periodicidad asociada (W_i), la cual se incorpora concatenándose a la matriz Ws ; q es igual al número de variables incluidas en Ws . Se detiene la iteración cuando P_{fam} ya no sea significativo.

El cálculo del coeficiente de codependencias y su significación se hizo mediante “scripts” *ad hoc* con MATLAB (2015), y su validez se contrastó mediante comparación de resultados con las funciones del paquete estadístico “CODEP” (Guénard *et al.* 2014), incluido en el programa estadístico R 2.15.3 (R Core Team 2015).

2.4.2.5 “Tests” individuales.-

Además de las metodologías estadísticas arriba citadas, también se comprobaron hipótesis determinadas que requirieron la realización de “tests” específicos. Concretamente, la significación de los ajustes a una función lineal por mínimos cuadrados se realizó con la metodología de Montecarlo (Gotelli & Ellison 2004), permutando 1000 veces la variable-respuesta y estimando cada vez la varianza explicada simulada.

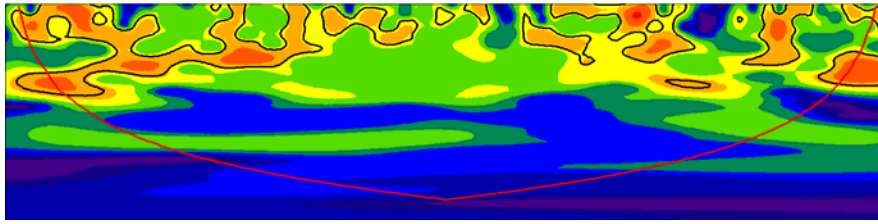
Cuando se quiso estimar la regresión entre una variable-respuesta y su predictora, sin tener en cuenta el efecto de la tendencia, ello se llevó a cabo mediante partición de varianza incluyendo el primer vector AEM como covariable (para más detalles, véase el Apartado 4.3.1).

La diferencia entre dos pendientes de regresión lineal P_1 y P_2 frente al tiempo (en años), siendo la segunda mayor que la primera, se comprobó mediante

el estadístico DIF (P_2-P_1), tras haber estandarizado ambas variables-respuesta. La significación se obtuvo aplicando la simulación de Montecarlo (Gotelli & Ellison 2004) mediante comparación del estadístico observado con la distribución obtenida de 999 estadísticos simulados. Estos se obtuvieron mediante permutaciones línea por línea por pares de datos entre variables- respuesta, a fin de mantener el efecto de la autocorrelación temporal (Anderson & Ter Braak 2003).

La comparación de diferencias significativas entre dos grupos de datos se efectuó mediante el estadístico DIF_{abs} que mide la diferencia absoluta de los promedios de cada grupo. Su significación se obtuvo mediante la metodología de Montecarlo (Gotelli & Ellison 2004), descrita anteriormente, con 999 permutaciones. Cuando los grupos estaban relacionados temporalmente, las permutaciones se hicieron por pares de datos en cada línea, con vistas a mantener el efecto de la autocorrelación temporal (Anderson & Ter Braak 2003).

Las diferencias significativas entre 3 o más grupos de datos se comprobaron mediante un ANOVA de una vía, si bien la significación de su estadístico (F_{obs}) se estimó mediante 999 permutaciones con Montecarlo (Gotelli & Ellison 2004). Al igual que en los casos anteriores, cuando los datos de los grupos estuvieron relacionados temporalmente, las permutaciones se hicieron línea por línea (Anderson & Ter Braak 2003).



Capítulo 3

Análisis de las series temporales de las variables climáticas regionales y locales

En este Capítulo, se analizan las series temporales de las variables descriptoras del clima a escala regional y local, concretamente aquellas que, según nuestras hipótesis, pudieran tener relación con la dinámica planctónica: el Índice de la oscilación en el Atlántico Norte, el Índice de la oscilación en el Ártico, el índice de la oscilación en el Atlántico Oriental, el Índice de la oscilación de la corriente meridional de El Niño y el Índice de oscilación de la corriente del Golfo. Del área de la laguna, se estudian la velocidad del viento, la temperatura del aire, la radiación global y la precipitación mensual.

Se analizan también los componentes dominantes de su dinámica temporal: la tendencia y sus fluctuaciones. Además, para las variables de clima local, se determina el día juliano en el que se produce su tendencia central, la explosión primaveral y la caída otoñal.

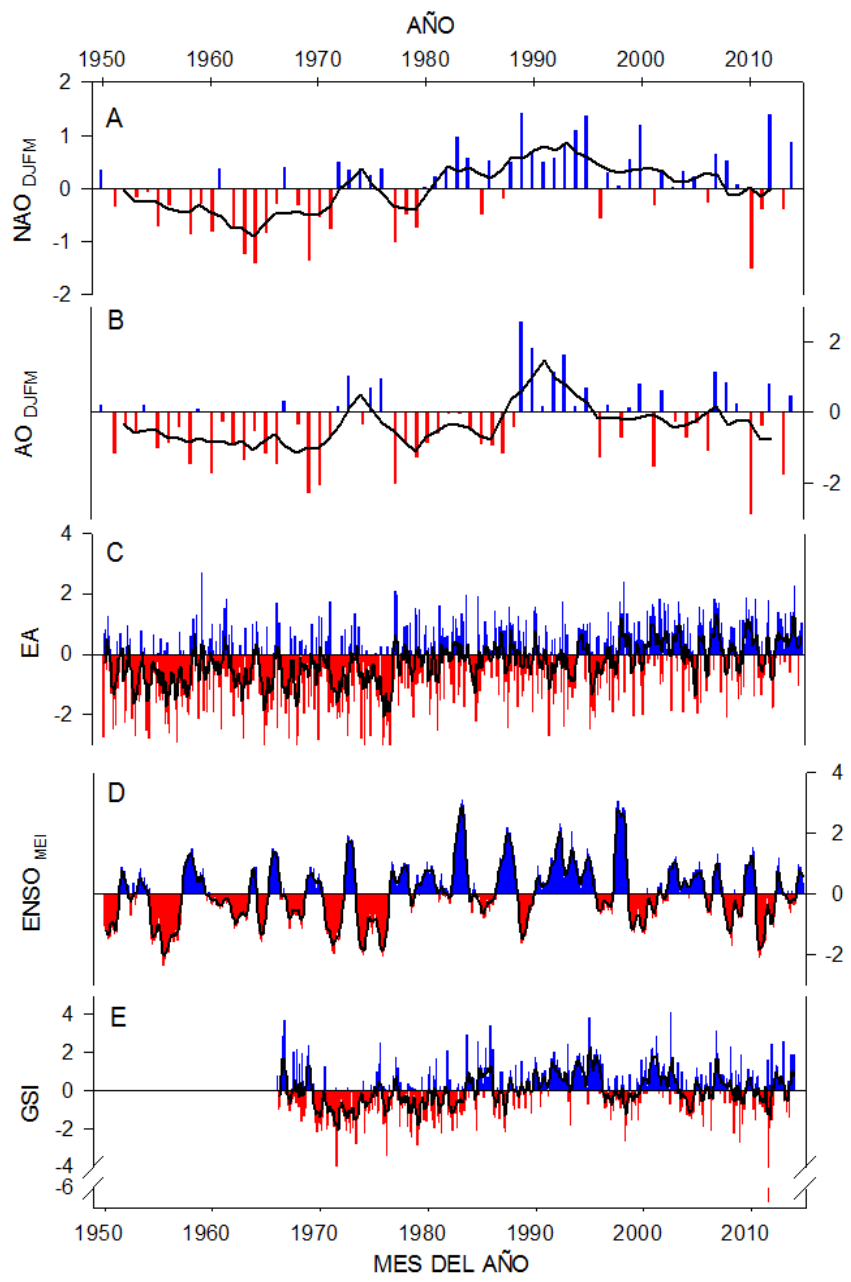
Finalmente, se identifican las variables climáticas regionales que pudieran ser condicionantes de la climatología local.

3.1. DINÁMICA DE LAS VARIABLES DEL CLIMA REGIONAL

En la serie a largo plazo (1950-2014) de los patrones globales de circulación atmosférica y oceánica (Fig. 3.1), se puede observar un cambio en su dinámica coincidente con el periodo estudiado en esta tesis sobre fitoplancton (1992-2011).

Desde 1979, la Oscilación del Atlántico Norte (NAO) presenta una tendencia creciente y entra en fase positiva alcanzando los valores más altos de 1989 a 1995 (Fig. 3.1). Es a partir de este último año cuando se observa un cambio, decreciendo su valor hasta el final de la serie temporal y llegando incluso a ser negativo en 2010. Similar resulta la dinámica de la Oscilación del Ártico (AO) en ese periodo concreto desde 1979 hasta el final de la serie (Fig. 3.1). De modo que ambos índices se encuentran decreciendo durante el periodo estudiado del fitoplancton en la laguna. Por el contrario, la oscilación del Atlántico Oriental (EA) presenta una fase positiva en la etapa de 1990 a 2014. En cuanto al índice de oscilación de la corriente meridional de El Niño (ENSO) y el Índice de oscilación de la corriente del Golfo (GSI), se observa en ellos una alternancia de fases positivas y negativas (Fig. 3.1). Estos hechos motivan la necesidad del estudio de la series de estas variables durante el periodo de 1992 a 2011.

Figura 3.1. Series temporales normalizadas de los índices NAO (A) y AO (B) invernales (de diciembre a marzo, ambos inclusive) y, EA (C) y ENSO mensuales (D) entre los años 1950 y 2014 (ambos inclusive). Serie temporal normalizada del GSI mensual (E) entre los años 1966 y 2014 (ambos inclusive). La normalización se realizó dividiendo cada valor por el promedio de las desviaciones estándar anuales. La línea negra representa el promedio de los cinco años en A y B, así como el promedio de los cinco meses en C, D y E.



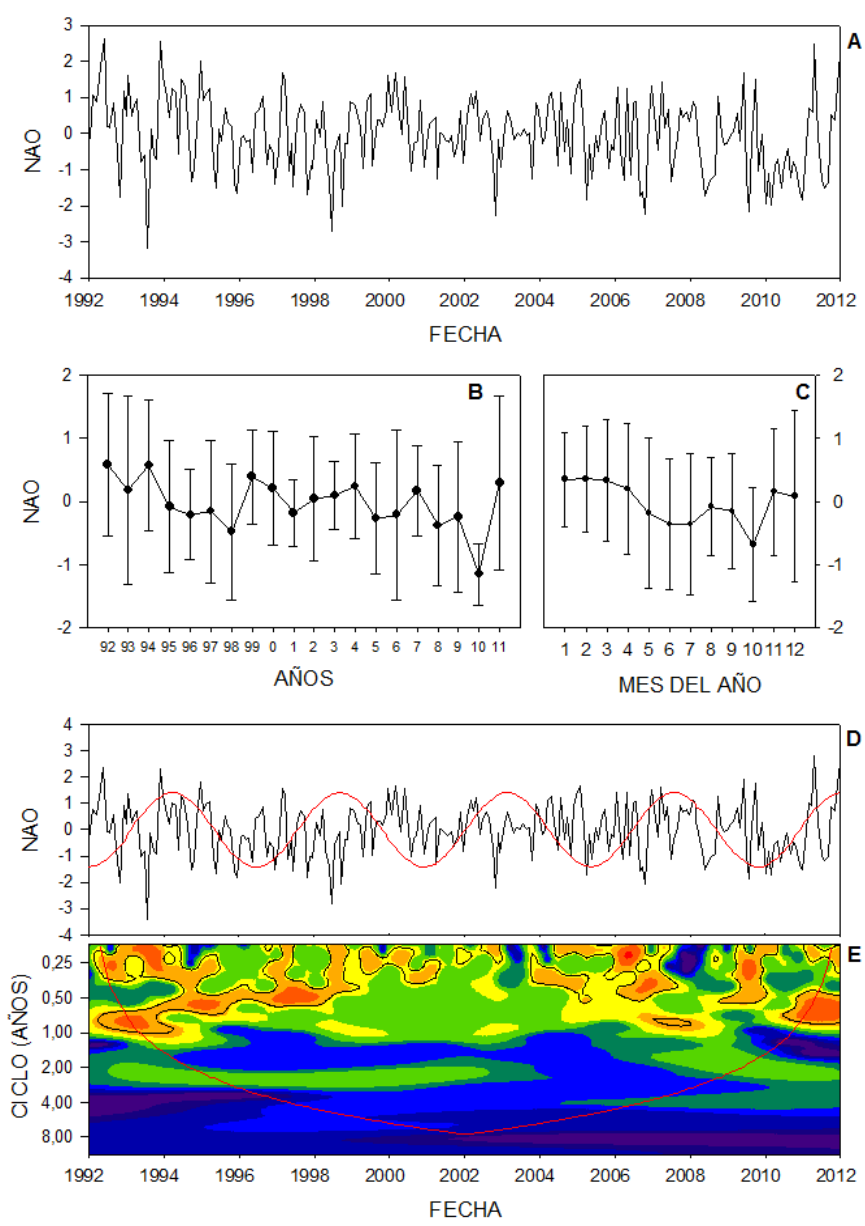
3.1.1. Índice de la oscilación del Atlántico Norte (NAO)

A lo largo del periodo de estudio (1992-2011) presenta un promedio y una desviación estándar de $-0,03 \pm 1,03$, alcanzando un valor máximo de 2,63 durante el mes de mayo de 1992 y uno mínimo de -3,18 en julio de 1993 (Fig. 3.2A). En cuanto a sus promedios anuales, es mayor ($0,58 \pm 1,0$) en 1992 y menor en 2010 ($-1,15 \pm 0,49$). No se aprecia ninguna tendencia ni tampoco periodicidad alguna en esta Oscilación (Fig. 3.2B). Tampoco aparece un patrón estacional en los promedios mensuales (Fig. 3.2C), aunque en los meses de invierno (enero, febrero marzo) los valores son más elevados que en los meses de verano y principios de otoño (junio, julio y octubre). El análisis AEM corrobora la falta de tendencia y detecta un patrón de fluctuación regular de dos años de periodo que explica el 5% de la varianza de la serie (Fig. 3.2D y Tabla 3.1.1).

El análisis de ondas, tras eliminar la tendencia, muestra un espectro con multitud de manchas coloreadas que se corresponden con periodicidades cuya duración varía entre 1 mes y 1 año a lo largo de toda la serie temporal (Fig. 3.2E). Se aprecia una periodicidad anual-semestral (colores cálidos) entre los años 1992 y 1999 (ambos inclusive), que después se interrumpe y aparece de forma intermitente durante los años 2004, 2007 y 2009 (Fig. 3.2E). Igualmente entre 1992 y 2002, se observa una periodicidad bianual, ya detectada por el AEM, si bien no resulta estadísticamente significativa.

Finalmente, el coeficiente de variación anual no se ajustó a ninguna tendencia lineal ($R^2_{adj} = 0,01$; Pval = 0,687).

Figura 3.2. A. Dinámica mensual del índice de la oscilación del Atlántico Norte (NAO). B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas (Pval < 0,05) están bordeadas en negro.



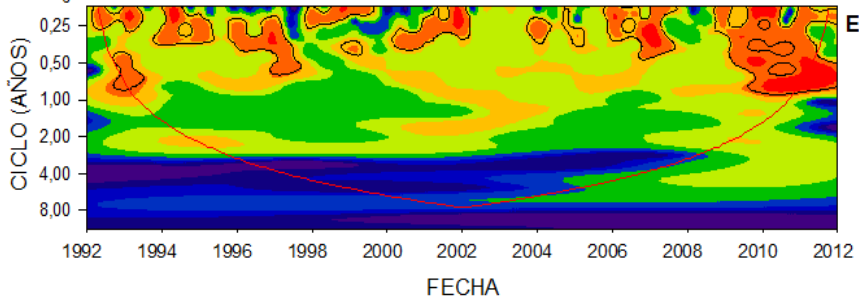
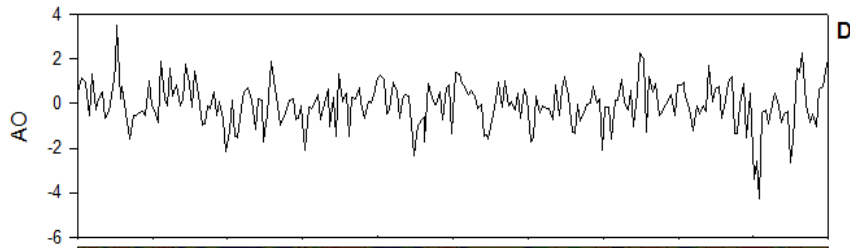
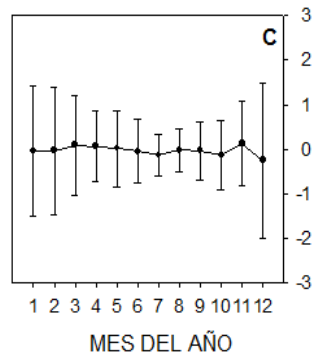
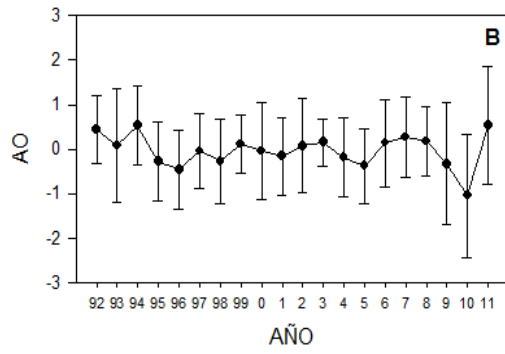
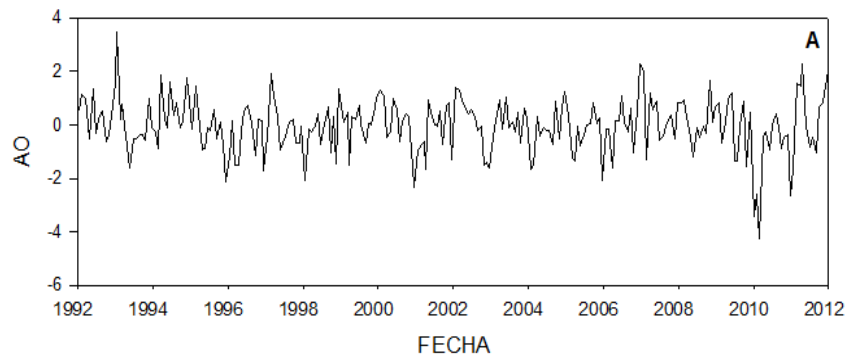
3.1.2. Índice de la oscilación del Ártico (AO)

Durante periodo de estudio (1992-2011), el AO muestra un promedio y una desviación estándar de $-0,04 \pm 1,01$, logrando un valor máximo de 3,50 durante el mes de enero de 1993 y uno mínimo de -4,27 en febrero de 2010 (Fig. 3.3A). No se observa ninguna tendencia ni periodicidad en los valores de las medias anuales (Fig. 3.3B), destacando que entre 2007 y 2010 hay una disminución notable de 1,3 unidades del índice; de hecho, en 2010 se alcanza el mínimo ($-1,04 \pm 1,39$), aumentando inmediatamente después. En cuanto a la distribución del promedio mensual de los valores del índice AO, no se aprecia ningún patrón, aunque cabe destacar que los meses de invierno (diciembre a marzo) presentaron valores mayores de desviación estándar que los de verano (junio a septiembre; Fig. 3.3C).

El análisis AEM corroboró la ausencia de tendencia y periodicidad (Fig. 3.3D y Tabla 3.1.1). Sin embargo, el análisis de ondas sí detectó manchas significativas en su espectro bidimensional, las cuales se corresponden con ciclos de duración inferior o igual a seis meses a lo largo de todo el periodo de estudio (Fig. 3.3E). También se constatan periodicidades significativas de 0 meses a 1 año de duración entre los años 2009 y 2011.

El coeficiente de variación anual no se ajustó a ninguna tendencia lineal ($R^2_{\text{adj}} = 0,06$; $P_{\text{val}} = 0,310$).

Figura 3.3. A. Dinámica mensual del Índice de la oscilación del Ártico (AO). B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{\text{val}} < 0,05$) están bordeadas en negro.



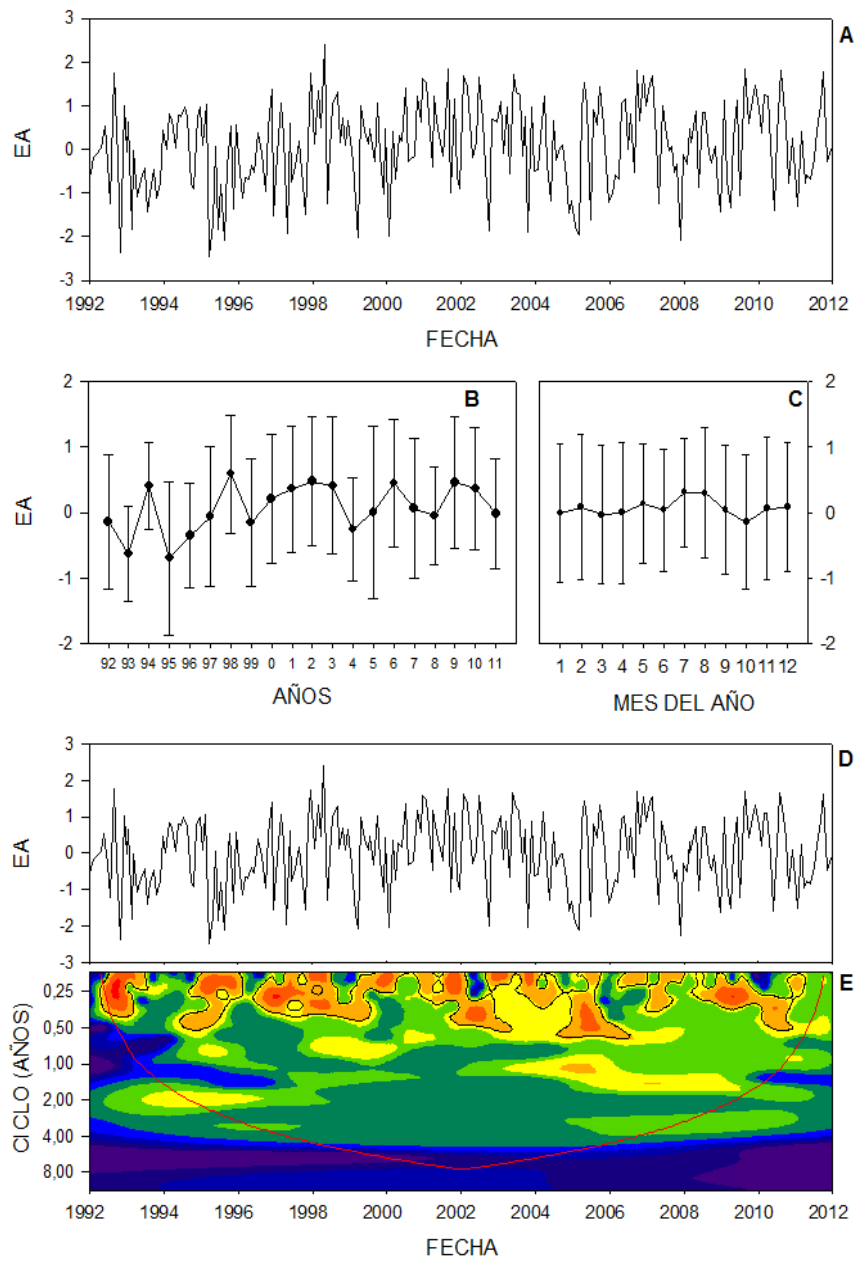
3.1.3. Índice de la oscilación del Atlántico Oriental (EA)

El valor promedio (y su desviación estándar) de esta Oscilación desde 1992 a 2011 asciende a $0,07 \pm 0,99$. Dicho promedio alcanza un valor máximo de 2,39 en abril de 1998 y uno mínimo de -2,46 durante marzo de 1995 (Fig. 3.4A). No se observa ninguna tendencia ni aparente periodicidad en los valores de los promedios anuales, destacando que el año 2010 mostró el mayor promedio y el menor sucedió en 1995 (Fig. 3.4B). Tampoco se detecta estacionalidad al observar sus valores de promedio mensual (Fig. 3.4C).

El análisis AEM apoyó la falta de tendencia y periodicidad ya detectada (Fig. 3.4D y Tabla 3.1.1). Sin embargo, en el espectro del análisis de ondas se destacan ciclos con una duración inferior o igual a seis meses durante toda la serie (Fig. 3.4E) y algunas otras, aunque no significativas, de uno a dos años de duración en los periodos 1933-1996 y 2003-2009.

El coeficiente de variación anual no se ajustó a tendencia lineal alguna ($R^2_{\text{adj}} = 0,07$; $P_{\text{val}} = 0,286$).

Figura 3.4. A. Dinámica mensual del Índice de la oscilación del Atlántico Oriental (EA). B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{\text{val}} < 0,05$) están bordeadas en negro.



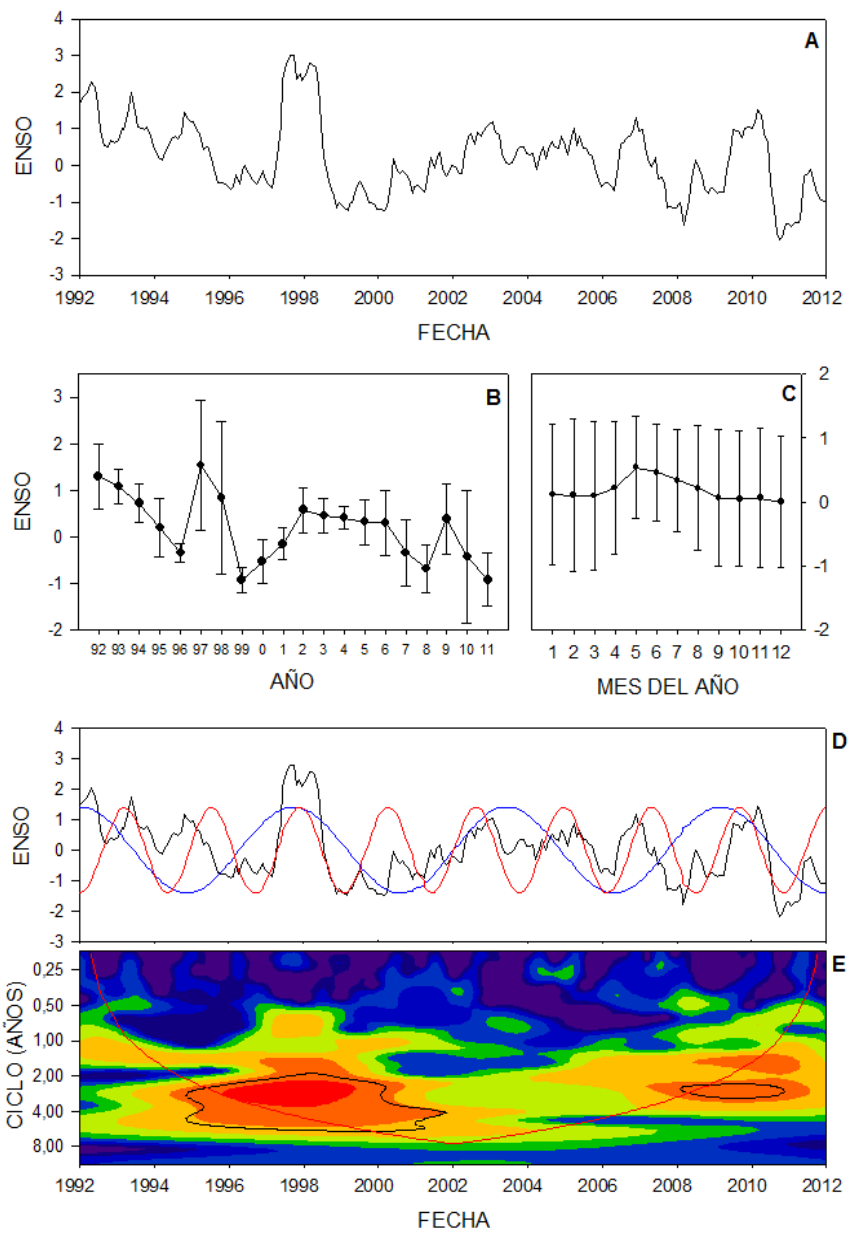
3.1.4. Índice de oscilación de la corriente meridional de El Niño (ENSO)

El valor promedio y la desviación estándar del índice ENSO a lo largo del periodo de estudio (1992-2011) es $0,2 \pm 1,0$, alcanzando su valor máximo (3,0) durante el mes de septiembre de 1997 y uno mínimo de -2,03 en el mismo mes de 2010 (Fig. 3.5A). Los años 1997-1998 presentan los valores de promedios anuales (Fig. 3.5B) más elevados (1,5) y de su variabilidad; el valor mínimo se alcanza en 1999 (-0,9). Se aprecia una tendencia decreciente en estos promedios, que explica el 12% de su varianza según el análisis AEM (Tabla 3.1.1). Los promedios mensuales de ENSO carecen de patrón estacional, aunque los meses invernales (noviembre a febrero) presenten promedios menores y desviaciones estándar mayores que los de primavera-verano (abril a agosto, Fig. 3.5C).

Los resultados del análisis AEM también desvelan fluctuaciones regulares que explican en total un 66% de la varianza, y son de muy diferente periodicidad; por ejemplo, los ciclos de 2-6 años explican el 52% de la varianza (Fig. 3.5D y Tabla 3.1.1). Una vez eliminada la tendencia, sobre los residuos de la serie el análisis de ondas destaca las fluctuaciones regulares de 2 a 6 años que son más conspicuas en los años 1995-2001, y durante el periodo 2008-2011 se da también una periodicidad de 3 años (Fig. 3.5E).

El coeficiente de variación anual no se ajustó a ninguna tendencia lineal ($R^2_{\text{adj}} = 0,10$; $P_{\text{val}} = 0,197$).

Figura 3.5. A. Dinámica mensual del índice de la oscilación de la corriente meridional de El Niño (ENSO). B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{\text{val}} < 0.05$) están bordeadas en negro.



3.1.5. Índice de oscilación de la corriente del Golfo (GSI)

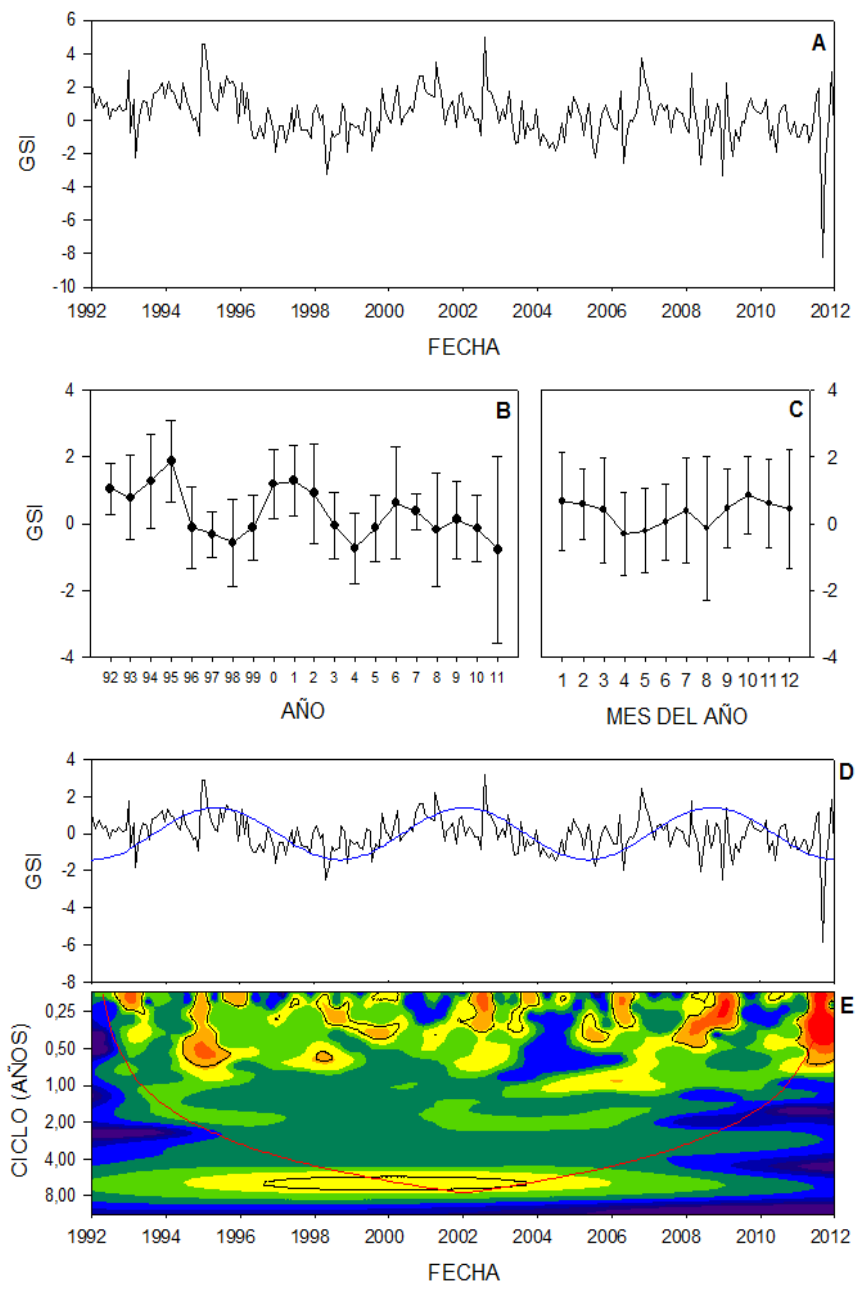
Este índice muestra un promedio de $0,32 \pm 1,46$, alcanzando un valor máximo de 4,96 durante julio de 2002 y uno mínimo de -8,17 en agosto de 2011 (Fig. 3.6A). Analizando sus promedios anuales (Fig. 3.6B), se constata que 2011 fue el año de menor valor promedio pero de mayor variabilidad ($-0,78 \pm 2,81$), mientras que 1995 presentó el mayor promedio de esta Oscilación (1,88). En la gráfica que los representa (Fig. 3.6B), se observa una tendencia lineal decreciente, así como una periodicidad interanual de 6 años. Como norma general, los meses de otoño-invierno (octubre a marzo) muestran los mayores promedios y los meses de primavera-verano (abril a septiembre), los promedios más bajos del índice (Fig. 3.6C).

La metodología AEM apoyó la tendencia decreciente del índice, la cual explica un 5% de su varianza (Tabla 3.1.1). Además, se detecta una fluctuación regular de unos 5 a 6 años, que explica el 14% de la varianza (Fig. 3.6D y Tabla 3.1.1).

Tras eliminar la tendencia, el análisis de ondas (Fig. 3.6E) destaca la periodicidad de 6-7 años en el lapso 1997-2003 y algunos ciclos inferiores a un año a lo largo de toda la serie temporal.

El coeficiente de variación anual no se ajustó a ninguna tendencia lineal ($R^2_{\text{adj}} = 0,11$; $P_{\text{val}} = 0,161$).

Figura 3.6. A. Dinámica mensual del Índice de oscilación de la corriente del Golfo (GSI). B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{\text{val}} < 0.05$) están bordeadas en negro.



3.2. DINÁMICA DE LAS VARIABLES DE CLIMA LOCAL

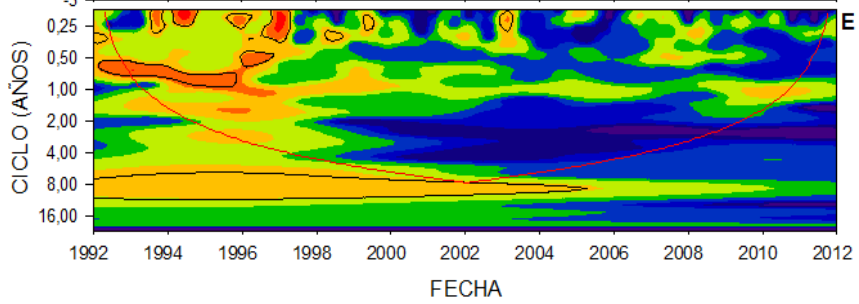
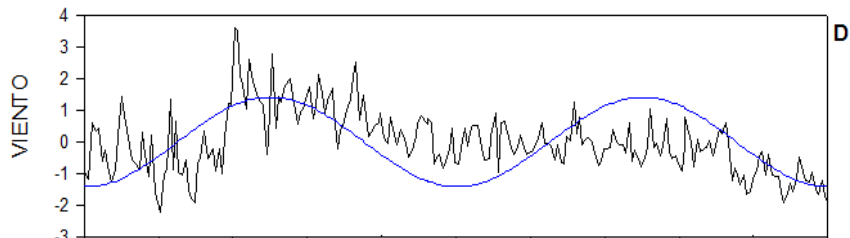
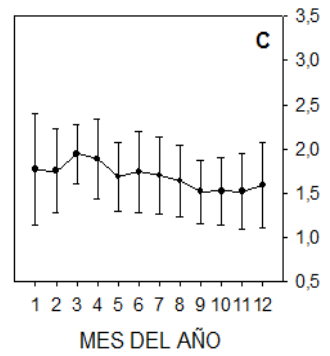
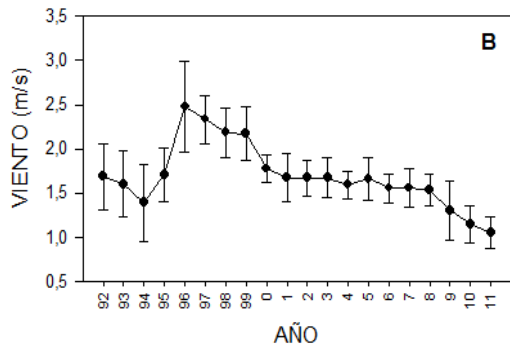
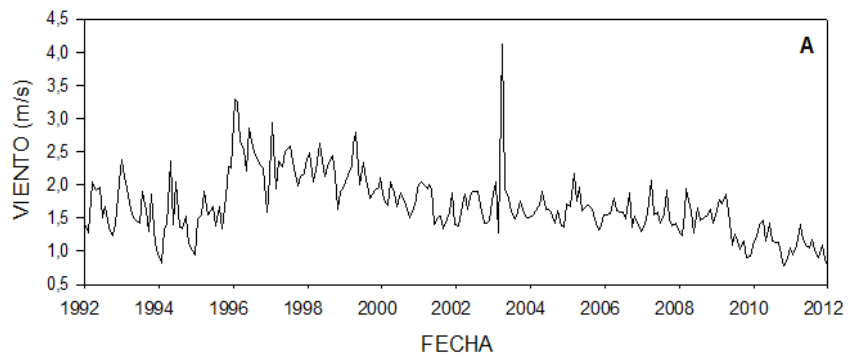
3.2.1. Velocidad del viento

El promedio de la velocidad del viento sobre la laguna de Las Madres a lo largo del periodo de estudio es $1,69 \pm 0,05$ m/s; su valor máximo (3,29 m/s) ocurre en enero de 1996 y el mínimo (0,78 m/s) en diciembre de 2011 (Fig. 3.7A). Esta fluctuación se observa bien en la serie de los promedios anuales: un único incremento al comienzo de la serie hasta 1994 y 1996 cuando alcanza su máximo, para posteriormente decrecer hasta el año 2011 cuando se produce el mínimo (Fig. 3.7B). El análisis AEM corrobora esta tendencia decreciente que representa el 23% de su varianza y detecta también una periodicidad de unos 8 años que explica el 13% (Tabla 3.2.1). No se aprecia un patrón de estacionalidad cuando se representan los promedios mensuales (Fig. 3.7C). El AEM no detecta estacionalidad (Fig. 3.7D y Tabla 3.2.1).

Al eliminar la tendencia, ciclos estadísticamente significativos de 0 a 3 meses (Fig. 3.7E) son relevantes sobre todo durante el periodo 1993-1997, solapándose en el periodo 1992-1995 cuando se observa la relevancia de un ciclo de 6 a 10 meses. Y por último, fuera del cono de influencia, entre los años 1992 y 2005 se podría destacar una aperiodicidad de 8-9 años.

La variabilidad anual de la serie disminuye durante el periodo de estudio y presenta una tendencia lineal decreciente que explica el 11% del coeficiente de variación, aunque no es significativa (Fig. 3.8, Tabla 3.2.2). Finalmente, no se observa ningún adelanto o retraso del día juliano de la tendencia central (Fig. 3.8, Tabla 3.2.2).

Figura 3.7. A. Dinámica mensual de la velocidad del viento sobre la laguna de Las Madres. B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{val} < 0.05$) están bordeadas en negro.



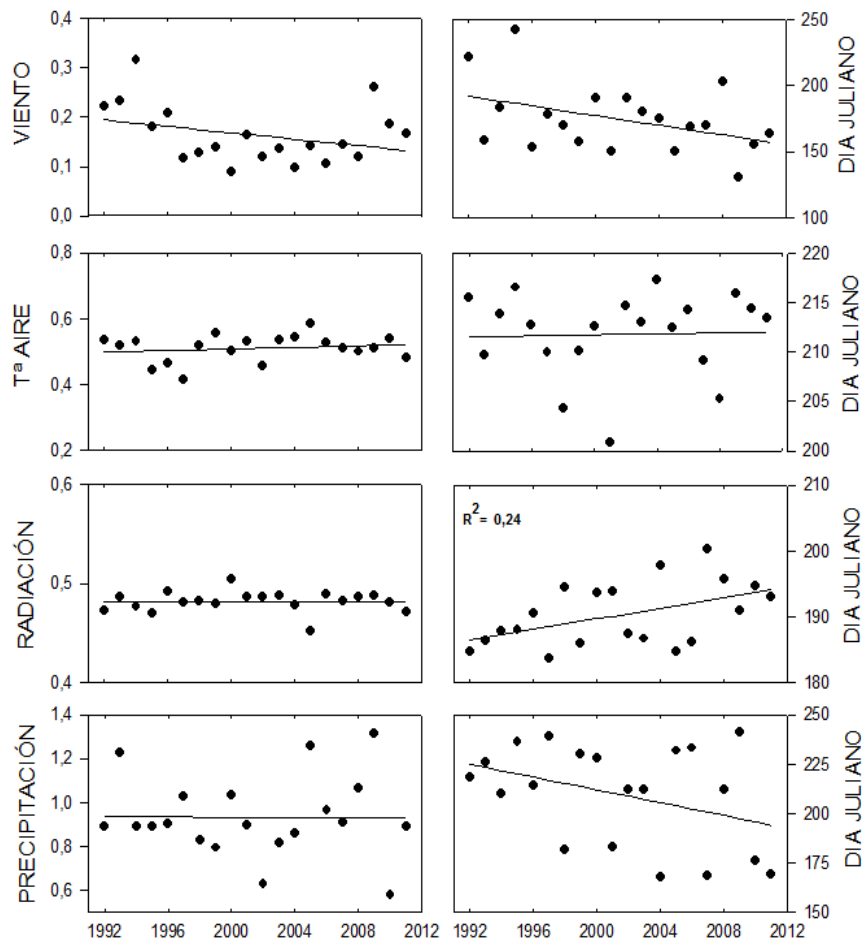


Figura 3.8. Evolución temporal (1992-2011) del coeficiente de variación anual de las variables de clima local sobre la laguna de Las Madres (columna izquierda): velocidad del viento (m/s), temperatura del aire ($^{\circ}\text{C}$), radiación (W/m^2), precipitación (mm). Se indica el día juliano en el que se produce el momento álgido de su estacionalidad (columna derecha). En el caso de la precipitación, se muestra la tendencia central de las lluvias primaverales. Se muestra el ajuste lineal y su varianza explicada (R^2_{adj}) cuando resulta significativo ($P_{\text{val}} \leq 0,05$).

3.2.2. Temperatura del aire

Presenta un promedio de $15,1 \pm 7,4$ °C, siendo julio de 2006 el mes más caluroso con un promedio de 28,7 °C y diciembre de 2001 el más frío con un promedio de 2,6 °C (Fig. 3.9A). Aparentemente, no se observan tendencia ni periodicidad (Fig. 3.9B), si bien los años 1992 y 1993 fueron los de menor promedio de temperatura (13,8 a 14,1 °C), mientras que los años 2006 y 2009 presentaron los mayores promedios (15,9 °C). El análisis AEM también demostró la ausencia de tendencia estadística y de periodicidad interanual (Tabla 3.2.1).

En el caso de los promedios mensuales (Fig. 3.9C), se observa un patrón que podría corresponder con la estacionalidad. Se corroboran estas apreciaciones con el análisis AEM, cuyos resultados revelan que la temperatura del aire únicamente posee una estacionalidad anual (11,8 meses) que explica el 85% de su varianza (Fig. 3.9D y Tabla 3.2.1). El análisis de ondas destaca que, a lo largo de toda la serie temporal, el único ciclo significativo es anual (Fig. 3.9E). Es decir, las dos metodologías empleadas constatan que esta serie presenta una estacionalidad anual significativa a lo largo de todo su recorrido, estacionalidad que explica más del 85% de su varianza.

La variabilidad de la serie no se ajusta a ninguna tendencia durante el periodo de estudio (Fig. 3.8, Tabla 3.2.2). En la gráfica que representa la evolución del día juliano en el que se produce el punto álgido de esta estacionalidad, no se aprecia ninguna tendencia lineal significativa (Fig. 3.8, Tabla 3.2.2).

Para cada año se ajustaron los valores diarios de esta variable a una función de Fourier de dos términos y a una función de Weibull de seis. El ajuste a la primera (Fig. 3.10) mostró los más altos índices relativos de Akaike para todos los años de la serie temporal (Tabla 3.2.3), llegando a explicar entre el 82% y el 92% de la varianza de las dinámicas temporales. Mediante el análisis de sus derivadas, se determinaron los días julianos en los que se produce la explosión primaveral, el punto álgido y la caída otoñal de la estación (Fig. 3.11). En el año 1997, se escogió como mínimo el del mes de abril para determinar el día juliano en el que se produce la explosión primaveral del plancton, puesto que el mínimo anterior ocurre en enero y no corresponde con los procesos biológicos propios de la primavera (este criterio se usará en adelante).

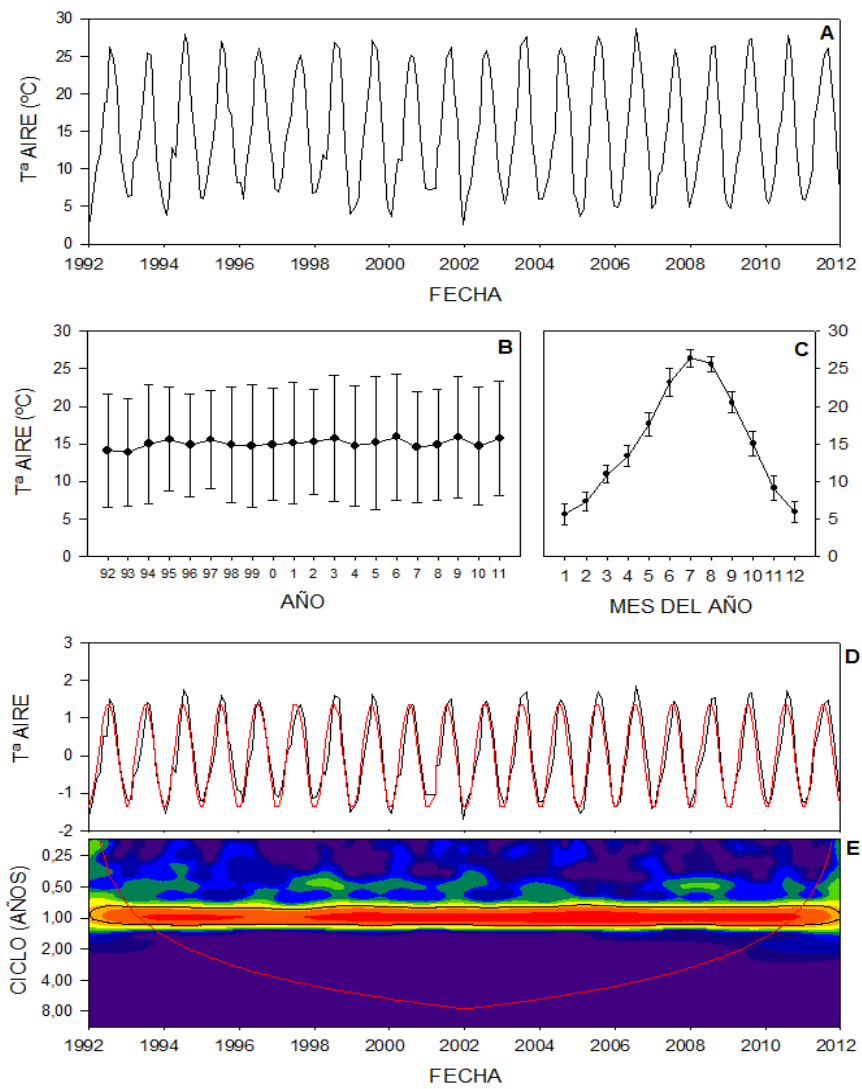


Figura 3.9. A. Dinámica mensual de la temperatura del aire sobre la laguna de Las Madres. B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{val} < 0,05$) están bordeadas en negro.

Durante el periodo de estudio, la explosión primaveral ha ocurrido, en promedio, el día juliano 142 (22 de mayo aproximadamente), alcanzando un valor mínimo de 85 (26 de marzo) en el año 2011 y uno máximo de 182 (1 de julio) en 1997 (Fig. 3.12A). La explosión primaveral se ha adelantado a un ritmo de 1,7 días por año, lo que se refleja en el ajuste a una tendencia lineal decreciente que explica significativamente el 22% de su varianza explicada (Tabla 3.2.4). El momento álgido de la dinámica anual de la temperatura del aire tiene lugar en promedio el día juliano 210 (29 de julio), alcanzando un valor máximo de 227 (15 de agosto) en 1997 y uno mínimo de 198 (17 de julio) en 1996 (Fig. 3.12B). Ese punto máximo no presenta ninguna tendencia lineal significativa (Tabla 3.2.4), hecho que también se observa mediante el cálculo de la tendencia central (Fig. 3.8; Tabla 3.2.4). La caída otoñal ocurre en promedio el día juliano número 281 (8 de octubre), mostrando un máximo de 303 (30 de octubre) en el año 2006 y un mínimo de 263 (20 de septiembre) durante el año 1996 (Fig. 3.12C). La caída otoñal se ha retrasado a un ritmo de 0,7 días por año, ajustándose a una tendencia lineal creciente significativa que explica el 21% de su varianza (Tabla 3.2.4). La duración del periodo entre la explosión primaveral y la caída otoñal (GSL) supone un promedio de 140 días, con un mínimo de 107 días durante 1993 y un máximo de 209 días en el año 2011 (Fig. 3.12D). Esta duración ha aumentado a una tasa de 2,4 días por año, ajustándose significativamente a una tendencia lineal creciente, la cual explica el 29% de su varianza (Tabla 3.2.4).

Finalmente, los promedios anuales de la variación diaria de temperatura en el aire (es decir, máxima menos mínima) no se ajustan significativamente a una tendencia, ni tampoco lo hace el número de días con temperaturas máximas extremas (percentil 90 de la serie) (Tabla 3.2.5). Tampoco se aprecian resultados significativos con las temperaturas máximas extremas (percentil-90) de una serie temporal más larga (1961-2011), como la de la estación del aeropuerto Adolfo Suárez Madrid-Barajas, próxima a la laguna (a unos 20 km al norte).

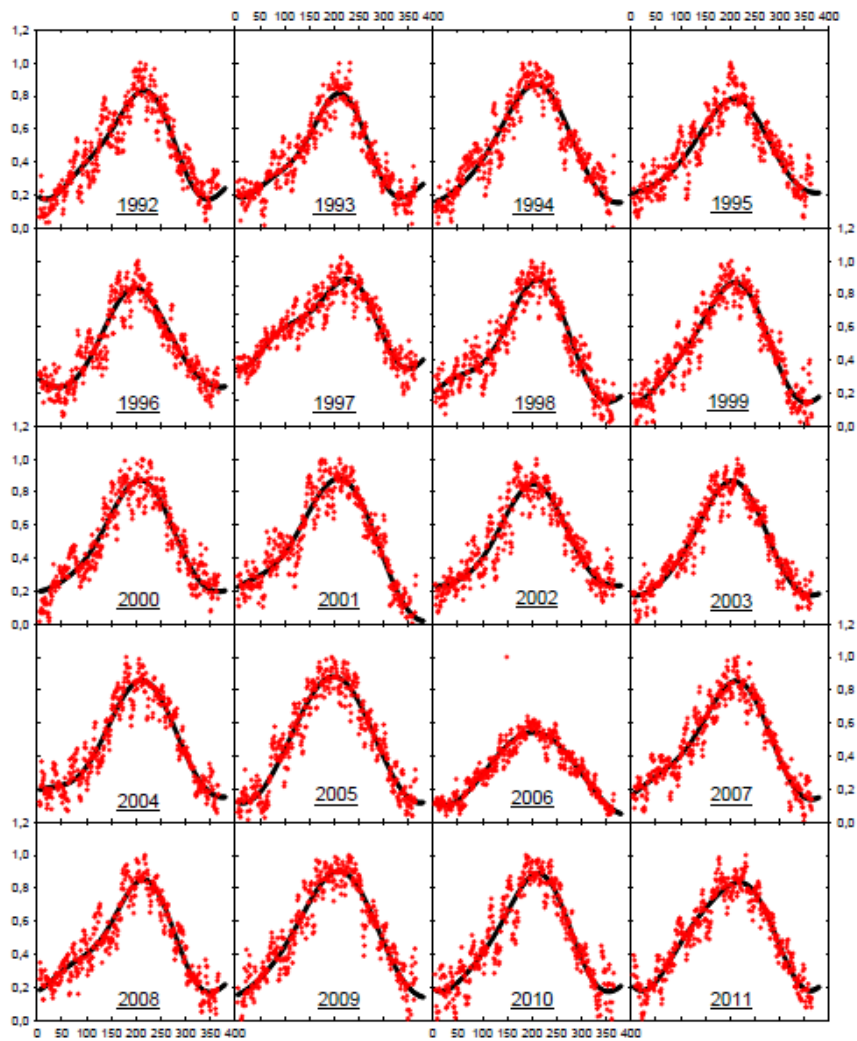


Figura 3.10. Dinámica temporal de la temperatura diaria del aire en la laguna de Las Madres para cada uno de los años de la serie temporal (1992-2011) y, en negro, su ajuste a una función de Fourier de dos términos. La escala de las abscisas es el día juliano y el eje de las ordenadas representa un valor unidimensional, tras re-escalar toda la serie temporal entre 0 y 1.

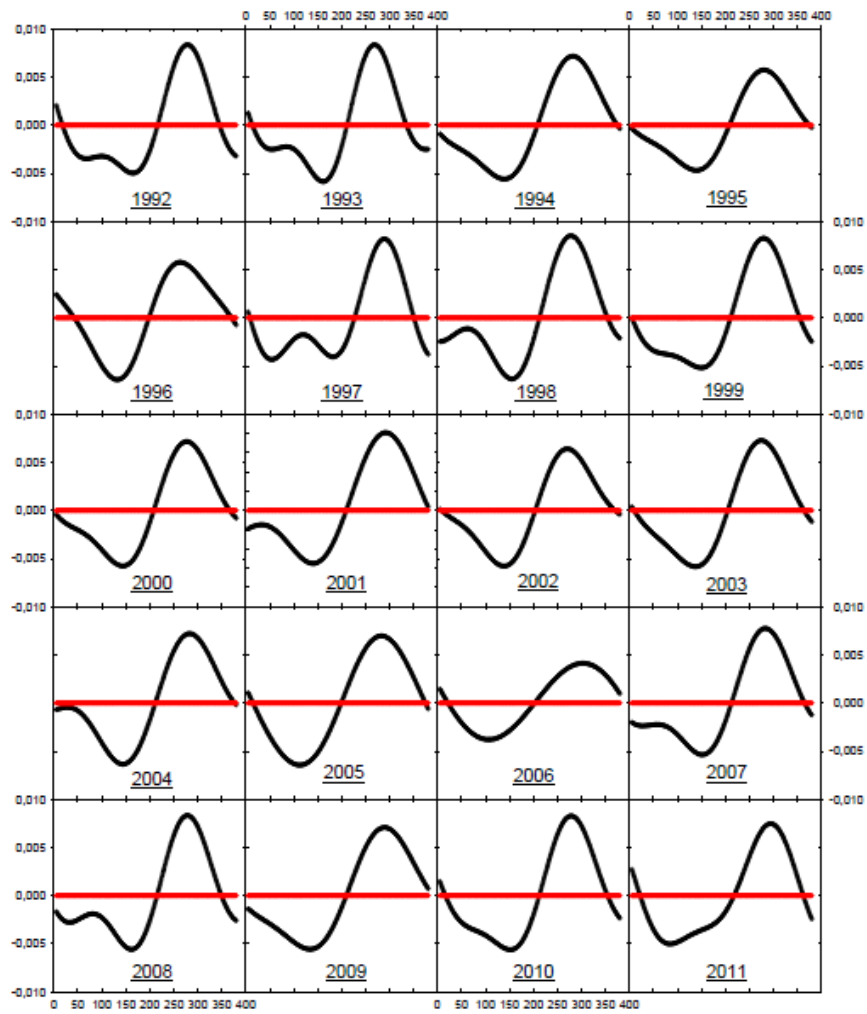


Figura 3.11. Derivada del ajuste a una función de Fourier de dos términos de la dinámica de la temperatura diaria del aire en la laguna de Las Madres para cada uno de los años del periodo de estudio (1992-2011). Se determinó el día juliano en el que se produce la explosión primaveral y la caída otoñal de la estacionalidad de la temperatura del aire, identificando el día en el que la derivada alcanzaba su valor mínimo y máximo, respectivamente. El día entre ambos, en el que se anula la curva de la derivada cortando la línea roja, se corresponde con su apogeo.

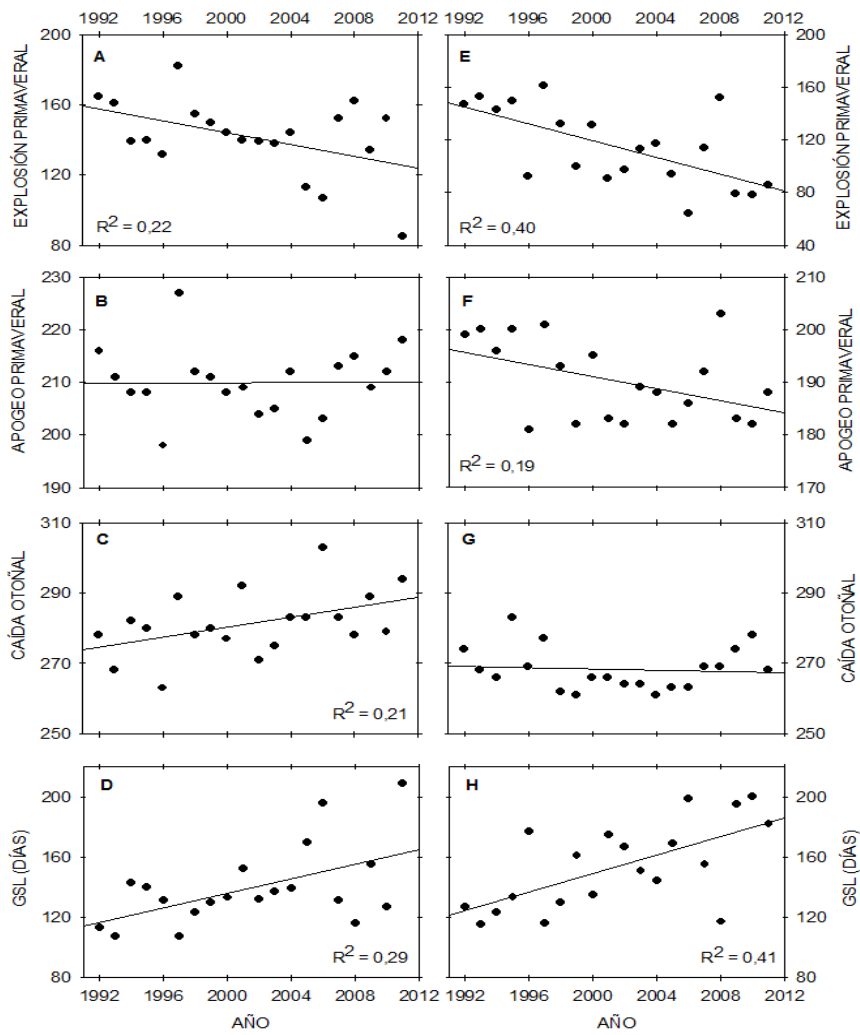


Figura 3.12. Evolución de la estacionalidad de la temperatura anual del aire (paneles izquierdos) y de la radiación (paneles derechos) en la laguna de Las Madres durante los años 1992-2011. Se observan los días julianos en los que se produce la explosión primaveral (A y E), el máximo (B y F), la caída otoñal (C y G) y la duración del periodo entre la explosión primaveral y la caída otoñal (GSL; D y H). Se representa el ajuste lineal y su varianza explicada (R^2_{adj}) cuando resulta significativo ($P_{val} \leq 0,05$).

3.2.3. Radiación global

Supone en promedio $192 \pm 89 \text{ W/m}^2$, alcanzando un valor máximo de 353 W/m^2 durante el mes de julio de 2009 y uno mínimo de 54 W/m^2 en diciembre de 1995 (Fig. 3.13A). La serie no presenta tendencia ni periodicidad interanual; de hecho, tanto los años iniciales (1997-1999) como los finales (2006-2007) presentan los valores promedio menores ($< 186 \text{ W/m}^2$) y un año intermedio como 2005 y los del periodo 2009-2011 alcanzan los valores más elevados ($> 200 \text{ W/m}^2$, Fig. 3.13B). En el caso de los promedios mensuales (Fig. 3.13C), se observa estacionalidad; como era de esperar, los meses de otoño-invierno tienen promedios más bajos que los meses de verano.

El AEM no detecta tendencia y sí una estacionalidad anual (11,8 meses) que explica el 94% de su varianza (Tabla 3.2.1). El análisis de ondas destaca únicamente el ciclo anual (Fig. 3.13E).

La variabilidad de la serie no se ajusta a ninguna tendencia durante el periodo de estudio (Fig. 3.8, Tabla 3.2.2). La evolución del día juliano en el que se produce el momento álgido de esta estacionalidad presenta una tendencia lineal creciente, que explica el 29% de su varianza (Tabla 3.2.2). Desde 1992 hasta 2011, el máximo de la estacionalidad de la radiación se ha retrasado 8 días aproximadamente, siguiendo una tasa de 0,4 días por año.

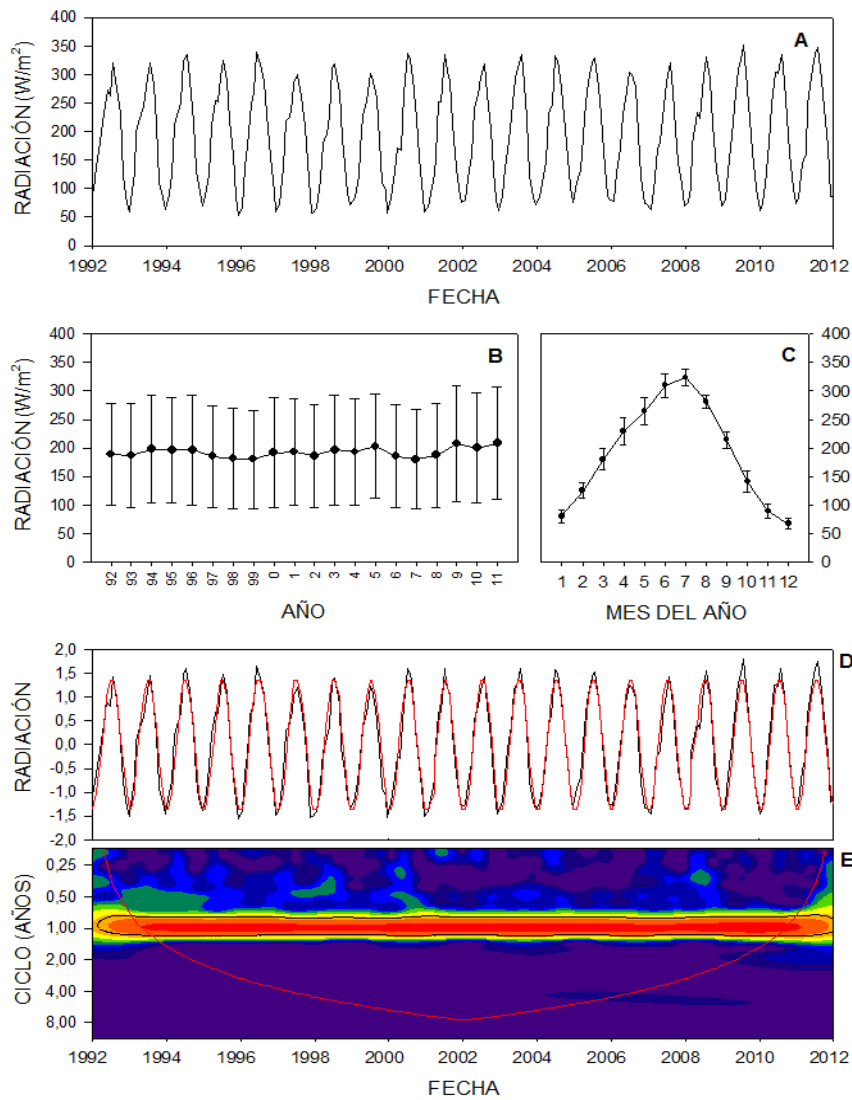


Figura 3.13. A. Dinámica mensual de la radiación global sobre la laguna de Las Madres. B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{val} < 0,05$) están bordeadas en negro.

El ajuste a la función de Fourier de dos términos de la serie de valores diarios de radiación (Fig. 3.14) mostró los mejores índices relativos de Akaike para todos los años de la serie temporal (Tabla 3.2.3), llegando a explicar entre el 74% y el 84% de la varianza de la dinámica temporal.

Durante el periodo de estudio, la explosión primaveral ocurre, en promedio, el día juliano 115 (22 de abril aproximadamente), siendo su valor mínimo de 64 (5 de marzo) en el año 2006 y el máximo de 161 (10 de junio) en 1997 (Fig. 3.12E). La explosión primaveral se adelanta a un ritmo de 3,2 días por año, lo que se refleja en el ajuste a una tendencia lineal decreciente (cada año el día de la explosión primaveral es anterior), que explica significativamente el 40% de su varianza (Tabla 3.2.4). El momento álgido de la dinámica anual de la radiación tiene lugar en promedio el día juliano 190 (9 de julio), con un valor máximo de 203 (22 de julio) en 2008 y un mínimo de 181 (30 de junio) en 1996 (Fig. 3.12F). Ese punto máximo no se ajusta a ninguna tendencia lineal (Tabla 3.2.4). La caída otoñal comienza en promedio el día juliano número 268 (25 de septiembre), alcanzando un valor máximo de 283 (10 de octubre) en el año 1995 y uno mínimo de 261 (18 de septiembre) durante 2004 (Fig. 3.12G). La caída otoñal tampoco se ajusta significativamente a tendencia lineal alguna (Tabla 3.2.4). La duración del periodo entre la explosión primaveral y la caída otoñal (GSL) muestra un promedio de 154 días, con el mínimo de 115 días durante 1993 y el máximo de 200 días en 2010 (Fig. 3.12H). Por todo lo cual, la duración aumenta a una velocidad de 3,1 días por año, ajustándose significativamente a una tendencia lineal creciente, que explica el 41% de su varianza (Tabla 3.2.4).

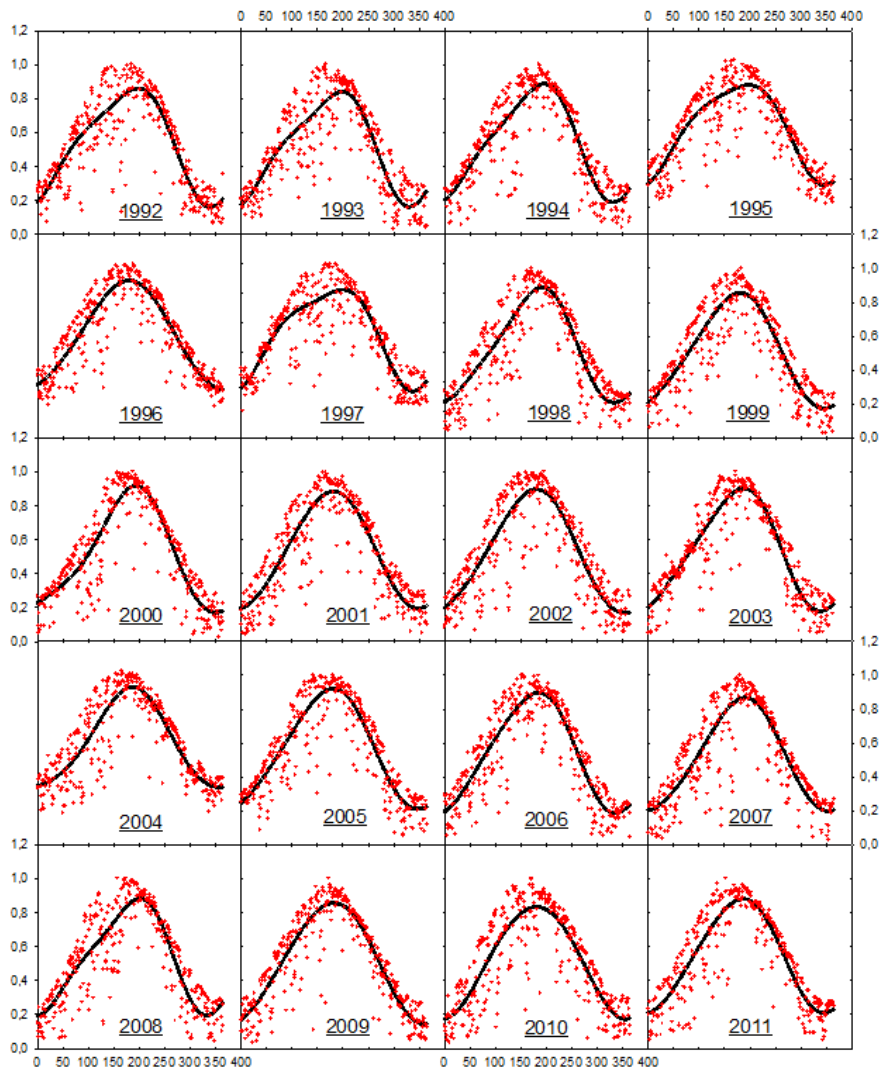


Figura 3.14. Dinámica temporal de la radiación solar diaria en la laguna de Las Madres para cada uno de los años de la serie temporal (1992-2011) y, en negro, su ajuste a una función de Fourier de dos términos. La escala de las abscisas es el día juliano y el eje de las ordenas representa un valor unidimensional, tras re-escalar toda la serie temporal entre 0 y 1.

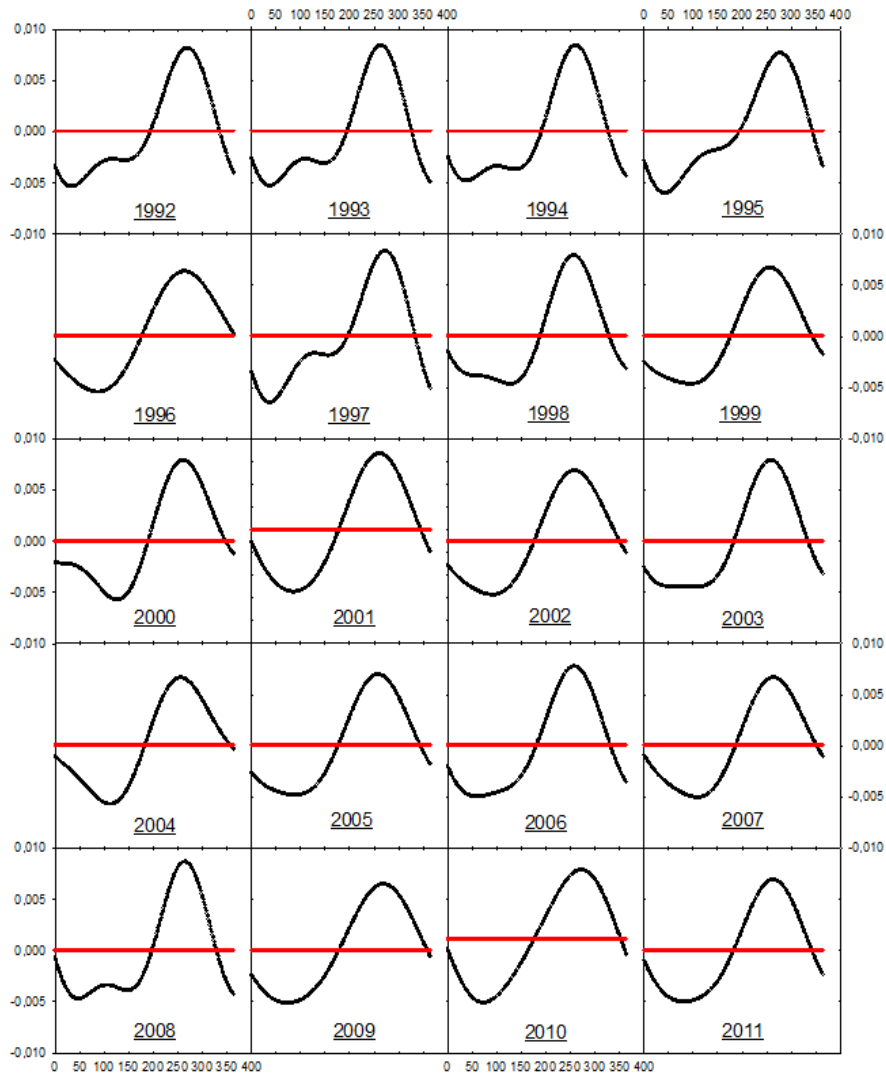


Figura 3.15. Derivada del ajuste a una función de Fourier de dos términos de la dinámica de la radiación solar sobre la laguna de Las Madres para cada uno de los años del periodo de estudio (1992-2011). Se determinó el día juliano en el que se produce la explosión primaveral y la caída otoñal de la estacionalidad de la radiación, identificando el día en el que la derivada alcanzaba su valor mínimo y máximo, respectivamente. El día entre ambos, en el que se anula la curva de la derivada cortando la línea roja, se corresponde con su apogeo.

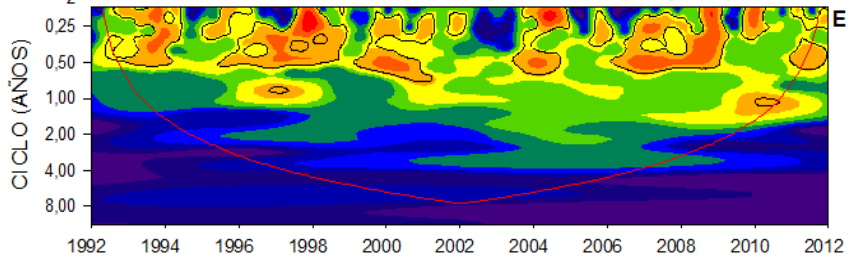
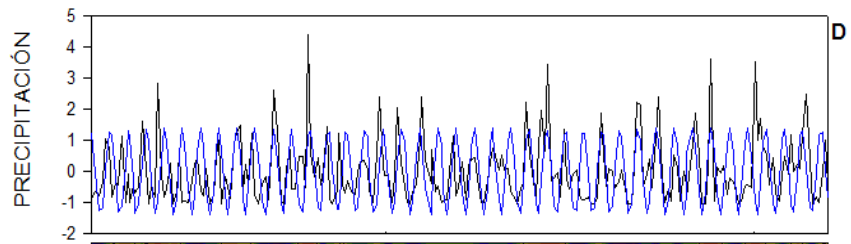
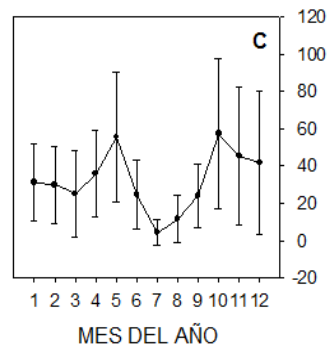
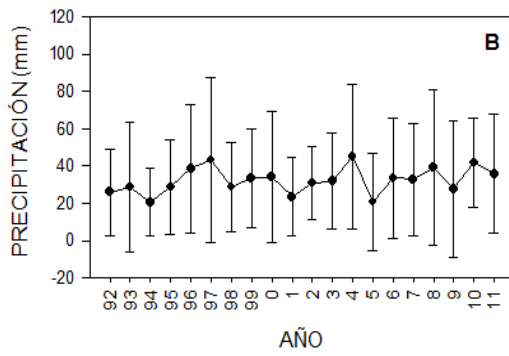
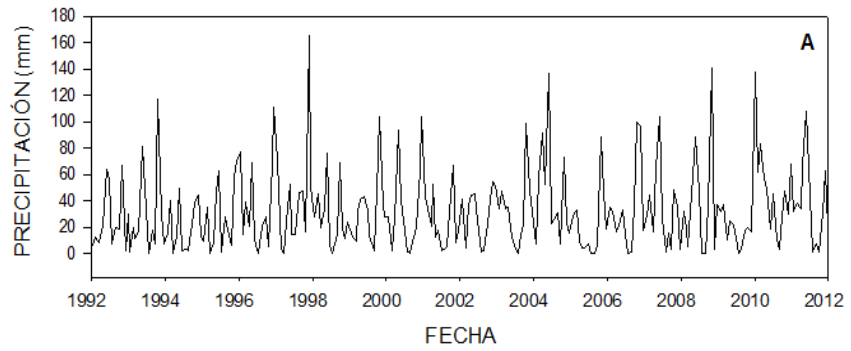
3.2.4. Precipitación mensual

Presenta un promedio de $32,2 \pm 30,2$ mm, siendo noviembre de 1997 el mes más lluvioso (165,4 mm) de toda la serie temporal, y los meses de julio y agosto de varios años los de menor pluviosidad (Fig. 3.16A). Los años 1997, 2004 y 2010 resultaron los más lluviosos, mientras que 2001 fue el año más seco, no apreciándose ninguna tendencia ni tampoco periodicidad interanual en esta variable (Fig. 3.16B). El análisis AEM también indica que no hay ninguna tendencia dominante en la serie de la precipitación mensual, ni periodicidad interanual significativa alguna (Tabla 3.2.1).

Tratando los promedios mensuales (Fig. 3.16C), se observa un patrón que podría corresponder con una estacionalidad anual o semestral, hecho que queda corroborado por el análisis AEM: un ciclo de 11,8 meses, que explica el 4% de su varianza, y otro de 6 meses, que explica el 14% (Fig. 3.16D y Tabla 3.2.1). También se destacan ciclos de 4 a 6 meses (Fig. 3.16E) en el espectro del análisis de ondas. La periodicidad semestral se puede describir como una periodicidad anual con distribución bimodal; por lo tanto, se puede afirmar que esta serie presenta estacionalidad significativa.

A lo largo del periodo 1992-2011, los coeficientes de variación anuales no siguen ninguna tendencia (Tabla 3.2.2). La evolución del día juliano en el que se produce la tendencia central de las precipitaciones primaverales se ajustó a una tendencia lineal decreciente, que explica el 14% de su varianza, si bien no es significativa (Tabla 3.2.2). El punto álgido de la precipitación primaveral se ha adelantado 21 días aproximadamente, con una tasa de 1 día por año (Tabla 3.2.2).

Figura 3.16. A. Dinámica mensual de la precipitación mensual sobre la laguna de Las Madres. B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{val} < 0,05$) están bordeadas en negro.



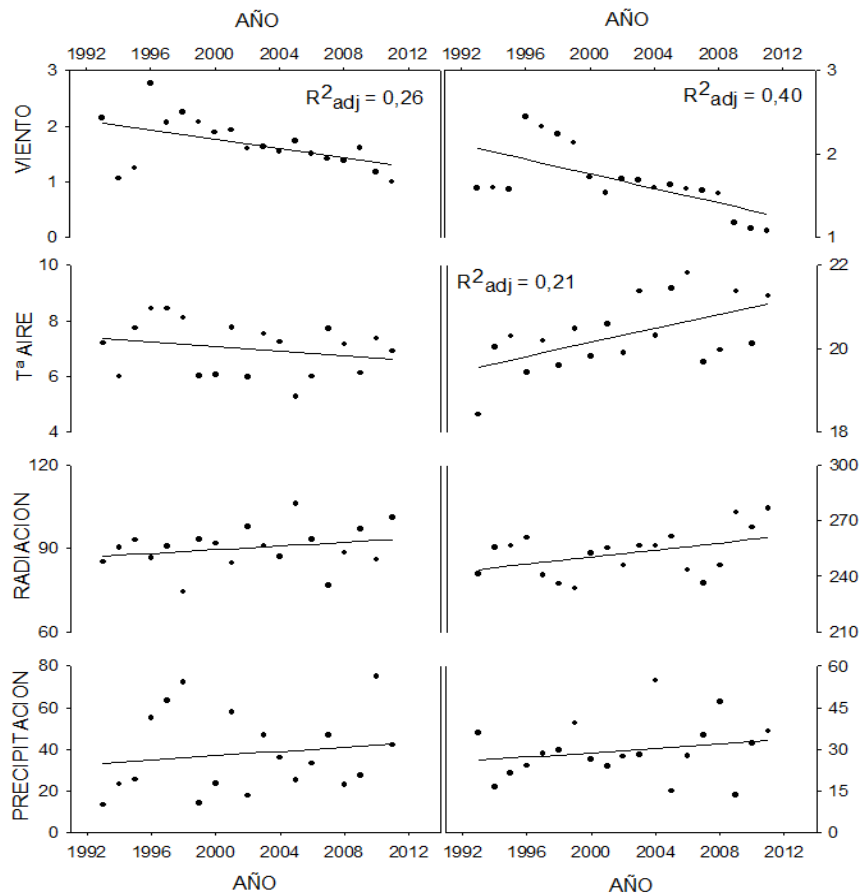
3.2.5. El clima en la laguna de Las Madres durante las fases estacionales de la dinámica del fitoplancton

Cuando se analiza por separado la dinámica de las medias de las variables climáticas durante la fase lenta (noviembre a febrero) y rápida (marzo a octubre) del crecimiento del fitoplancton, se observa que evolucionan de modo diferente (Fig. 3.17).

Durante la fase lenta, la velocidad del viento disminuye 0,04 m/s por año, ajustándose a una tendencia lineal, la cual explica el 26% de su varianza (Fig. 3.17, Tabla 3.2.6), mientras que la temperatura del aire, la radiación y la precipitación no parecen variar. Durante la fase rápida, la temperatura del aire aumenta 0,06 °C/año, ajustándose a una función lineal que explica el 21% de su varianza; también la velocidad del viento disminuye a un ritmo de 0,04 m/s por año (Fig. 3.17, Tabla 3.2.6). Concretamente, entre 1992 y 2011 la temperatura del aire en el área de la Laguna de las Madres ha subido 1,2°C durante el periodo de crecimiento rápido del fitoplancton. En esta fase, la radiación y la precipitación no siguen ninguna tendencia lineal.

Finalmente, querría destacar que la variación diaria de temperatura no ha cambiado durante el periodo 1992-2011 en ninguna de las fases del crecimiento del fitoplancton (Tabla 3.2.6). Durante la fase rápida de crecimiento, tampoco se observa tendencia alguna de los valores extremos en la temperatura del aire de la laguna de Las Madres entre 1992 y 2011, ni en los de la temperatura registrada en el Aeropuerto Adolfo Suárez Madrid-Barajas durante el periodo 1961-2011.

Figura 3.17. Evolución de los promedios de las variables climáticas durante las fases lenta (de noviembre a febrero, paneles izquierdos) y rápida de la dinámica del fitoplancton (de marzo a octubre, paneles derechos) en la Laguna de las Madres durante los años 1992-2011. Las unidades son velocidad del viento (m/s), temperatura del aire (T AIRE, °C), radiación (W/m²) y la precipitación (mm). En negro su ajuste a una función lineal y su varianza explicada ajustada (R^2_{adj}) cuando es significativo ($P_{val} \leq 0,05$).



3.2.6. Factores condicionantes del clima en la laguna de Las Madres

La climatología regional definida por la variable ENSO no afecta a ninguna variable del clima local. Por otro lado, ninguna variable de climatología regional condiciona la velocidad del viento sobre Las Madres (Tabla 3.2.7). Sin embargo, los valores negativos del índice de la oscilación del Atlántico Norte (NAO) y de la corriente del Golfo (GSI) se corresponden con temperaturas del aire más altas en la zona de la laguna ($0,03 \leq R^2_{adj} \leq 0,04$; Tabla 3.2.7). El análisis de codependencias muestra que estos índices inciden sobre la estacionalidad ($0,16 \leq_{abs} C_{y,x;w} \leq 0,17$; Tabla 3.2.8). Por ello, cuando se incluye la estacionalidad en el modelo estadístico,

la interacción entre el factor regional y la autocorrelación temporal (AEM) explica el 8% de la varianza de la temperatura del aire ($R_{l,adj}^2$; Tabla 3.2.7). La estacionalidad anual explica un 78% de la varianza. El factor regional explica por sí mismo un 1% de la varianza aperiódica ($R_{p,adj}^2$) porque los valores más altos del índice de la oscilación del Atlántico Oriental (EA) se corresponden con los meses más calurosos en Las Madres. Más aún, el valor del índice EA entre los meses de mayo y septiembre se vincula con temperaturas más calurosas durante este mismo periodo, llegando a explicar un 32% de su varianza ($P_{val} = 0,003$), tras haber descartado el efecto de la tendencia mediante partición de varianza. Y se obtienen resultados similares con los intervalos abril-octubre y abril-agosto.

Una mayor radiación se corresponde con valores negativos del índice GSI ($R_{adj}^2 = 0,04$; Tabla 3.2.7). Según el análisis de codependencias, también incide sobre su estacionalidad anual ($_{abs}C_{y,x;w} = 0,16$; Tabla 3.2.8), lo que explica que su poder predictivo individual sea inexistente ($R_{p,adj}^2$), pero que la interacción entre el factor regional y el AEM explique el 3% de la varianza ($R_{l,adj}^2$). La estacionalidad anual por sí sola explica un 91% de la varianza, por lo que deben estar interviniendo aquí otros procesos no considerados en esta tesis, al igual que ocurría con la temperatura del aire.

Finalmente, los valores negativos del índice de la oscilación del Ártico (AO) favorecen meses más lluviosos en el área de la laguna ($R_{adj}^2 = 0,06$; Tabla 3.2.7). Este índice presenta un coeficiente de codependencia muy bajo ($_{abs}C_{y,x;w} = 0,03$; Tabla 3.2.8), por lo cual cuando se incluye la estacionalidad semestral de la precipitación, la varianza explicada por la interacción entre el factor regional y la autocorrelación temporal es nula ($R_{l,adj}^2$; Tabla 3.2.7). Los valores más negativos del índice AO se relacionan con las mayores precipitaciones no estacionales; es decir, tras eliminar la tendencia y la estacionalidad semestral, los valores negativos del promedio del índice AO entre los meses de diciembre y marzo se correlacionan con las lluvias más intensas en los meses de enero, febrero y marzo, explicando un 63% de la varianza. También este hecho refrenda que el año 2010 presentase el menor promedio del índice AO (Fig. 3.3) y uno de los mayores promedios de precipitación (Fig. 3.17). En resumen, el factor regional explica un 8% de varianza no periódica ($R_{p,adj}^2$) de la precipitación.

3.3. DISCUSIÓN

Detectar y analizar si los ecosistemas acuáticos, tanto en sus propiedades abióticas como en sus comunidades, son sensibles a los procesos regionales climáticos medidos por diferentes indicadores bien conocidos (NAO, ENSO, GSI, EA y AO; IPCC 2013) son tareas que se abordan de forma creciente en las últimas décadas (véanse, por ejemplo, los trabajos de Salmaso & Cerasino 2012, Hernandez *et al.* 2015). Este interés ocurre, en primer lugar, porque se trata de procesos regionales que permiten dar explicaciones a los cambios en los sistemas ecológicos a escalas temporales diferentes de las locales y, además, conectar las respuestas geográficamente, es decir, intentar encontrar patrones en los sistemas acuáticos explicados por factores más allá de su ambiente local (Blenckner 2005). En segundo lugar, el interés por los procesos de teleconexión estriba en que actualmente se está intentando cuantificar cuánto del cambio climático detectado se debe a las acciones antrópicas, y para ello se necesita poder cuantificar cuánto efecto tienen sobre el clima local y regional los procesos naturales comentados (IPCC 2013).

En este capítulo, he analizado esta relación entre las teleconexiones y el clima local del área de la laguna y concluyo que, una vez eliminada la tendencia, los valores positivos del índice de la oscilación del Atlántico Oriental se relacionan sin desfase temporal con el aumento de la temperatura del aire en Las Madres (Tabla 3.2.7), coincidiendo con lo observado por algunos autores en otras localidades (Sáenz *et al.* 2001). Los valores positivos de este índice se corresponden con anomalías en un centro de presión atmosférica localizado al oeste de Gran Bretaña (50°N, 20°W), lo cual favorece la incursión de vientos procedentes del suroeste de la Península que empujan una masa de aire calentada en el océano Atlántico (Maheras & Khutiel 1999, Sáenz *et al.* 2001). En cuanto a otros procesos, vemos que, una vez eliminada la tendencia de las series de la oscilación del Atlántico Norte (NAO) y del Ártico (AO), dichas teleconexiones no parecen estar relacionadas con los valores de la temperatura del aire. Únicamente, tanto la NAO como la corriente del Golfo condicionan la estacionalidad de la temperatura del aire (y la radiación) en el entorno de la laguna de Las Madres.

Hernández *et al.* (2015), reconociendo la complejidad climática que pueden tener Las Madres, sí encuentran alguna relación entre la temperatura y los índices de oscilaciones climáticas regionales NAO y AO durante el mismo periodo estudiado en esta Tesis en la laguna. Algunas diferencias de nuestros resultados respecto al estudio de Hernández *et al.* (2015) pueden deberse al uso de diferentes metodologías estadísticas (detalladas en el Capítulo 2). Concretamente, en nuestro caso, las variables a analizar se han seleccionado minimizando la colinearidad (Blanchet *et al.* 2008), se ha cuantificado su varianza individual y se ha tenido en cuenta la autocorrelación temporal que puede invalidar la significación de las correlaciones (Legendre & Legendre 2012). El tener en cuenta la autocorrelación temporal, y descartarla, permite realizar el estudio a diferentes escalas temporales, a diferencia del exclusivamente anual efectuado por Hernández *et al.* (2015), y consigue separar la varianza explicada por la periodicidad de la explicada por los eventos son periódicos. Así, por ejemplo, respecto a las precipitaciones, ha quedado demostrado en esta Tesis que los valores negativos del índice de la oscilación del Ártico se corresponden con mayores precipitaciones, coincidiendo con otros autores (López-Bustins *et al.* 2008, Ríos-Cornejo *et al.* 2015); pero lo que resulta más interesante es que la Oscilación AO no presenta relación con la estacionalidad de las lluvias, sino con las precipitaciones no periódicas.

Ahora bien, en cuanto al cambio climático, la temperatura en el área de la Laguna de las Madres no muestra un aumento de sus promedios anuales, ni de su la variabilidad durante los años 1992-2011; según estos resultados, podríamos concluir que no hay un efecto de cambio climático en este periodo. Sin embargo, Brunet *et al.* (2007) sí han detectado en la Península Ibérica un aumento de la temperatura diaria del aire, analizando series temporales de 155 años de duración. La falta de un resultado análogo en nuestro caso quizá podría explicarse porque nuestras series no son lo suficientemente largas, o bien porque –según el periodo de fechas analizadas– el cambio en el clima resulta diferente (Blenckner 2005).

Otro cambio apreciado por Brunet *et al.* (2007) es la diferencia del incremento térmico dependiendo de la estación de año; así, según estos autores, durante el periodo 1973-2005 ocurrió un aumento significativo de 0,8-0,7 °C por década en primavera-verano. En este mismo sentido, nuestro trabajo muestra

que el cambio térmico sobre la laguna de Las Madres resulta patente en la fase rápida del crecimiento fitoplanctónico, durante la cual la temperatura del aire sí aumentó a razón de 0,6 °C por década. Esta tasa se halla dentro de los rangos observados en la Península Ibérica, Mediterráneo y en la Europa occidental y central durante los meses de verano de (Brunet *et al.* 2007, Peña-Ortiz *et al.* 2015), así como la constatada para Europa en general (Hartmann *et al.* 2013) durante el mismo periodo aproximado. Más aún, los años de muestreo (1992-2011) de la presente tesis coinciden con el periodo en el que el calentamiento global, tanto el europeo como el peninsular, ha sido más intenso (Brunet *et al.* 2007, Hartmann *et al.* 2013, Peña-Ortiz *et al.* 2015).

Por tanto, durante los veinte años estudiados la temperatura del aire en la Laguna de las Madres ha aumentado 1,2°C en la fase rápida del crecimiento vegetativo (Tabla 3.2.6), un incremento considerable si se tiene en cuenta que durante el mismo periodo de tiempo el calentamiento global planetario ha sido de 0,3 °C (WEB 9). Aquí cabría matizar que ya se sabe que el aumento de la temperatura global no es igual de intenso en todas las zonas geográficas, estaciones o periodos de tiempo (Jones *et al.* 1999, Jones & Moberg 2003). Debido a su posición geográfica, el Mediterráneo ha sufrido grandes cambios climáticos en el pasado (Luterbacher *et al.* 2006), y está siendo una de las zonas más afectadas por el cambio climático, considerándose uno de los territorios de La Tierra que sufre el impacto negativo mayor (Giorgi 2006, Gao & Giorgi 2008, Piontek *et al.* 2013). Esto explicaría por qué el calentamiento del área de Las Madres ha sido tan intenso, aunque sólo durante la fase cálida del año.

Nuestros resultados sobre la precipitación no muestran tendencia alguna, lo cual coincide con lo referido en la revisión de de Castro *et al.* (2005), quienes aconsejan la necesidad de series seculares para poder extraer patrones clarificadores. Sin embargo, otros autores han observado una disminución generalizada de las precipitaciones en los últimos 30 años, la cual podría explicarse por el ascenso hacia el norte del cinturón de anticiclón subtropical/tropical (Esteban-Parra *et al.* 1998, revisado en de Luis *et al.* 2010). Más aún, analizando una serie temporal más larga (1951-1997) de datos procedentes de la estación meteorológica del Aeropuerto de Barajas (20 km al norte de Las Madres), Himi (2001) encontró una tendencia decreciente significativa de las precipitaciones entre los años. Las diferencias en esos resultados y los nuestros

podrían explicarse tanto por la complejidad y heterogeneidad de la distribución geográfica y temporal de las precipitaciones en la Península Ibérica (de Castro *et al.* 2005, de Luis *et al.* 2010), como por el análisis de series temporales de duración diferente.

A lo largo de toda la serie, comprobamos que las variables climáticas de la laguna de Las Madres presentan una estacionalidad constante y marcada, típica del clima mediterráneo (de Castro *et al.* 2005). Además, entre los años 1992 y 2011, la temperatura del aire ha adelantado su máximo primaveral (17 días/década) y ha retrasado su caída otoñal (7 días/década), por lo que la duración del periodo vegetativo ha aumentado (24 días/década). Igualmente, la radiación ha adelantado su pico primaveral (32 días/década), al tiempo que ha incrementado su periodo vegetativo (31 días/década). Esta ampliación del periodo vegetativo es un patrón que parece repetirse a escala global (Linderholm 2006, Menzel *et al.* 2006).

A diferencia del enfoque biológico que es algo arbitrario porque define los umbrales con sentido fisiológico y, por tanto, varían en función de las especies o grupos de organismos, los estudios sobre la duración del periodo vegetativo desde un punto de vista estrictamente climatológico son escasos. Entre estos últimos, destaca el trabajo de Christidis *et al.* (2007), cuyos resultados para Europa muestran que el periodo vegetativo ha aumentado su duración a un ritmo de 2,1 días por década, habiéndose adelantado la primavera a un ritmo de 1,7 días por década y retrasado el otoño a razón de 0,4 días por década. Nuestras tasas de adelanto y retraso son, por lo tanto, muy elevadas en comparación con las de esos autores. El motivo de esa diferencia podría ser debido a haber utilizado diferentes criterios para establecer la duración del periodo de vegetativo (Linderholm 2006). Así, Christidis *et al.* (2007) definen el inicio y fin del periodo vegetativo a partir de temperaturas-umbral basadas en valores promedios de las cuadrículas del clima regional para el periodo que estudian (1950-1999) y, por tanto, ajenas a la dinámica de la propia variable climática estudiada localmente. Sin embargo, nuestra metodología define tanto el máximo primaveral como la caída otoñal a partir de la dinámica propia de la variable, estimando sus momentos de inflexión mediante el mejor ajuste de dos funciones modelo y el estudio de sus derivadas (véase el Apartado 2.4.1.5). Además, en la presente tesis se estudia el lapso 1992-2011, es decir, contemplamos precisamente las tres décadas más calurosas

durante las cuales el calentamiento global ha sido más evidente (Hartmann *et al.* 2013, Peña-Ortiz *et al.* 2015).

Por último, no debemos olvidar la variabilidad espacial inherente al clima en Europa (Hurrell & Dessler 2010), ya que la duración del periodo vegetativo varía con la posición geográfica de la estación meteorológica (Frich *et al.* 2002, Menzel 2003). En efecto, recientemente Peña-Ortiz *et al.* (2015) han realizado un estudio similar al de Christidis *et al.* (2007) para estimar la duración del verano, obteniendo resultados heterogéneos en función de la distribución espacial. Por otro lado, observan que los resultados también varían en función del periodo temporal estudiado; así, durante el periodo 1950-2012, el verano se alargó a razón de 2,4 días por década, mientras que en el periodo 1979-2012 el verano se ha alargó a razón de 5-12 días por década en la Europa Occidental y el área mediterránea. Aunque nuestras estimaciones de las tasas de cambio difieren de las de Christidis *et al.* (2007) y Peña-Ortiz *et al.* (2015), coincidimos con ellos en que el alargamiento del periodo vegetativo se explica principalmente por un notable adelanto de la primavera más que por un retraso del otoño.

Se puede concluir este Capítulo señalando que, durante el periodo 1992-2011, la climatología local de Las Madres ha sido intensamente estacional y sensible a algunos procesos de teleconexión. Además, ha habido un cambio climático representado, fundamentalmente, por una ampliación del periodo vegetativo de los productores primarios y un aumento térmico de 1,2 °C durante dicho periodo. Estos efectos climáticos pueden atribuirse al calentamiento global (IPCC 2007).

3.4. ANEXO: TABLAS ESTADÍSTICAS DEL CAPÍTULO 3

Tabla 3.1.1. Resultado del análisis de autocorrelación temporal (AEM) para determinar la periodicidad de las series temporales de clima regional de la laguna de Las Madres durante el periodo 1992-2011. Se indica la varianza explicada (R^2) de los ciclos que han resultado significativos ($P_{val} < 0,05$) para cada indicador regional del clima. NAO: índice de la oscilación del Atlántico Norte; AO: índice de la oscilación del Ártico; AE: índice de oscilación del Atlántico Oriental; ENSO: índice de oscilación de la corriente meridional de El Niño; GSI: índice de oscilación de la corriente del Golfo.

	NAO	AO	EA	ENSO	GSI
Tendencia	---	---	---	0,12	0,05
Ciclo en meses (años)					
121 (10)	---	---	---	0,08	---
80 (7)	---	---	---	---	---
60-69 (5-6)	---	---	---	0,11	0,14
44 (4)	---	---	---	0,15	---
32-34 (3)	---	---	---	0,14	---
26-28 (2)	0,05	---	---	0,12	---
17 (1)	---	---	---	0,06	---

Tabla 3.2.1. Resultado del análisis de autocorrelación temporal (AEM) para determinar la periodicidad de las series temporales de climatología local de la laguna de Las Madres durante el periodo 1992-2011. Se muestra la varianza explicada (R^2) de la tendencia como ajuste lineal y de los ciclos (meses) que han resultado significativos ($Pval < 0,05$).

	Velocidad viento (m/s)	T. aire ($^{\circ}C$)	Radiación global (W/m^2)	Precipitación mensual (mm)
Tendencia	0,23	---	---	---
Ciclo meses (años)				
96 (8)	0,13	---	---	---
12 (1)	---	0,85	0,94	---
6 (0,5)	---	---	---	0,7

Tabla 3.2.2. Resultado del ajuste a una tendencia lineal del coeficiente de variación anual (CV) y del día juliano en el que se produce la tendencia central (TC) de la estacionalidad, de las dinámicas de las variables climáticas de la laguna de Las Madres. En las columnas p1 y p2 se indican el coeficiente de regresión y el término independiente de la función lineal, respectivamente. R^2_{adj} representa la varianza explicada por el modelo. Pval es el valor de significación del ajuste (véase el Capítulo 2); n.s. sin significación estadística ($Pval > 0,05$).

Variable	Estadístico	Coeficientes		R^2_{adj}	Pval
		p1	p2		
Velocidad del viento	CV	$-3,2 \cdot 10^{-3}$	6,6	0,11	n.s.
	TC	-1,9	3942,9	0,17	n.s.
Temperatura del aire	CV	$1,2 \cdot 10^{-3}$	-1,9	0,03	n.s.
	TC	0,0	158,7	0,00	n.s.
Radiación global	CV	$3,3 \cdot 10^{-6}$	0,47	0,00	n.s.
	TC	0,40	-618,6	0,24	0,027
Precipitación mensual	CV	$-2,7 \cdot 10^{-4}$	1,48	0,00	n.s.
	TCprim.	-1,09	2273,24	0,14	n.s.
	TCotoño	0,42	-562,80	0,01	n.s.

Tabla 3.2.3. Resultados de los ajustes de la dinámica anual de la temperatura del aire y de la radiación solar sobre Las Madres a una función de Fourier de dos términos y a una función de Weibull de seis términos. AICw es el valor del criterio relativo de Akaike. R^2_{adj} representa la varianza explicada corregida del modelo. Todos los ajustes fueron significativos ($Pval < 0,01$).

AÑO	TEMPERATURA DEL AIRE				RADIACION			
	FOURIER		WEIBULL		FOURIER		WEIBULL	
	AICw	R^2_{adj}	AICw	R^2_{adj}	AICw	R^2_{adj}	AICw	R^2_{adj}
1992	1,00	0,84	0,00	0,79	1,00	0,76	0,00	0,77
1993	1,00	0,88	0,00	0,84	0,97	0,76	0,03	0,76
1994	1,00	0,86	0,00	0,85	1,00	0,79	0,00	0,79
1995	1,00	0,82	0,00	0,81	1,00	0,78	0,00	0,78
1996	0,99	0,86	0,01	0,83	1,00	0,80	0,00	0,80
1997	1,00	0,88	0,00	0,86	1,00	0,77	0,00	0,80
1998	1,00	0,89	0,00	0,86	1,00	0,78	0,00	0,78
1999	1,00	0,90	0,00	0,85	0,94	0,80	0,06	0,80
2000	1,00	0,87	0,00	0,86	1,00	0,82	0,00	0,81
2001	1,00	0,87	0,00	0,80	0,83	0,78	0,17	0,79
2002	1,00	0,85	0,00	0,85	1,00	0,77	0,00	0,77
2003	1,00	0,92	0,00	0,90	1,00	0,84	0,00	0,84
2004	1,00	0,89	0,00	0,88	0,98	0,76	0,02	0,76
2005	1,00	0,90	0,00	0,85	1,00	0,81	0,00	0,82
2006	0,99	0,89	0,01	0,85	1,00	0,81	0,00	0,82
2007	1,00	0,90	0,00	0,85	0,96	0,76	0,04	0,76
2008	1,00	0,88	0,00	0,84	1,00	0,77	0,00	0,77
2009	1,00	0,87	0,00	0,87	0,99	0,82	0,01	0,83
2010	1,00	0,86	0,00	0,83	0,91	0,74	0,09	0,75
2011	1,00	0,90	0,00	0,86	1,00	0,80	0,00	0,80

Tabla 3.2.4. Resultados del ajuste a una tendencia lineal de la dinámica de las fechas de la temperatura del aire y la radiación en la laguna de Las Madres durante el periodo 1992-2011. Estas fechas representan el día juliano en el que se produce la explosión primaveral (S), el punto álgido (MX), la caída otoñal (A) y la duración del periodo (en días) entre la explosión primaveral y la caída otoñal (GSL). En las columnas p1 y p2 se indican el coeficiente de regresión y el término independiente de la función lineal, respectivamente. R^2_{adj} representa la varianza explicada por el modelo. Pval es el valor de significación del ajuste (véase el Capítulo 2).

Variable	Temperatura del aire				Radiación			
	p1	p2	R^2_{adj}	Pval	p1	p2	R^2_{adj}	Pval
S	-1,70	$3,5 \cdot 10^3$	0,22	0,03	-3,18	$6,5 \cdot 10^3$	0,40	0,01
Mx	0,01	$2,0 \cdot 10^2$	0,00	n.s.	-0,57	$1,3 \cdot 10^3$	0,19	n.s.
A	0,71	$-1,1 \cdot 10^3$	0,21	0,03	-0,10	$0,5 \cdot 10^3$	0,01	n.s.
GSL	2,41	$-4,7 \cdot 10^3$	0,29	0,01	3,08	$-6,0 \cdot 10^3$	0,41	0,01

Tabla 3.2.5. Resultados del ajuste a una tendencia lineal de los promedios anuales del rango de variación diaria de la temperatura en el aire (máxima menos mínima) y del número de valores extremos en el área de la laguna de Las Madres durante el periodo 1992-2011. También se presenta el ajuste de valores extremos de la temperatura en el aire de la estación del aeropuerto de Adolfo Suárez Madrid-Barajas durante el periodo 1961-2011. En las columnas p1 y p2 se indican el coeficiente de regresión y el término independiente de la función lineal, respectivamente. R^2_{adj} representa la varianza explicada por el modelo. Pval es el valor de significación del ajuste (véase el Capítulo 2).

Variable	p1	p2	R^2_{adj}	Pval
Temp. Aire (máxima – mínima)	0,03	-35,8	0,02	n.s.
T. Aire (valores extremos Las Madres)	0,12	$-2,4 \cdot 10^2$	0,04	n.s.
T. Aire (valores extremos Aerop.Barajas)	-0,11	$2,2 \cdot 10^2$	0,03	n.s.

Tabla 3.2.6. Resultados del ajuste a una tendencia lineal de las medias de la velocidad del viento (m/s), la temperatura del aire (T Aire, °C), la radiación (W/m²) y la precipitación mensual (mm, Precipit.) durante las fases lenta (de noviembre a febrero, ambos inclusive) y rápida (de marzo a octubre, ambos inclusive) de la dinámica del fitoplancton en la Laguna de las Madres en el periodo 1992-2011. También se incluye los resultados del ajuste a una tendencia lineal de los promedios anuales del rango de variación diaria de la temperatura en el aire (Var. T. Aire) y del número de valores extremos en el área de la laguna de Las Madres (Ext. T. Aire Mad.) durante ambas fases del mismo periodo de tiempo. También se presenta el ajuste de valores extremos de la temperatura en el aire de la estación del aeropuerto de Adolfo Suárez Madrid-Barajas (Ext. T. Aire Bar.) para ambas fases durante el periodo 1961-2011. En las columnas p1 y p2 se indican el coeficiente de regresión y el término independiente de la función lineal, respectivamente. R²_{adj} representa la varianza explicada por el modelo. Pval es el valor de significación del ajuste (véase el Capítulo 2).

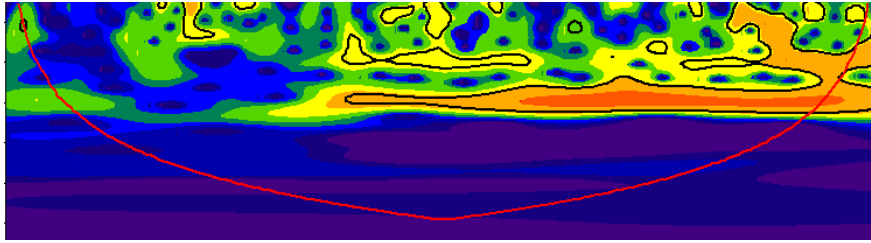
Variable	FASE LENTA				FASE RÁPIDA			
	p1	p2	R ² _{adj}	Pval	p1	p2	R ² _{adj}	Pval
Viento	-0,04	84,1	0,26	0,02	-0,04	84,5	0,40	0,01
Temp. Aire	-0,04	87,8	0,06	n.s.	0,06	-103,7	0,21	0,04
Radiación	0,33	-576,6	0,06	n.s.	0,64	-1027,7	0,10	n.s.
Precipit.	0,53	-1021,6	0,02	n.s.	0,41	-781,2	0,05	n.s.
Var. T. Aire	0,02	-30,5	0,01	n.s.	0,03	-46,9	0,03	n.s.
Ext. T. Aire Mad.	---	---	---	---	0,09	-185,9	0,02	n.s.
Ext. T Aire Bar.	---	---	---	---	0,07	138,0	0,01	n.s.

Tabla 3.2.7. Factores condicionantes del clima local de la laguna de Las Madres durante el periodo 1992-2011. Resultado de la variables predictoras (Pred.) y el tipo de factor al que corresponden, seleccionadas según su significación ($P_{val} \leq 0,05$) mediante la metodología por pasos adelante con doble criterio de parada; para cada una de las variables respuesta (Resp.): velocidad del viento, temperatura del aire (T. Aire), radiación y precipitación (Precipit.). R^2_{adj} es la varianza explicada ajustada de cada una de las variables predictoras y, $R_{P^2_{adj}}$ es la varianza explicada ajustada y pura para cada uno de los factores condicionantes y/o variables predictoras una vez se ha eliminado el efecto de la autocorrelación temporal (AEM). Únicamente se presentan aquellos valores de R^2_{adj} y $R_{P^2_{adj}}$ que han resultado significativos ($P_{val} \leq 0,05$). También se incluye la varianza explicada ajustada de la interacción entre el factor regional y su interacción con la autocorrelación temporal ($R_{I^2_{adj}}$), así como la varianza explicada residual del modelo ($R_{R^2_{adj}}$). Los subíndices numéricos de las variables predictoras indican el desfase en meses que presentan las variables en su respuesta. Las siglas de las variables predictoras corresponden con los índices de la oscilación en el Atlántico Norte (NAO), la oscilación del Ártico (AO), la oscilación de la corriente del Golfo (GSI) y la oscilación del Atlántico Oriental (EA).

Resp.	Pred.	R^2_{adj}	$R_{P^2_{adj}}$	FACTOR	$R_{P^2_{adj}}$	$R_{I^2_{adj}}$	$R_{R^2_{adj}}$
Viento				AEM	0,36	----	0,64
T. Aire	NAO ₀	- 0,04		REGIONAL	0,01	0,08	0,13
	GSI ₁	- 0,03					
	EA ₀	+ 0,01	+ 0,01	AEM	0,78		
Radiación	GSI ₁	- 0,03		REGIONAL	n.s.	0,03	0,06
				AEM	0,91		
Precipit.	AO ₀	- 0,06	- 0,08	REGIONAL	0,08	0,00	0,83
				AEM	0,09		

Tabla 3.2.8. Condicionantes de la periodicidad de las variables de climatología local de la laguna de Las Madres durante el periodo 1992-2011. Resultado del análisis de codependencias para la temperatura del aire (T. Aire), la radiación y la precipitación (Precipit.). Se presenta para cada una de las periodicidades (ciclo) en años de las variables respuesta (Resp.), las variables predictoras (Pred.) seleccionadas de la tabla 3.2.7 junto con el valor absoluto de su coeficiente de codependencia ($absC_{y,x;w}$), su estadístico ($absT_v$) y su significación ($Pval_{fam}$). Las siglas de las variables predictoras son las indicadas en la Tabla 3.2.7.

RESP.	CICLO (años)	PRED.	$absC_{y,x;w}$	$absT_v$	$Pval_{fam}$
T. Aire	1	NAO	0,17	107,43	0,001
		GSI	0,16	98,91	0,001
		EA	0,06	36,24	0,001
Radiación	1	GSI	0,16	170,49	0,001
Precipit.	0,5	AO	0,03	6,34	0,002



Capítulo 4

Análisis de las series temporales de las variables físico-químicas de la laguna

En este Capítulo se analizan las series temporales de las propiedades físicas de la laguna de Las Madres que pudieran tener relación con la dinámica planctónica: la transparencia del agua, el espesor de la capa fótica, el espesor de la capa de mezcla, la razón entre ambas y la temperatura del agua. También se estudian las dinámicas de las concentraciones de los nutrientes: nitrato, amonio, nitrógeno total, ortofosfato y fósforo total, así como la del cociente de Redfield (N:P).

De las series temporales se analizan los componentes de su dinámica: la tendencia y sus fluctuaciones. Además para las variables físicas, se determina el día juliano en el que se produce la tendencia central de su estacionalidad, con la intención de observar posibles adelantos o retrasos en el tiempo, que pudieran atribuirse al cambio climático.

Finalmente, entre las variables de clima regional y local se identifican los factores condicionantes de las variables físico-químicas.

4.1. DINÁMICA DE LAS VARIABLES FÍSICAS DE LA LAGUNA

4.1.1. Transparencia del agua

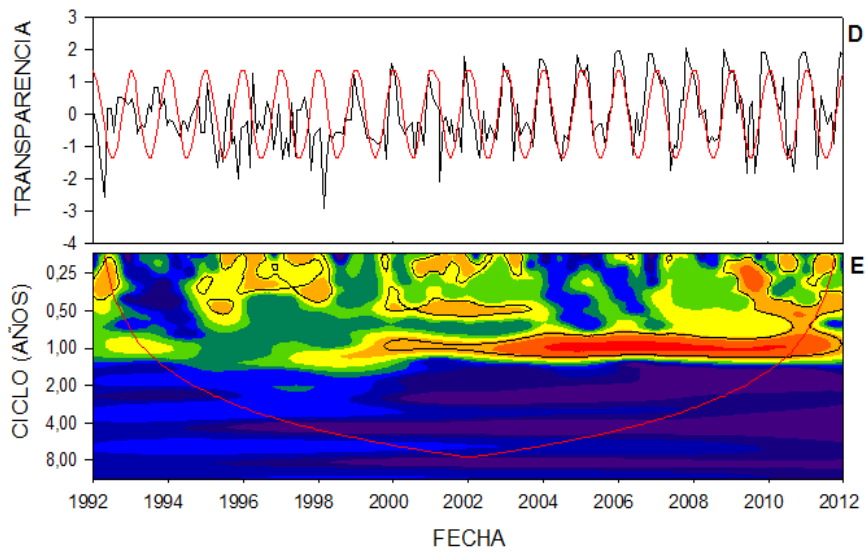
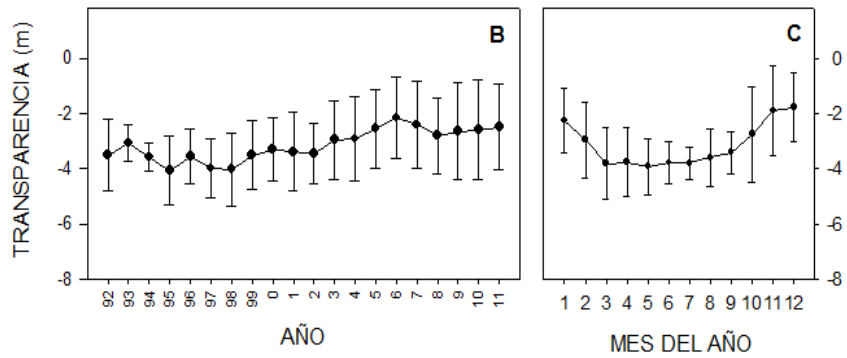
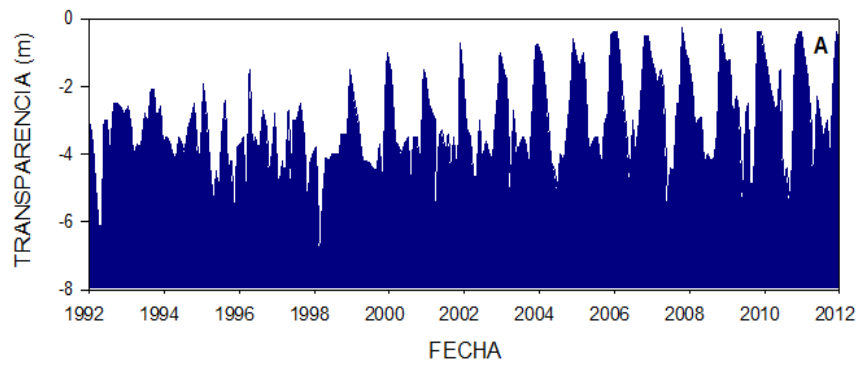
La transparencia del agua, medida como la profundidad de desaparición del disco de Secchi, presenta un promedio de $3,1 \pm 1,4$ m. El valor máximo, 7,2 m, se alcanza en febrero de 1998 y el mínimo, 0,3 m, en el mes de octubre de los años 2007 y 2008 (Fig. 4.1A). Los años con mayor transparencia promedio son 1995 y 1998 (4,1 m) y en el que ocurre la menor transparencia es 2006 (2,2, m); esto corresponde con la tendencia positiva que se observa en la serie (Fig. 4.1B). El análisis AEM confirma esta tendencia, que explica el 12% de la varianza.

En la dinámica de los promedios mensuales (Fig. 4.1C), se observa estacionalidad anual: en los meses primaverales y estivales (marzo a septiembre) el lago es más transparente, al contrario de lo que ocurre en los meses otoñales e invernales (octubre a marzo). El análisis AEM confirma que la estacionalidad anual (11,5-12,1 meses) explica el 34% de su varianza (Fig. 4.1D y Tabla 4.1.1).

Una vez eliminada la tendencia, el análisis de ondas presenta un espectro (Fig. 4.1E) con un ciclo anual desde el año 2000 y un ciclo semestral durante los periodos 2000-2003 y 2009-2011. Es decir, sólo a partir del año 2000 la serie presenta una estacionalidad significativa y es desde 2003 cuando resulta más acentuada.

La evolución del día juliano en el que se produce el punto álgido de la estacionalidad de esta variable no presenta ninguna tendencia (Tabla 4.1.2). Respecto a la variabilidad anual, el coeficiente de variación aumenta desde el inicio, ajustándose a una función lineal que explica el 79% de su varianza (Tabla 4.1.2). Este hecho se debe a la marcada estacionalidad que ocurre hacia los últimos años de la serie.

Figura 4.1. A. Dinámica de la transparencia del agua en la laguna de Las Madres durante los años 1992-2011. B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM, si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{val} < 0,05$) están bordeadas en negro.



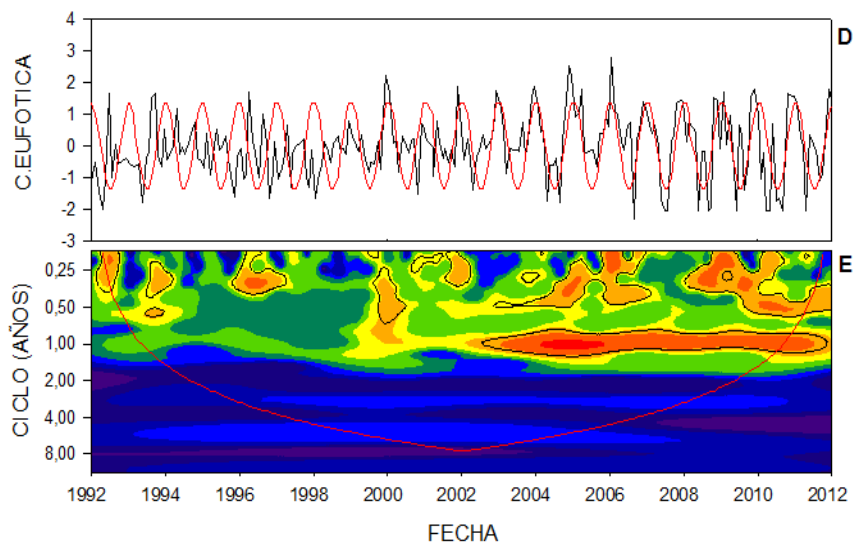
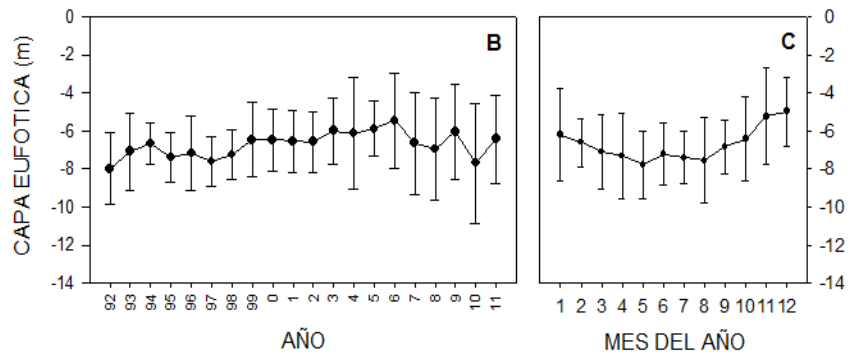
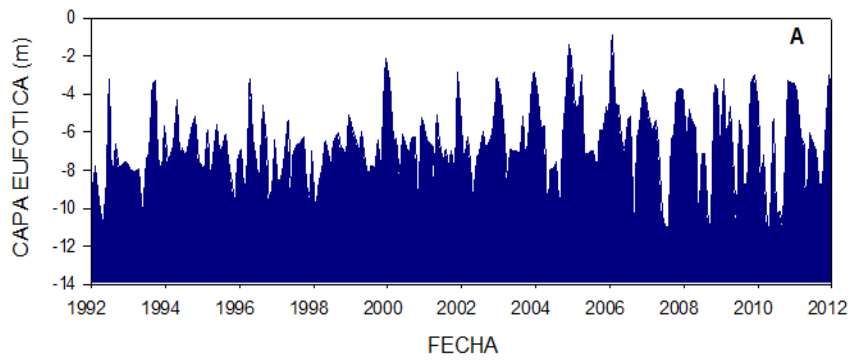
4.1.2 Zona fótica

La profundidad promedio de la zona fótica para el periodo de estudio es $6,7 \pm 2,1$ m, siendo máxima (11,5 m) en el mes de agosto de 2006 y mínima (0,9 m) en enero del mismo año, un año excepcional (Fig. 4.2A). En promedio anual, 1992 resulta el año con mayor zona fótica (8,0 m) y 2005-2006 los de valores menores (menos de 6 m; Fig. 4.2B). En los meses de otoño-invierno (noviembre a febrero) se observa la profundidad iluminada menor, mientras que en los de primavera-verano (marzo a octubre) ocurre la mayor capa fótica (Fig. 4.2C). El análisis AEM no detectó ninguna tendencia ni periodicidad interanual, pero sí resultó significativa una estacionalidad anual, la cual explica 23% de su varianza (Fig. 4.2D y Tabla 4.1.1).

El análisis de ondas de la serie sin tendencia (Fig. 4.2E) destaca el ciclo anual desde 2003. También, a partir de ese año se observan ciclos de uno a seis meses.

La evolución del día juliano en el que se produce el punto álgido de la capa fótica no sigue ninguna tendencia (Tabla 4.1.2). Su variabilidad anual aumenta, llegando a doblar su valor al final de los 20 años de duración del periodo de estudio. Por ello, el coeficiente de variación anual se ajusta a una función lineal positiva que explica el 56% de su varianza (Tabla 4.1.2), siendo esto coherente con que el hecho de la zona fótica siga una periodicidad anual desde 2003.

Figura 4.2. A. Dinámica de la profundidad de la zona fótica en la laguna de Las Madres durante los años 1992-2011. B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM, si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{val} < 0,05$) están bordeadas en negro.

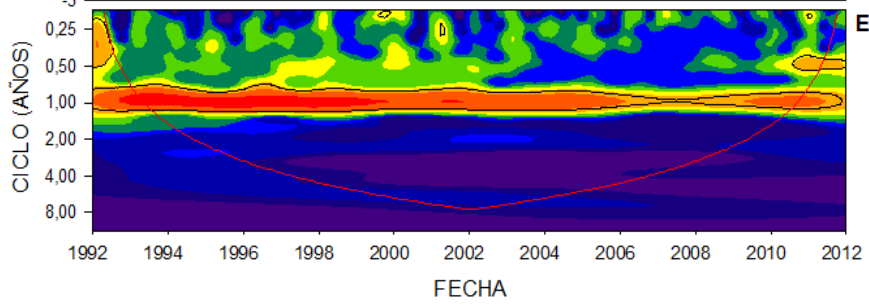
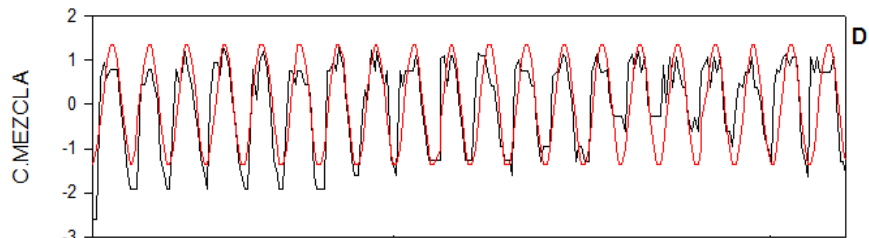
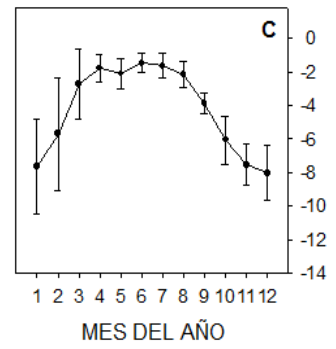
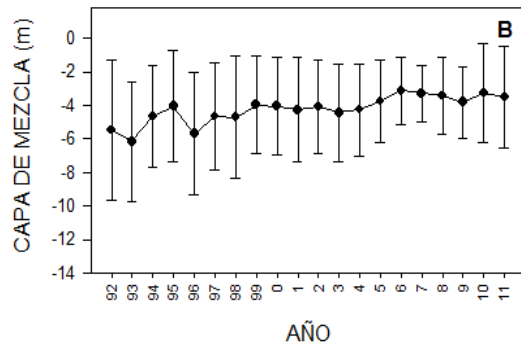
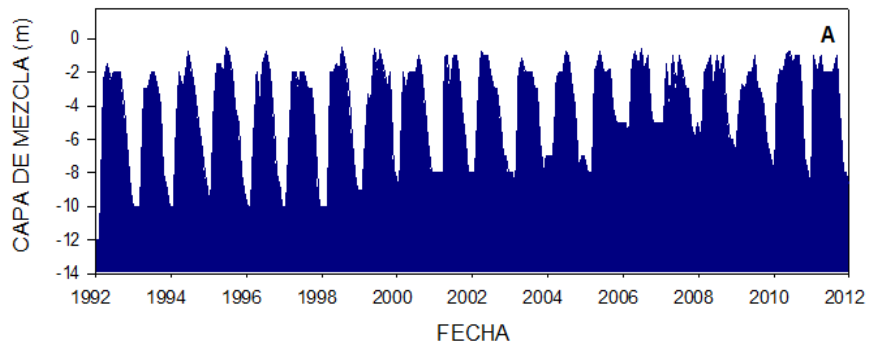


4.1.3. Capa de mezcla

El grosor promedio del epilimnion es de $4,2 \pm 3,0$ m durante el periodo estudiado. Llega a alcanzar los 12,0 m (enero y febrero 1992) y valores mínimos de 0,5 m en los meses de junio de 1995 y julio de 1998 (Fig. 4.3A). Se aprecia una ligera tendencia creciente en los valores anuales promedio (Fig. 4.3B), siendo 2006 el año con menor grosor de epilimnion (3,1) y 1993 el de mayor (6,2m). Esta tendencia no se ve corroborada por el análisis AEM, ni tampoco se constatado ninguna periodicidad interanual (Tabla 4.1.1). Sí se detecta una estacionalidad anual, que explica el 69% de su varianza, en la que los meses de primavera-verano (marzo a septiembre) presentan la capa de mezcla de menor espesor, y los meses de invierno (noviembre a enero), la de mayor grosor (Fig. 4.3C y D). El espectro del análisis de ondas (Fig. 4.3E) muestra que la zona de mezcla experimenta una dinámica estacional durante todo el periodo de estudio que casi se interrumpe entre los veranos de 2006 y 2007.

Desde 1992 hasta 2011, el momento juliano en que se produce el punto álgido se ha adelantado en 37 días aproximadamente, con una tasa de 1,8 días por año, siguiendo una tendencia lineal decreciente cuya varianza explicada asciende al 51% (Tabla 4.1.2). Por otra parte, el coeficiente de variación anual no presenta ninguna tendencia a lo largo de la serie (Tabla 4.1.2).

Figura 4.3. A. Dinámica de la profundidad de la zona de mezcla en la laguna de Las Madres durante los años 1992-2011. B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM, si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{val} < 0,05$) están bordeadas en negro.



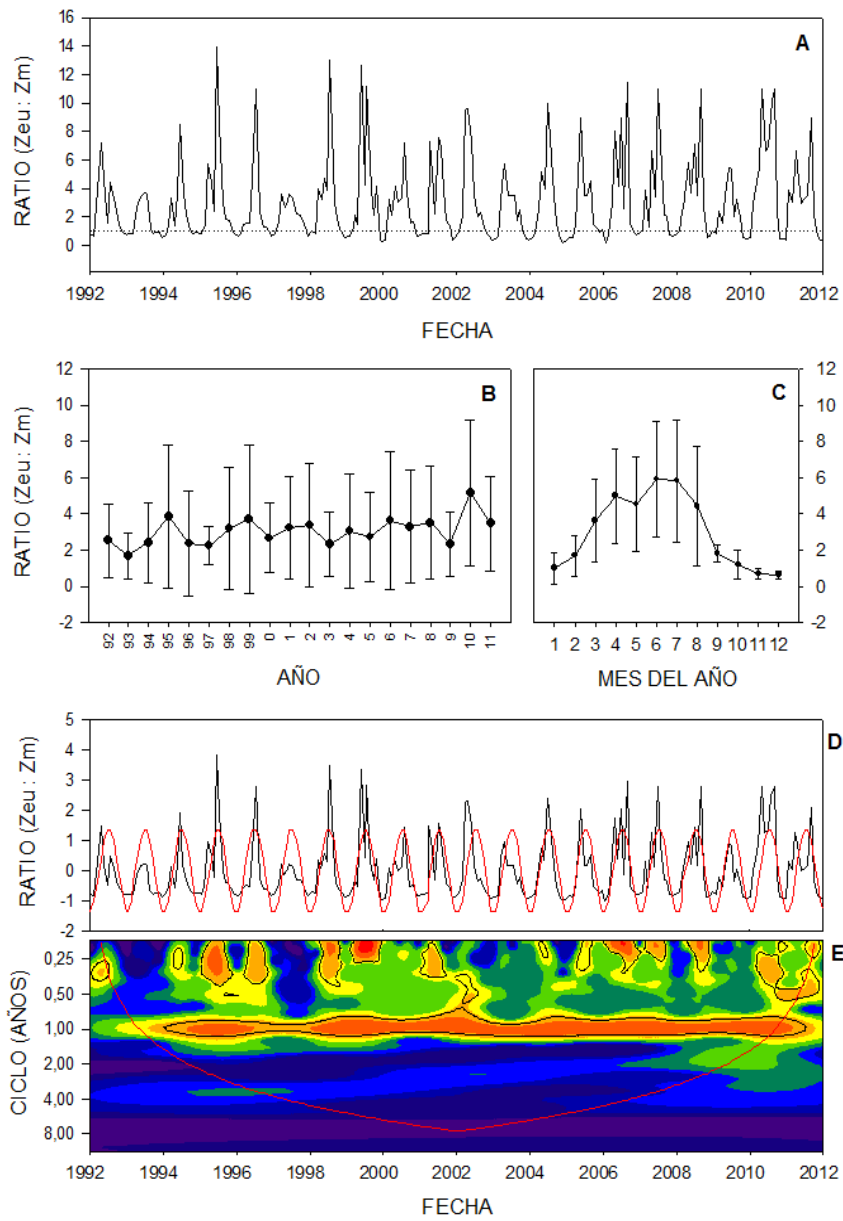
4.1.4. Cociente capa fótica:capa de mezcla

La razón entre la profundidad de la zona fótica y la zona de mezcla vertical del agua ($Z_{eu}:Z_m$) es $3,0 \pm 2,9$ en promedio durante el periodo estudiado. El valor máximo observado es de 14,0 en junio de 1995 y el mínimo de 0,2 en enero de 2006 y noviembre de 2004 (Fig. 4.4A). Los valores promediados anualmente no parecen presentar tendencia, ni una clara fluctuación periódica interanual (Fig. 4.4B), viéndose esto confirmado por el análisis AEM (Tabla 4.1.1).

Se observa estacionalidad en la dinámica de los promedios de mensuales, confirmada por el 42% de varianza explicada en el AEM (Fig. 4.4C-D, Tabla 4.1.1). Los meses de otoño-invierno alcanzan los valores más bajos de $Z_{eu}:Z_m$, al contrario que los primaverales y estivales. El análisis de ondas detecta que esta estacionalidad empieza a mediados del año 1994, permaneciendo constante hasta mediados de 2011 (Fig. 4.4E).

Por último, la evolución del día juliano en el que se produce el punto álgido de la estacionalidad y su duración, así como la variabilidad anual no muestran ninguna tendencia lineal significativa (Tabla 4.1.2).

Figura 4.4. A. Dinámica de la razón profundidad de la zona fótica: zona de mezcla en la laguna de Las Madres durante los años 1992-2011. B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM, si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{val} < 0,05$) están bordeadas en negro.

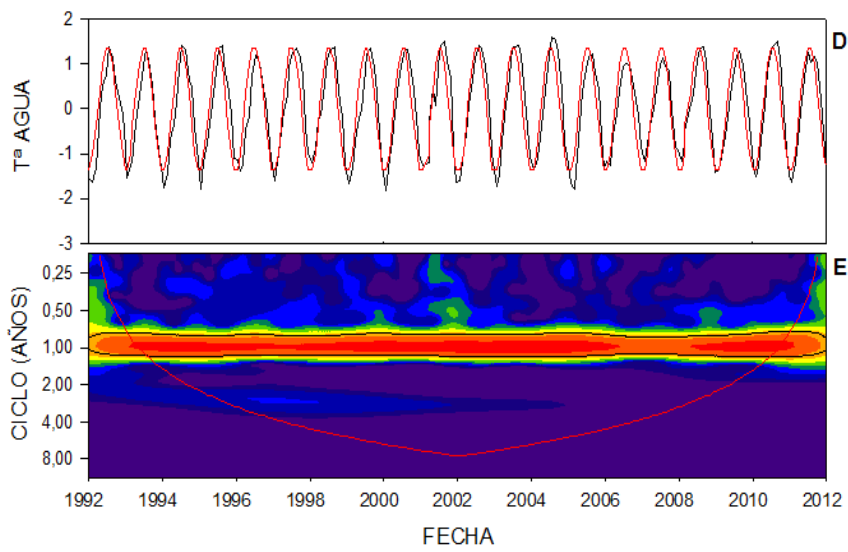
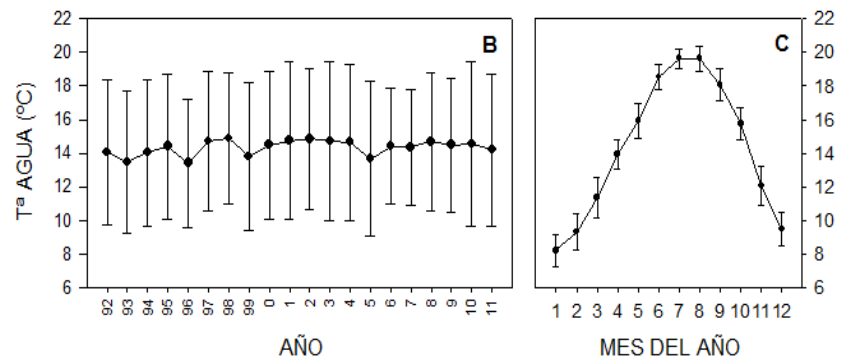
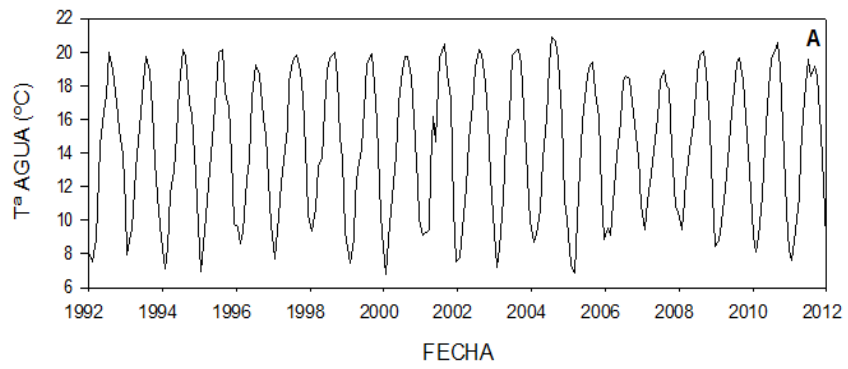


4.1.5. Temperatura del agua

El promedio de la temperatura y su correspondiente desviación estándar a lo largo del periodo de estudio fue $14,3 \pm 4,1$ °C; el valor mínimo de 6,8 °C se observó en enero de 2000, y su valor máximo, en julio de 2004 (20,9 °C; Fig. 4.5A). El año 1996 fue el de temperatura más fría en promedio (13,4 °C), mientras que 1998 presentó la cifra más cálida (14,9 °C). No se observan tendencias ni fluctuaciones claras (Fig. 4.5B), y tampoco en el análisis AEM (Tabla 4.1.1). Por otro lado, este método detectó una estacionalidad notable, que explica significativamente el 79% de su varianza y que presenta, como corresponde al área climática, los meses de invierno (diciembre a febrero) más fríos y los de verano (junio a septiembre) más cálidos (Fig. 4.5C y D). Con esta misma variable, se realizó un análisis de ondas (Fig. 4.5E) que permite observar, desde su inicio y a lo largo de toda la serie, una única banda horizontal dominante correspondiente a un ciclo anual; es decir, la temperatura del agua presentó una estacionalidad significativa a lo largo de todo el periodo de estudio, como era de esperar.

La evolución del día juliano en el que se produce el punto álgido de dicha estacionalidad decrece linealmente (Tabla 4.1.2): desde 1992 a 2011, el punto álgido de la temperatura del agua de la laguna se ha adelantado 10 días aproximadamente, siguiendo una tasa de 0,48 días por año ($R^2_{\text{adj}} = 0,23$). Todo ello, sin sufrir más variabilidad con el paso del tiempo (Tabla 4.1.2).

Figura 4.5. A. Dinámica de la temperatura del agua en la laguna de Las Madres durante los años 1992-2011. B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM, si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{\text{val}} < 0,05$) están bordeadas en negro.

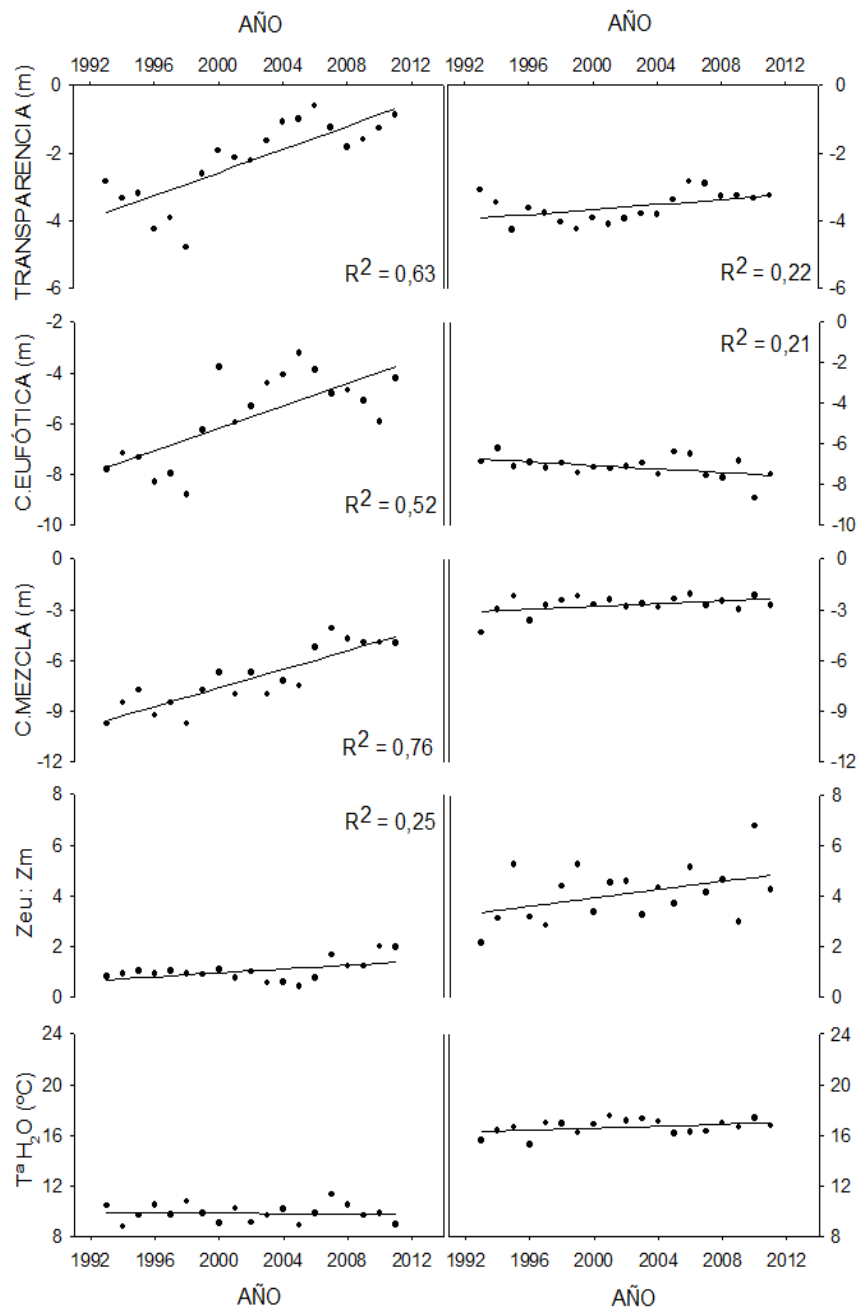


4.1.6. Dinámica de las variables físicas durante las fases lenta y rápida de la dinámica del fitoplancton

Las variables físicas evolucionan de modo diferente según las épocas o fases relativas al crecimiento fitoplanctónico (Fig. 4.6). Durante la fase lenta (noviembre a febrero), la transparencia del agua y la capa fótica disminuyen a razón de 1,7 y 2,2 metros por década, respectivamente (Tabla 4.1.3). La capa de mezcla también disminuye, a razón de 2,8 metros por década. De forma opuesta, el cociente $Z_{eu} \cdot Z_m$ aumenta ligeramente con una tasa de 0,4 por década (Fig. 4.6 y Tabla 4.1.3). Por último, la temperatura promedio de toda la columna de agua parece mantenerse constante en un promedio de 9,8 °C durante toda la serie temporal (Fig. 4.6 y Tabla 4.1.3).

Durante la fase rápida (marzo a octubre), el cambio observado es dispar según la variable considerada (Fig. 4.6). La transparencia se reduce 0,4 metros por década, mientras que la capa fótica se hace más profunda con la misma velocidad (Fig. 4.6 y Tabla 4.1.3). Si nos ceñimos exclusivamente a los periodos veraniegos (de junio a septiembre, ambos incluidos), la reducción de la transparencia es aún mayor, con una pendiente de 1,3 metros por década ($R^2_{adj} = 0,52$; $Pval < 0,001$). La capa de mezcla, la razón $Z_{eu} \cdot Z_m$ y la temperatura del agua no experimentan tendencia significativa alguna durante este periodo (Fig. 4.6 y Tabla 4.1.3). La temperatura promedio de toda la columna de agua fue constante, con un promedio de 16,6°C a largo de los 20 años de muestreo (Fig. 4.6 y Tabla 4.1.3), el cual es 6,8 °C más caliente que durante la fase lenta, diferencia que resulta estadísticamente significativa ($Pval = 0,001$).

Figura 4.6. Evolución de los promedios de las propiedades físicas durante las fases lenta (de noviembre a febrero, ambos inclusive; paneles izquierdos) y rápida de la dinámica del fitoplancton (de marzo a octubre, ambos inclusive; paneles derechos) en la laguna de Las Madres durante los años 1992-2011. Se muestra el ajuste a una función lineal y su varianza explicada (R^2_{adj}) cuando es significativo ($Pval \leq 0,05$).



Si estudiamos la temperatura de cada una de las capas de la columna de agua durante los meses de verano (junio a agosto) entre los años 1992 y 2011, se observa que tienen promedios significativamente diferentes (Fig. 4.7A; $F_{obs} = 33,9$; $P_{val} = 0,001$). El epilimnion muestra un promedio de $25 \pm 1,1^{\circ}\text{C}$, el metalimnion de $20 \pm 0,8^{\circ}\text{C}$ y el hipolimnion de $15 \pm 0,6^{\circ}\text{C}$. Si estudiamos su evolución a lo largo de estos 20 años, se observa que las temperaturas promedio de epilimnion y metalimnion se incrementan significativamente, con tasas de $1,5^{\circ}\text{C}$ y $0,8^{\circ}\text{C}$ por década, respectivamente; mientras que la del hipolimnion se mantiene constante (Tabla 4.1.4). La diferencia de los promedios de temperatura medida en el epilimnion y en el hipolimnion asciende $1,5^{\circ}\text{C}$ por década.

Cuando se representa la posición relativa de la transparencia, la capa fótica y la capa de mezcla, se observan bien las diferencias de sus series entre las fases lenta y rápida de la dinámica del fitoplancton. En la primera (Fig. 4.7B), se pueden diferenciar tres periodos: i) entre noviembre de 1992 y febrero de 1998, la capa de mezcla estuvo a 8,9 m de profundidad, un metro por debajo de la capa fótica, mientras que la columna de agua fue transparente hasta los 4 m de profundidad; ii) entre noviembre de 1998 y febrero de 2005, la capa de mezcla se redujo hasta los 7,4 m de profundidad, la capa fótica disminuyó hasta los 4,7 m de profundidad y la transparencia hasta los 1,8 m, y iii) entre noviembre de 2005 y febrero de 2011, la capa de mezcla y la capa fótica se cruzan a los 4,8 m, mientras que la transparencia se mantiene a 1,2 m de profundidad (Fig. 4.7B). Es decir, al inicio del periodo estudiado el espesor de la capa de mezcla representa el 75% de la columna de agua, pero al final del mismo se reduce al 42%. Desde el punto de vista del fitoplancton, estas tres etapas pueden definirse como una primera en la que dispone de una amplia zona de mezcla (8 m) con radiación fotosintéticamente activa (PAR), una segunda en la que la zona fótica ha disminuido, cubriendo un 64% de la zona de mezcla, y una tercera época cuando la zona de mezcla se ha reducido a 5 metros, pero que recibe radiación PAR en todo su espesor.

A diferencia de lo anterior, durante la fase rápida del fitoplancton, no se observan tres periodos, manteniéndose constante la posición relativa de las tres capas: la capa de mezcla a 2-3 m, la transparencia a 3-4 m y la capa fótica a 6-8 m (Fig. 4.7C).

Finalmente, cuando se estudia la resistencia térmica de la laguna de Las Madres durante los meses de verano (junio a agosto) a lo largo de los años, se observa que la misma aumenta a razón de 0,06 °C/m por año, ajustándose a una función lineal que explica el 23,7% de su varianza (Pval = 0,022; Fig. 4.7D). Sin embargo, en el ajuste a una función sigmoïdal (Pval = 0,001; Fig. 4.7D), que presentó mejor valor relativo de Akaike (0,97), se destaca el incremento abrupto de la resistencia térmica en el verano de 1999, a partir del cual se mantuvo relativamente constante (excepción de 2005 y 2006 con resistencias térmicas por encima de 5°C/m).

4.1.7. Factores condicionantes de las variables físicas de la laguna

En la relación de variables regionales con las condiciones del agua de la laguna, vemos que los valores negativos de los índices de la oscilación del Atlántico Este (EA) y la oscilación de la corriente meridional de El Niño (ENSO) corresponden a una reducción de la transparencia ($R^2_{adj} = 0,02$; Tabla 4.1.5). Esta transparencia aumenta cuando se dan los mayores valores de la radiación, la cual es la que más varianza explica de la penetración de la luz ($R^2_{adj} = 0,21$; Tabla 4.1.5). Un análisis de codependencias permitió identificar que la radiación es también la variable que condiciona la estacionalidad (ciclo de un año) de la transparencia (Tabla 4.1.6).

Sin embargo, cuando se considera por separado la autocorrelación temporal (AEM) en el modelo, es decir, se segregan la tendencia y la estacionalidad anual de la transparencia (véase el Apartado 4.1.1), se detecta que éste explica el 22% de su varianza y la radiación ya no resulta un factor determinante de la transparencia (Tabla 4.1.5). El factor regional explicó por sí solo un 2% de la varianza, no atribuible a la tendencia ni a la estacionalidad, mostrando que desviaciones ocasionales (no periódicas) de los índices ENSO y EA pueden condicionar la transparencia de la laguna de Las Madres. Este hecho coincide con lo descrito en el Apartado anterior: la reducción de la transparencia entre noviembre 1997 y febrero 2000 (Fig. 4.7B) se solapa con un intenso fenómeno de El Niño (ENSO positivo), seguido de un intenso fenómeno de La Niña (ENSO negativo), experimentados por la Oscilación de la corriente meridional (Fig.

3.5B). Más aún, este patrón se observa a lo largo de toda la serie temporal, si bien de forma menos acusada.

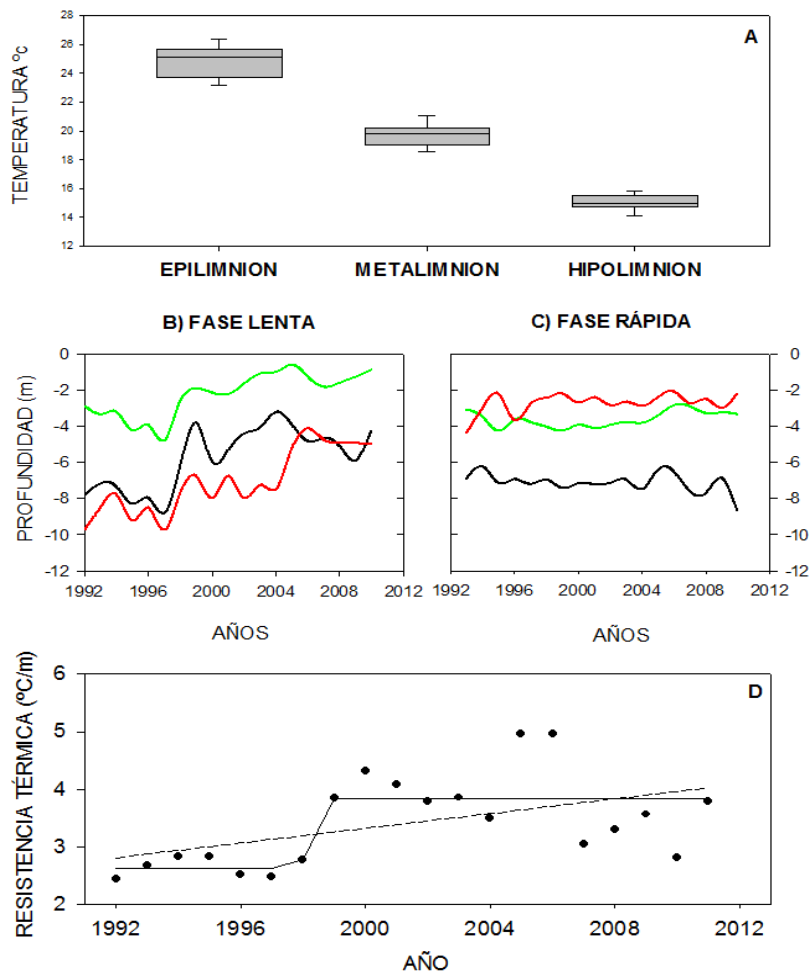


Figura 4.7. A. Temperatura media y su desviación estándar en las capas del epilimnion, metalimnion e hipolimnion de la columna de agua durante los meses de verano (junio a agosto) entre los años 1992 y 2011 de la laguna de Las Madres. B-C. Evolución de la transparencia (línea verde), la capa fótica (línea negra) y la capa de mezcla (línea roja) durante la fase de crecimiento lento (panel de la izquierda) y de la fase de crecimiento rápido del fitoplancton (panel de la derecha). D. Evolución de la resistencia térmica durante los veranos mostrando su ajuste lineal (línea discontinua) y sigmoidal (línea continua).

En cuanto a los posibles condicionantes del espesor de la capa fótica, la radiación resulta el factor más relevante para su aumento ($R^2_{adj}=0,11$; Tabla 4.1.5), mientras que una reducción de esa capa tiene lugar a valores negativos del ENSO ($R^2_{adj}=0,03$). Sin embargo, el poder explicativo de la radiación desaparece cuando se segrega en el análisis la autocorrelación temporal (AEM) de la capa fótica (Tabla 4.1.5); es decir, cuando se trabaja con el residual de la serie sin su periodicidad anual (véase el Apartado 4.1.2). En este mismo sentido, vemos que, según el análisis de codependencias, la radiación es la variable condicionante de la estacionalidad de la capa fótica ($absC_{y,x;w} = 0,33$; Tabla 4.1.6). El factor regional representado por el índice ENSO explicó por sí solo un 2% de varianza no periódica. Al igual que con la transparencia, esto corrobora que desviaciones puntuales del índice ENSO puedan condicionar la dinámica de la capa fótica y se corresponde bien con lo descrito en el Apartado anterior para la transparencia.

La interacción entre la autocorrelación y los factores ambientales, incluyendo todas las variables predictoras, explicó el 11% de varianza (Tabla 4.1.5); finalmente, un 75% de la varianza de esta variable respuesta no se vio explicada por los factores ambientales ni por la AEM (R^2_{adj} ; Tabla 4.1.5). Si se incluye la transparencia como otra covariable predictora, se observa que ésta explica el 31% de la varianza del espesor de la capa fótica, y también que la varianza explicada por la interacción entre los factores ambientales y la autocorrelación temporal aumentó a un 22%, ascendiendo la varianza residual de este último modelo al 44%.

Los valores mayores de radiación y temperatura del aire favorecen un menor espesor de la capa de mezcla, con una varianza explicada del 60% y 42%, respectivamente (R^2_{adj} ; Tabla 4.1.5). Con menos relevancia en el análisis, los valores negativos del índice de la Oscilación de la Corriente del Golfo se corresponden con una capa de mezcla menos profunda ($R^2_{adj} = 0,03$; Tabla 4.1.5). Cuando se incluye en el análisis la periodicidad anual de esta propiedad física de la laguna (AEM, véase el Apartado 4.1.3), la capacidad explicativa de los factores de climatología regional y local desaparece. Sin embargo, la varianza explicada por la interacción entre los factores ambientales y el AEM supone el 60% (R^2_{adj} ; Tabla 4.1.5). Y esta elevada relación con la periodicidad de la serie, se demuestra de nuevo cuando el análisis de codependencias desvela que las tres variables

predictoras (radiación, temperatura del aire e índice GSI) condicionan la periodicidad, éste último en menor medida ($0,13 \leq \text{abs}C_{y,x;w} \leq 0,76$; Tabla 4.1.6).

Cuando se estudia el espesor de la capa de mezcla (Z_m) en las fases lenta (noviembre a febrero) y rápida (marzo a octubre) de la dinámica del fitoplancton, se observa una gran reducción de la Z_m durante la primera parte de los 20 años de estudio (Fig. 4.7.B). Con el objetivo de poder explicarlo, se consideran diversas variables predictivas. Por un lado, aquéllas que durante el otoño anterior pudiesen retrasar el inicio de la mezcla de la columna de agua; entre estas: el promedio de la velocidad del viento y temperatura del aire entre los meses de septiembre y noviembre, la resistencia térmica, la diferencia de temperatura entre el epilimnion e hipolimnion entre junio y agosto y el día juliano en el que produce la caída otoñal de la temperatura del aire. Por otro lado, también se consideraron aquellas variables que, durante la primavera posterior, pudiesen interrumpir la mezcla de agua o adelantar su fin: los días julianos cuando ocurre la explosión primaveral de la temperatura y la radiación, la temperatura del aire del mes de abril y, finalmente, el día juliano en el que se produce la tendencia central de la dinámica de la capa de mezcla.

Cuando se relaciona la profundidad Z_m de la fase lenta frente a las diversas variables predictivas posibles, únicamente se seleccionaron como significativas la diferencia de temperaturas entre epilimnion e hipolimnion, así como el día juliano de la tendencia central de la capa de mezcla. Tras incluir la autocorrelación temporal como covariable, estas dos variables ambientales explican conjuntamente el 10% de la varianza explicada de la capa de mezcla ($R_A^2_{\text{adj}}; P\text{val} = 0,007$). Si se tiene en cuenta la interacción de variables predictoras y AEM (tendencia y periodicidad), queda explicado un 70%; por tanto, únicamente subsiste un 15% de varianza residual por explicar.

Cuando relacionamos estos resultados con los de los Apartados anteriores, vemos que un aumento de la intensidad de la estratificación cuantificado por la diferencia de temperatura de entre epilimnion e hipolimnion de la columna estratificada, junto con el adelanto de la estratificación cuantificado mediante la tendencia central de la dinámica de la capa de mezcla, explicarían por qué la mezcla de la columna de agua de la laguna de Las Madres se ha reducido en los últimos veinte años. Más aún, estos resultados refrendan que durante el

año 2006 (cuyo verano fue el más caluroso de toda la serie temporal) ocurriera la mayor reducción de la zona de mezcla al invierno subsiguiente, descrita en el Apartado 4.1.6. Luego estos resultados muestran que la mezcla de la columna de agua durante la fase de crecimiento lento del fitoplancton (noviembre a febrero) está condicionada por la intensidad de la estratificación como consecuencia del calentamiento de Las Madres, por lo que responden con un retraso de seis meses a los cambios de la climatología local que se han producido durante la fase rápida anterior (marzo a octubre).

En relación con la estratificación de la columna de agua de la laguna, el aumento de la resistencia térmica durante el periodo 1992-2011 se debe a un aumento de la temperatura del aire entre los meses de abril y agosto. Así se explica un 28% de su varianza ($P_{val} = 0,027$), una vez se ha descartado el efecto AEM; es decir, se trata de una covariación de los máximos aperiódicos. Esta relación resulta aún más evidente durante 2005 y 2006, cuando la columna de agua de Las Madres presenta los mayores valores de resistencia térmica coincidiendo con los mayores promedios de temperatura del aire (véase el Apartado 4.1.6). Además, los cambios abruptos de la resistencia térmica durante los veranos de 1999 y 2000 (Fig. 4.7.D) coinciden con dos años con valores negativos del índice ENSO (Fig. 3.5.A), es decir, con fenómenos de La Niña en la corriente meridional de El Niño. Por último, también se incluye en el análisis el promedio de la radiación entre los meses de abril y agosto, pero esta variable no se ve seleccionada en función de su significación (selección por pasos).

La razón entre el espesor de la capa fótica y la capa de mezcla ($Z_{eu}:Z_m$) está condicionada principalmente por variables de climatología local. Unas mayores radiación y temperatura del aire favorecen mayores cocientes, explicando respectivamente un 39% y un 26% de la varianza (R^2_{adj} ; Tabla 4.1.5). Con menor importancia en el análisis, los índices de la Oscilación del Atlántico Oriental (EA) y de la Corriente del Golfo (GSI) explican un 2% de la varianza cada uno (R^2_{adj} ; Tabla 4.1.5). Cuando se incluye en el modelo la estacionalidad anual de la razón $Z_{eu}:Z_m$ (Apartado 4.1.4) como autocorrelación temporal (AEM), la climatología local explica por sí sola un 3% de la varianza, y la regional, un 2% (R^2_{adj} ; Tabla 4.1.5). El análisis de codependencias muestra que la radiación y la temperatura del aire presentaron los mayores coeficientes absolutos, por lo que resultan los condicionantes de la estacionalidad del cociente $Z_{eu}:Z_m$ ($0,57 \leq \text{abs}C_{y,x:w}$

$\leq 0,60$; Tabla 4.1.6). Luego el 37% de varianza explicada en interacción entre factores ambientales y el AEM ($R_{i,adj}^2$; Tabla 4.1.5) procede de la climatología local.

Finalmente, una temperatura del aire más calurosa y una mayor radiación provocan una mayor temperatura del agua de la laguna ($0,90 \leq R_{adj}^2 \leq 0,92$; Tabla 4.1.5). Por otro lado, las precipitaciones ocurridas en el mes anterior disminuyen la temperatura del agua; aunque su relevancia en el análisis sea mucho menor ($R_{adj}^2 = 0,04$; Tabla 4.1.5). El análisis de codependencias sugiere que la radiación y la temperatura del aire son los mayores condicionantes de la estacionalidad de la temperatura del agua, muy por encima del resto de las variables predictoras ($_{abs}C_{y,x;w} \leq 0,82$; Tabla 4.1.6). Por ello, cuando en el modelo se incluye la periodicidad anual de la temperatura del agua, los factores de clima regional y local pierden su capacidad explicativa ($R_{p,adj}^2$; Tabla 4.1.5), la cual se traslada al 91% de la interacción entre factores ambientales y el AEM ($R_{i,adj}^2 = 0,04$; Tabla 4.1.5). Luego la relación observada de la temperatura de la laguna con los índices de climatología regional de la Oscilación del Atlántico Norte (NAO), ENSO y GSI ($0,02 \leq R_{adj}^2 \leq 0,05$; Tabla 4.1.5) se limita a su estacionalidad.

Aún así, el factor de clima local explica un 3% de la variabilidad aperiódica ($R_{p,adj}^2 = 0,04$; Tabla 4.1.5). Este es el motivo de que, una vez se ha descartado el efecto de la tendencia, un aumento del promedio de la temperatura del aire en verano (junio a agosto) se corresponda con un aumento de la temperatura del epilimnion ($R_{adj}^2 = 0,08$; $Pval = 0,012$) durante esas mismas fechas. Igualmente, un aumento del promedio de la temperatura del aire entre los meses de abril y agosto explicó un 11% del aumento de la diferencia de promedios de temperatura del agua entre el epilimnion e hipolimnion durante la estratificación de la columna ($Pval = 0,027$). En esta comprobación también se incluyó al promedio de la radiación entre los meses de abril y agosto como variable predictora, pero fue descartada en la selección por pasos. Cabe recordar que –según se ha descrito en el Capítulo anterior (Apartado 3.2.6)– un aumento de temperatura del aire entre los meses de mayo y septiembre se correlacionó con índices positivos del índice de la Oscilación del Atlántico Oriental.

La tasa de aumento de temperatura del epilimnion ($1,5 \text{ }^\circ\text{C/década}$), durante los meses de junio a agosto, fue significativamente mayor que la de la temperatura del aire ($0,7^\circ\text{C/década}$) ($DIF = 0,079$; $Pval = 0,010$) durante ese mismo

periodo; pero no fue diferente que la tasa de cambio del índice de la Oscilación del Atlántico Oriental (0,5/década; DIF = 0,066; Pval = 0,062).

Finalmente, el adelanto de la tendencia central de la dinámica de la capa Z_m durante la estratificación, sucedida simultáneamente con la fase rápida de crecimiento del fitoplancton, se explica por un aumento de la temperatura del aire entre los meses de mayo y septiembre, siendo significativa su relación tras controlar el efecto de la tendencia ($R^2_{\text{adj}}=0,09$; Pval = 0,049).

A modo de recopilación de estos resultados complejos, queremos resaltar aquí que: i) la climatología local es el principal factor condicionante de la periodicidad de las propiedades físicas de la laguna de Las Madres; ii) un incremento de la temperatura del aire y de la radiación se reflejan en un aumento de la temperatura de la columna de agua y de la intensidad de la estratificación; iii) la respuesta de la laguna a estos cambios es lenta, por lo que los efectos de la climatología local dan lugar con posterioridad a una menor mezcla de la columna; iv) la climatología regional también condiciona la periodicidad de la física de Las Madres, aunque en menor medida; v) pequeñas variaciones puntuales en los índices de las principales Oscilaciones atmosféricas, oceánicas y la interacción entre ambas pueden tener repercusiones de efecto perdurable en la profundidad de la transparencia y en el espesor de la capa fótica (ambas muy relacionadas entre sí).

4.2. DINÁMICA DE LOS NUTRIENTES

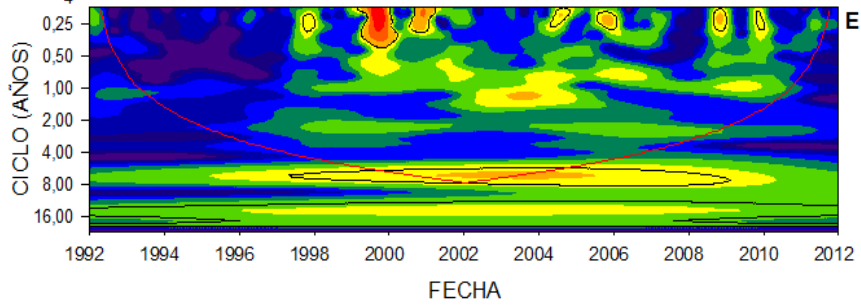
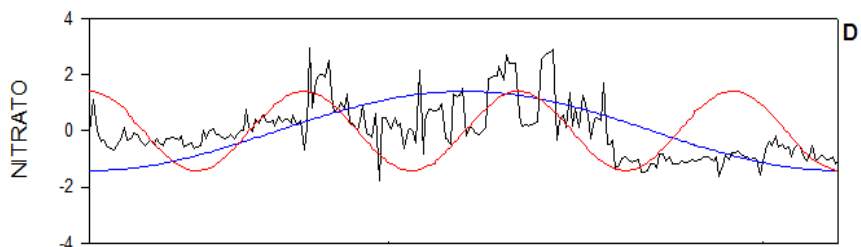
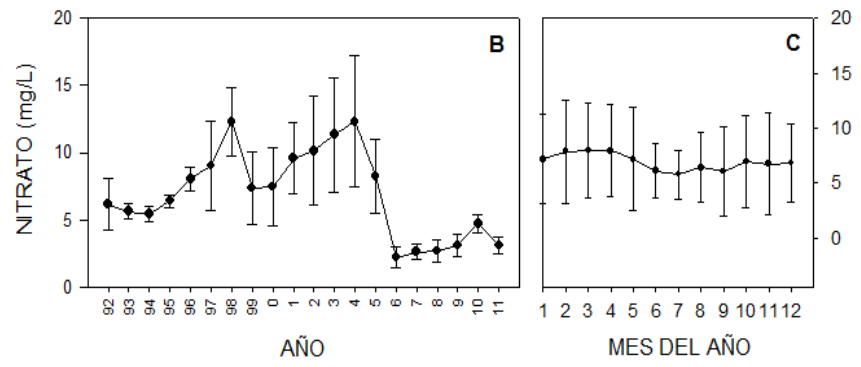
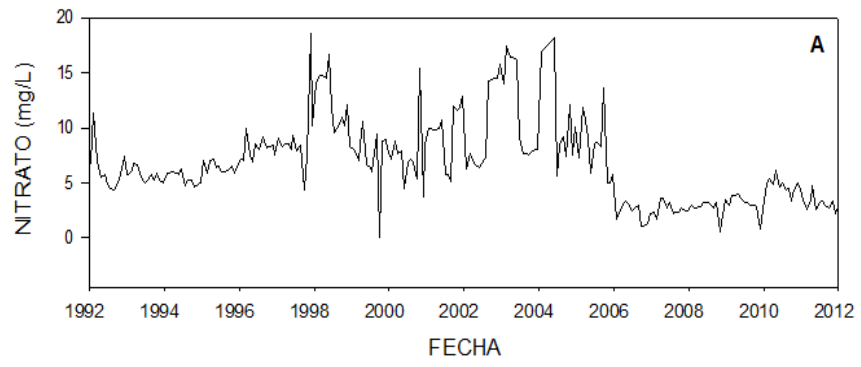
4.2.1. Nitrato

La concentración de nitrato a lo largo del periodo de estudio (1992-2011) presenta un promedio de $6,9 \pm 3,9$ mg/L, alcanzando un valor máximo de 18,5 mg/L en noviembre de 1997 y uno mínimo e indetectable durante septiembre de 1999 (Fig. 4.9A). La gráfica que representa los valores de los promedios anuales enseña un patrón bimodal, cuyos máximos se producen durante los años 1998 y 2004 (Fig. 4.9B). A partir de este último año y hasta 2006, cuando se produce el promedio más bajo, se nota un descenso en la concentración de nitrato (83%). El análisis de AEM confirma una tendencia decreciente de esta variable, que explica

el 10% de su varianza (Tabla 4.2.1), con una tasa de -2,05 mg/L por década. Los promedios mensuales de la concentración de nitrato no siguen un patrón de estacionalidad, aunque los meses de verano (junio, julio y agosto) presenten concentraciones menores que los de invierno-primavera (de enero a mayo) (Fig. 4.9C). El patrón bimodal observado se ve confirmado como periodicidad interanual por el análisis AEM. Dicha periodicidad explica el 50% de la varianza de la concentración de nitrato. Se detectan, además, dos fluctuaciones regulares con un periodo de 13 años y otro de 5-7 años (Tabla 4.2.1 y Fig. 4.9D); y queda refrendada la ausencia de estacionalidad.

Con la tendencia eliminada, el análisis de ondas (Fig. 4.9E) precisa cómo los ciclos de 5 a 8 años ocurren desde 1997 hasta el final de la serie (aunque se hallan, en parte, en una zona estadísticamente menos fiable). También se observan manchas significativas de ciclos de 3 a 6 meses coincidentes con los máximos y los descensos de los promedios anuales durante los inviernos de los periodos 1997-2000, 2005-2006 y en el año 2009. El coeficiente de variación no se ajustó a ninguna tendencia lineal (Tabla 4.2.2).

Figura 4.5. A. Dinámica de la concentración de nitrato en la laguna de Las Madres durante los años 1992-2011. B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM, si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{val} < 0,05$) están bordeadas en negro.



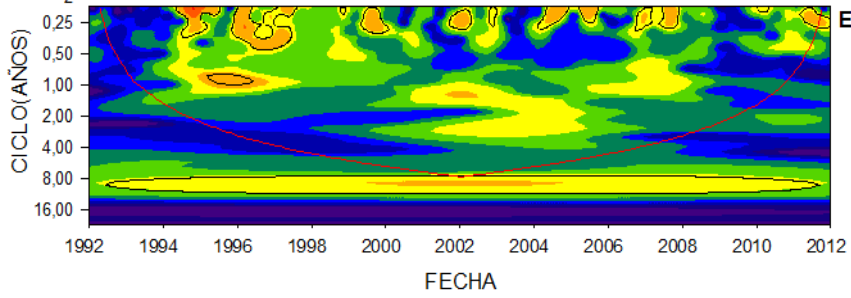
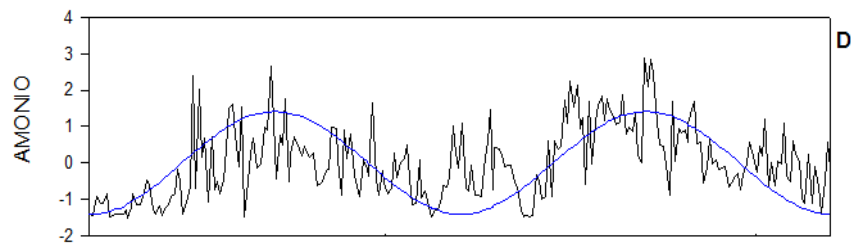
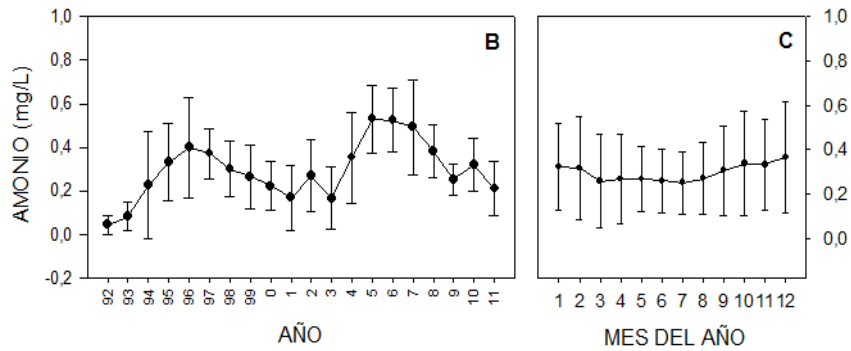
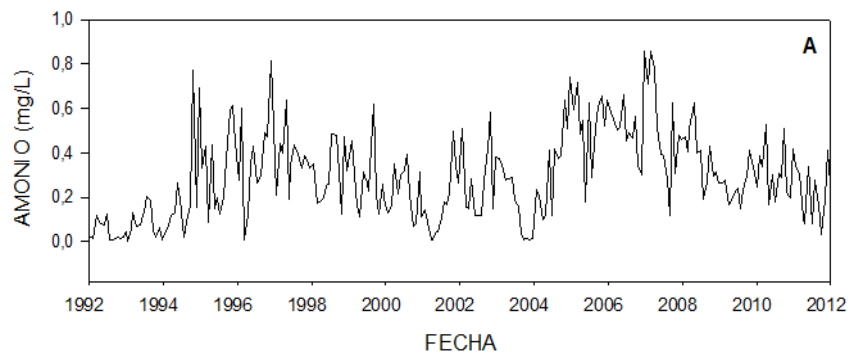
4.2.2. Amonio

El promedio de la concentración de amonio asciende a $0,3 \pm 0,2$ mg/L, alcanzando un valor máximo de 0,9 mg/L en diciembre de 2006 y el mínimo, indetectable, durante el mes de enero de 1993 (Fig. 4.10A). Al igual que en el caso de la concentración de nitrato, cuando se analiza la serie de los promedios anuales no se observa tendencia alguna, sino una fluctuación con dos máximos: en 1996-1997 y en 2005-2006, siendo éste mayor (0,5 mg/L; Fig. 4.10B). El análisis AEM no detecta tendencia alguna (Tabla 4.2.1).

Los promedios mensuales de la concentración de amonio presentan los valores menores en los meses de primavera-verano (de marzo a agosto), mientras que alcanza los valores más altos en otoño-invierno (Fig. 4. 10C). Aun así, no hay un claro patrón de estacionalidad, como corrobora el análisis de AEM, que –a su vez– demuestra una fluctuación con 8 años de periodicidad, explicando el 30% de la varianza (Fig. 4.10D; Tabla 4.2.1).

El espectro del análisis de ondas (Fig. 4.10E) destaca los ciclos de 8 a 10 años (con baja significación estadística). Estos ciclos coinciden con la periodicidad observada en el análisis AEM. También se aprecian ciclos anuales en 1995-1996 y otros más cortos, de 2 a 4 meses, de forma esporádica durante los años 2005-2006. Esas periodicidades cortas coinciden con los valores máximos de promedios anuales (Fig. 4.10B). El coeficiente de variación de este nutriente disminuyó a lo largo de la serie temporal y se pudo ajustar a una función lineal decreciente, que explicó el 39% de su varianza (Tabla 4.2.2).

Figura 4.10. A. Dinámica de la concentración de amonio en la laguna de Las Madres durante los años 1992-2011. B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM, si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{val} < 0,05$) están bordeadas en negro.

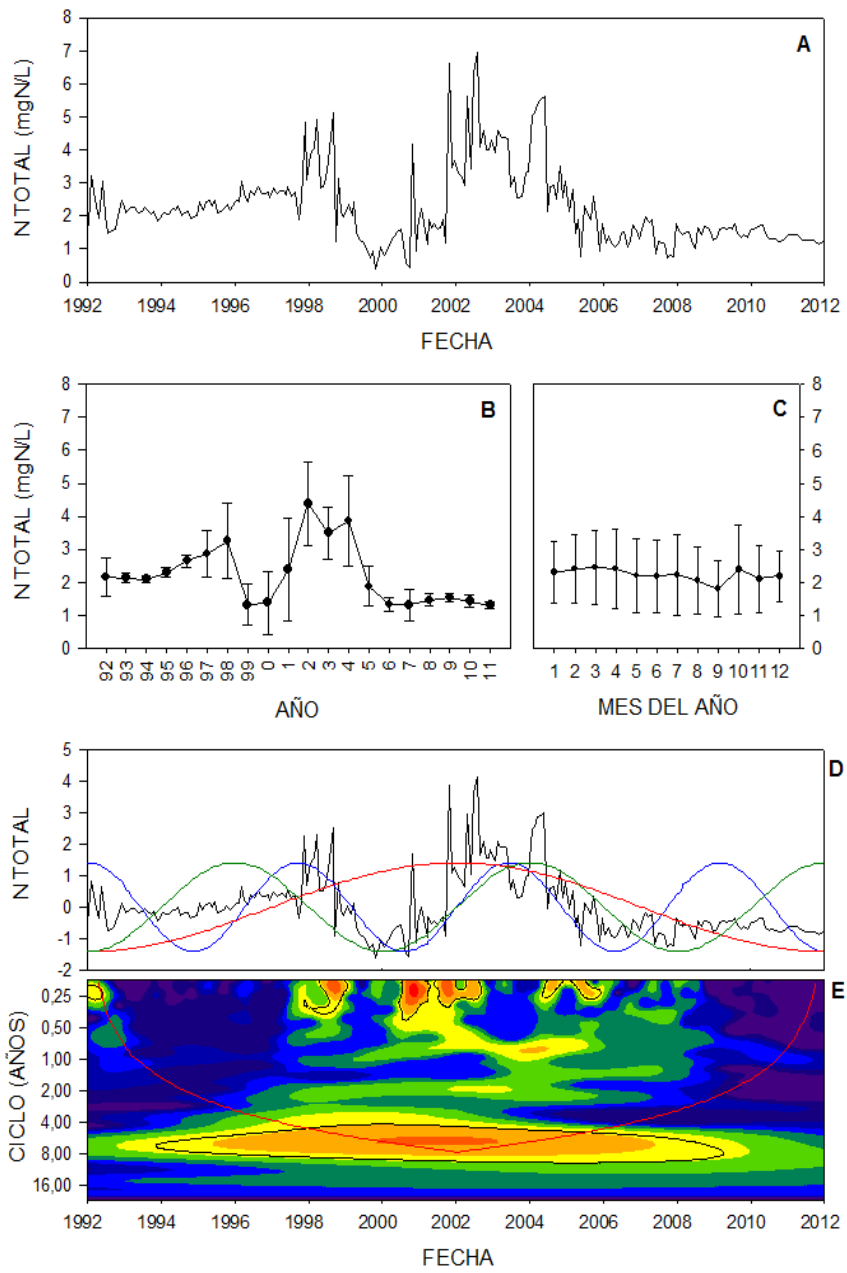


4.2.3. Nitrógeno total

Su dinámica resulta muy fluctuante (Fig. 4.11A), con un valor promedio y una desviación estándar de $2,2 \pm 1,2$ mg N/L, siendo su rango de 0,4 a 6,9 mg N/L (correspondientes a octubre de 1999 y julio de 2002, respectivamente). Los promedios anuales parecen experimentar una tendencia decreciente y muestran un patrón bimodal (Fig. 4.11B). El análisis AEM demuestra que el nitrógeno total experimenta una tendencia lineal, la cual sólo explica el 6% de su varianza (Tabla 4.2.1), siendo su tasa de $-0,49$ mg N/L por década. El estudio de los promedios mensuales no permite detectar estacionalidad alguna (Fig. 4.11C). El análisis AEM detecta periodicidades, concretamente una de 13,4 años de ciclo y otras dos de 5 y 7 años (50% de la varianza, Tabla 4.2.1 y Fig. 4.11D). Pero la estacionalidad no queda demostrada.

Con la tendencia eliminada, se realiza el análisis de ondas (Fig. 4.11E) que destaca una periodicidad variable entre 5 y 8 años y que abarca prácticamente todo el periodo de estudio (1995-2011). Aunque únicamente desde 2000 a 2004 esta periodicidad quede dentro del cono de influencia, estos resultados se solapan con la periodicidad detectada en el análisis AEM. Además, dicho análisis muestra pequeñas manchas correspondientes a ciclos de 3 a 6 meses de duración, las cuales son estadísticamente significativas. El coeficiente de variación del nitrógeno total no se pudo ajustar a ninguna función lineal (Tabla 4.2.2).

Figura 4.11. A. Dinámica de la concentración de Nitrógeno total en la laguna de Las Madres durante los años 1992-2011. B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM, si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{val} < 0,05$) están bordeadas en negro.

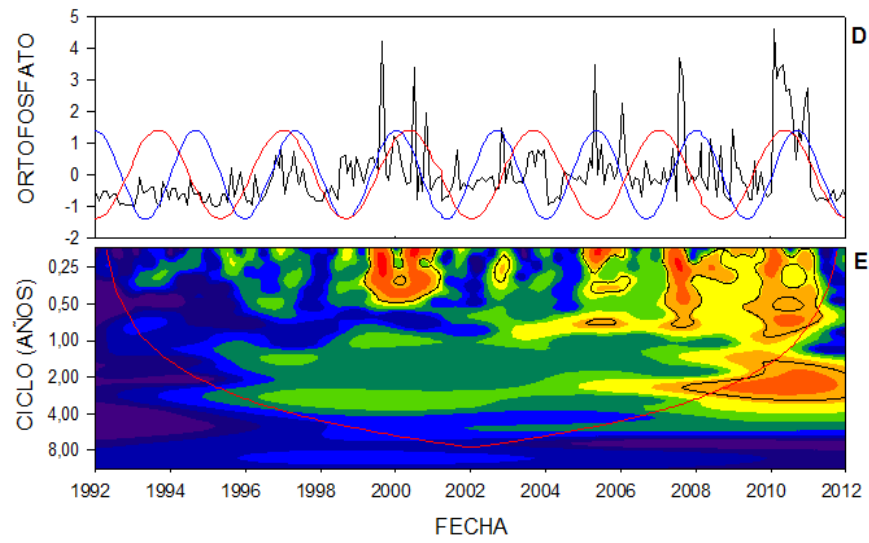
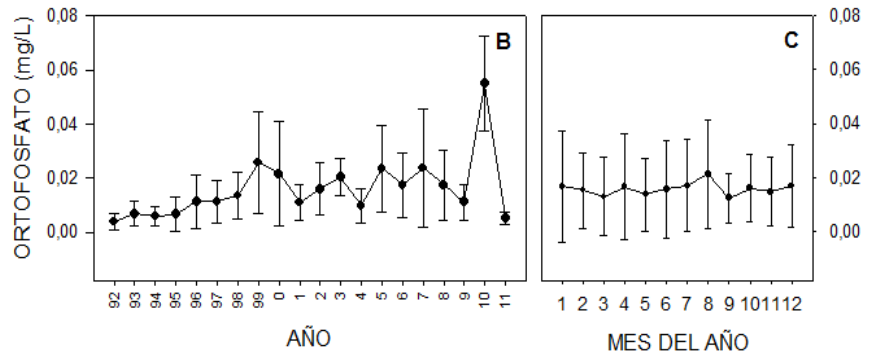
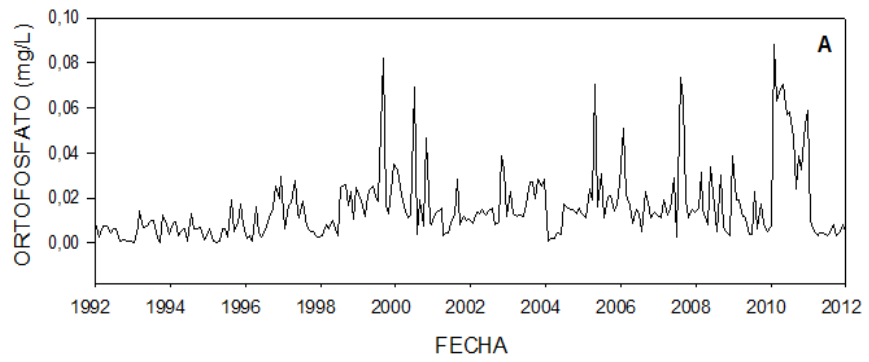


4.2.4. Ortofosfato

La concentración de ortofosfato promedio para la serie de temporal estudiada supone 0,016 mg/L, con una desviación estándar de 0,017 mg/L. La máxima concentración (0,088 mg/L) se detecta en enero de 2010 y resulta indetectable en diciembre de 1992, enero y septiembre de 1993 y marzo de 1995 (Fig. 4.12A). Los promedios anuales (Fig. 4.12B) permiten constatar que 1992 es el año de menor concentración de ortofosfato y 2010, el de mayor. Se observa una tendencia lineal creciente de este nutriente que, corroborada por el análisis AEM, explica el 12% de su varianza (Tabla 4.2.1). Su pendiente lineal es de 9,4 $\mu\text{g/L}$ por década. Los promedios mensuales de ortofosfato no siguen ningún patrón (Fig. 4.12C).

El análisis AEM confirma fluctuaciones regulares de entre 2 y 3 años de duración, cuya varianza explicada asciende al 12% (Tabla 4.2.1 y Fig. 4.12D), pero ninguna estacionalidad. Con la tendencia eliminada, el espectro del análisis de ondas (Fig. 4.12E) destaca ciclos inferiores a medio año, significativos en el otoño-invierno de los años 1999, 2005 y 2007, coincidiendo con los promedios anuales altos de ortofosfato (Fig. 4.12B). En 2010, año del mayor promedio anual, se observa una estacionalidad; además, entre los años 2008 y 2011, existe un ciclo de 2 a 3 años. El coeficiente de variación carece de ajuste a función lineal alguna (Tabla 4.2.2).

Figura 4.12. A. Dinámica de la concentración de ortofosfato en la laguna de Las Madres durante los años 1992-2011. B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM, si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{\text{val}} < 0,05$) están bordeadas en negro.



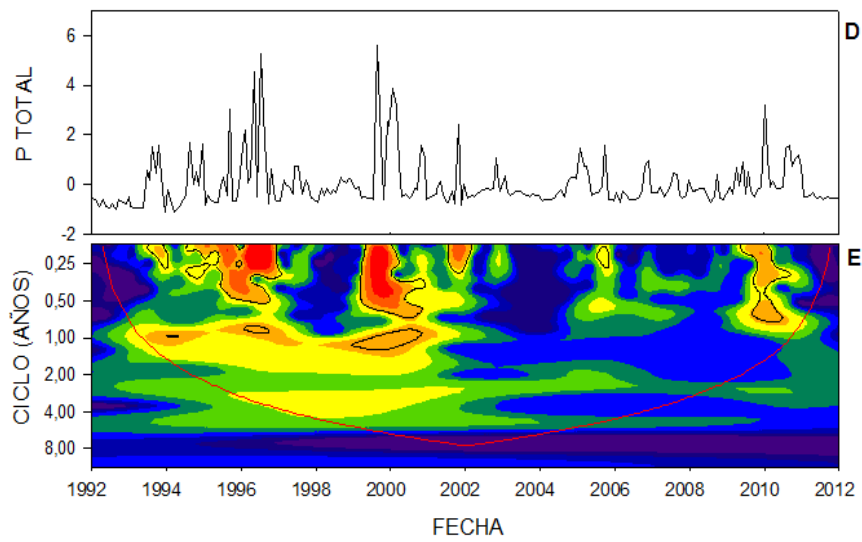
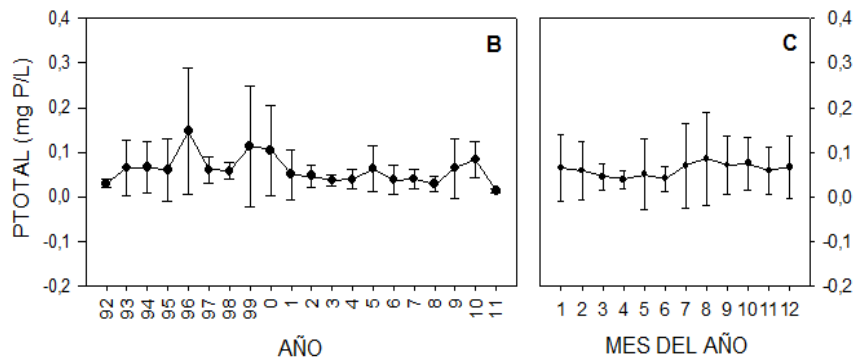
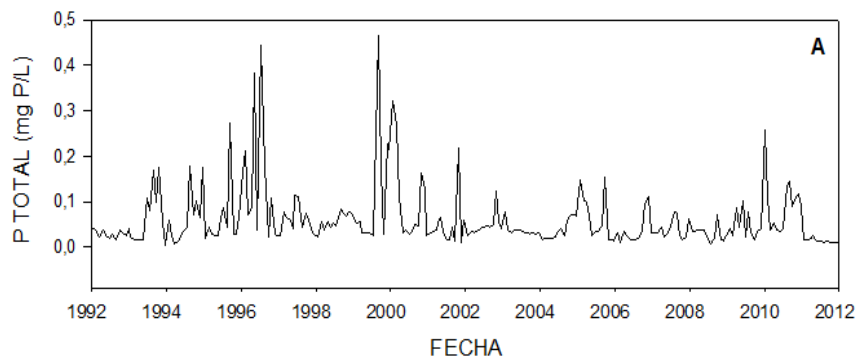
4.2.5 Fósforo total

La concentración de fósforo total (Fig. 4.13A) presenta un promedio de $0,060 \pm 0,067$ mg P/L a lo largo del periodo de estudio, siendo 0,465 mg P/L el valor máximo analizado (agosto de 1999) y 0,004 mg P/L el mínimo (diciembre de 1993). En la gráfica que representa los promedios anuales (Fig. 4.13B), se observa que en los años 1996, 1999 y 2000 se alcanzan los mayores valores y desviaciones estándar de este nutriente. En 2009 y 2010 la concentración de fósforo resulta también más elevada que en otros años, pero experimenta menor variabilidad. No resultan evidentes ni tendencia ni periodicidad en la serie de los promedios anuales de este factor (Fig. 4.13B), viéndose esto corroborado por el análisis AEM, que tampoco los detecta (Tabla 4.2.1).

Los meses de primavera (de abril a junio) presentan los menores valores promedio, mientras que en los de verano-otoño (de agosto a octubre) se alcanzan las concentraciones más altas de fósforo total en promedio (Fig. 4.13C). Esta posible estacionalidad no queda confirmada por el análisis AEM (Tabla 4.2.1 y Fig. 4.13D).

El espectro del análisis de ondas destaca algunos ciclos de baja amplitud, entre 3 meses y un 1 año de duración en años dispersos durante el periodo de estudio (Fig. 4.13E). Algunos de ellos coinciden con años de promedios altos en fósforo total, tales como 1995-1996, 1999-2000 y 2009-2010. El coeficiente de variación no se pudo representar mediante ninguna función lineal (Tabla 4.2.3).

Figura 4.13. A. Dinámica de la concentración de fósforo total en la laguna de Las Madres durante los años 1992-2011. B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. D. Resultados estandarizados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM, si las hubiera. E. Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia y las periodicidades significativas ($P_{val} < 0,05$) están bordeadas en negro.

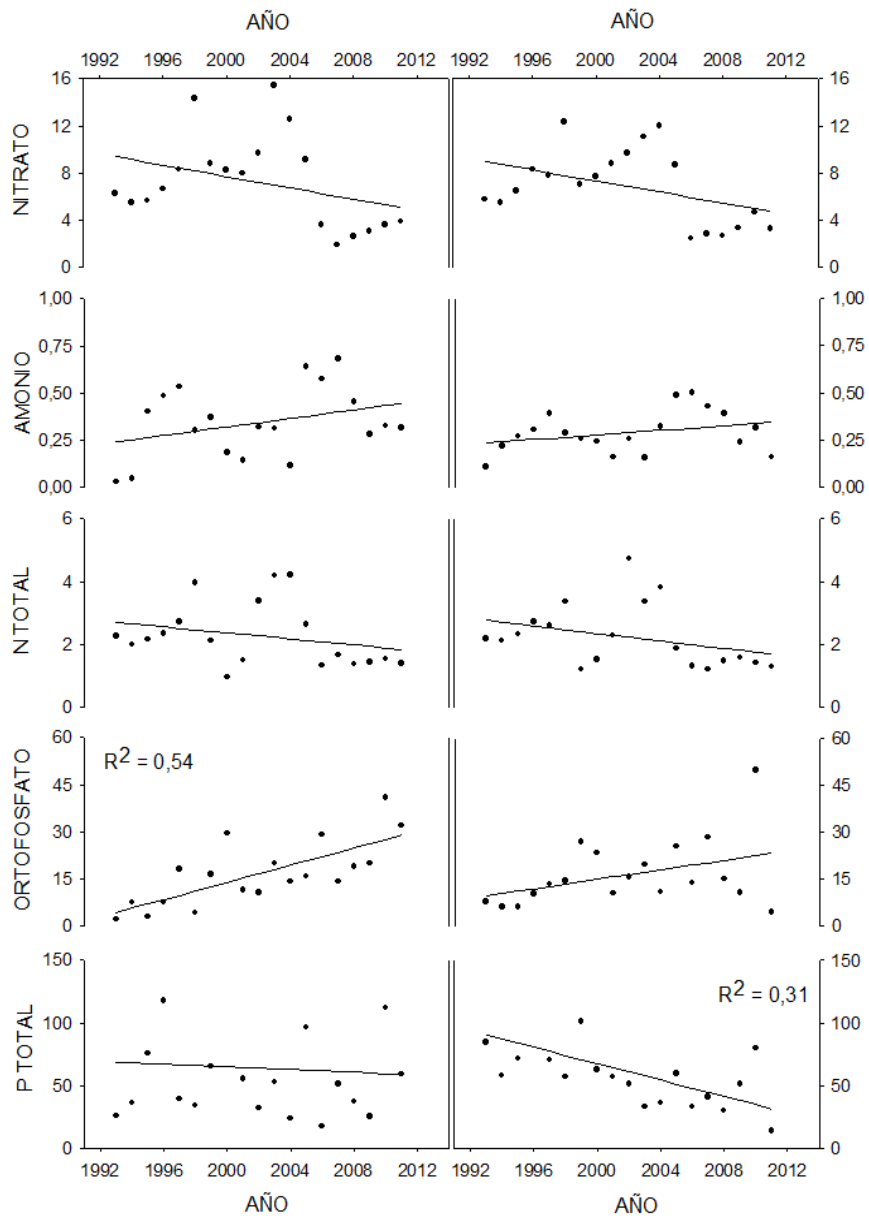


4.2.6. Los nutrientes durante las fases lenta y rápida de la dinámica del fitoplancton

Cuando se analizan por separado la dinámicas de nitrato, amonio y nitrógeno total durante las fases lenta (de noviembre a febrero) y rápida (de marzo a octubre) del crecimiento fitoplanctónico, no se aprecian diferencias claras (Fig. 4.14; Tabla 4.2.3). Ninguna de las tres variables se ajusta a una tendencia lineal en cualquiera de las dos fases de la dinámica del fitoplancton. Por el contrario, el promedio de fósforo inorgánico disuelto durante la fase lenta aumenta significativamente 1,4 $\mu\text{g/L}$ por año ($R^2_{\text{adj}} = 0,54$; $P_{\text{val}} = 0,001$), mientras que durante la fase rápida el fósforo total disminuye linealmente a razón de 0,8 $\mu\text{g/L}$ por año ($R^2_{\text{adj}} = 0,31$; $P_{\text{val}} = 0,008$; Tabla 4.2.3).

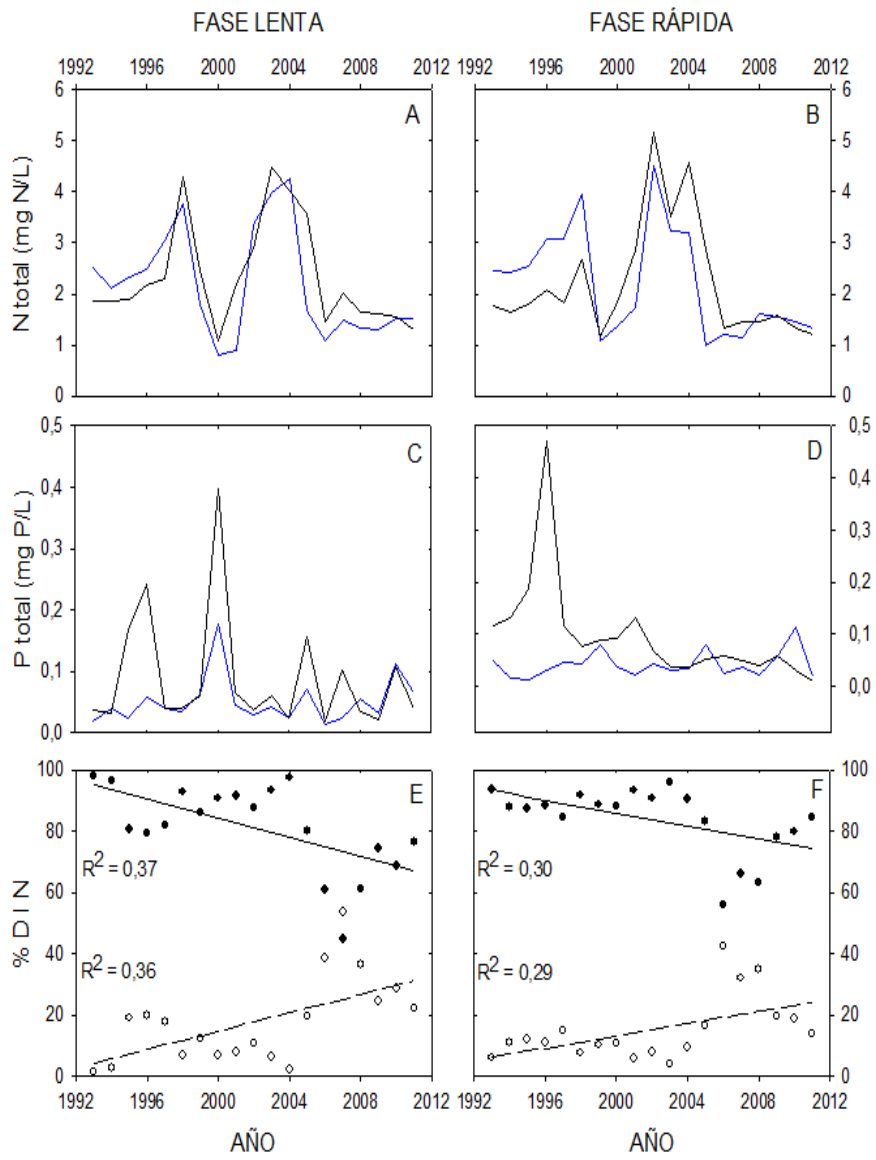
No existen diferencias en la dinámica del nitrógeno total de las capas epilimnion e hipolimnion, en ninguna de las dos fases de la dinámica fitoplanctónica (Fig. 4.15A-B). En ambas capas y fases, se aprecia la periodicidad de 5-7 años, descrita en el Apartado 4.2.3. Por el contrario, el fósforo total del hipolimnion en la fase lenta (Fig. 4.15C) se halla en mayores concentraciones que en el epilimnion, observándose 5 máximos (1996, 2000, 2005, 2007 y 2010). Esos años corresponden a los de mayor promedio de fósforo total en la serie temporal, según lo descrito en el Apartado 4.2.5. En la fase rápida (Fig. 4.15D), la concentración del fósforo total del epilimnion resulta bastante constante durante los 20 años de muestreo, mientras que en el hipolimnion se observa un pico en 1996 coincidente con el máximo promedio anual (Apartado 4.2.5). En ambas fases, el promedio de fósforo total fue mayor en el hipolimnion ($P_{\text{val}} < 0,05$).

Figura 4.14. Evolución de los promedios de los nutrientes durante las fases lenta (de noviembre a febrero, paneles izquierdos) y rápida de la dinámica del fitoplancton (de marzo a octubre, paneles derechos) en la laguna de Las Madres durante los años 1992-2011. Se representan el nitrato (mg/L), amonio (mg/L), nitrógeno total (Ntotal, mg N/L), ortofosfato ($\mu\text{g/L}$) y el fósforo total (P TOTAL, $\mu\text{g P/L}$). También se muestran su ajuste a una función lineal y su varianza explicada (R^2_{adj}) cuando es significativa ($P_{\text{val}} \leq 0,05$).



Finalmente, al principio de la serie temporal el nitrato era la principal fuente de nitrógeno inorgánico disuelto (un 95%, Fig. 4.15E-F). Sin embargo, a lo largo de los 20 años de muestreo, el amonio ha ido reemplazando al nitrato. Es de interés señalar aquí que entre los años 2005 y 2007, ambos compuestos se compensaron, representando porcentajes similares, en torno al 50% del nitrógeno inorgánico disuelto. Casualmente, es en estos años cuando se produce un incremento notable del espesor de la capa de mezcla (3m) durante la fase lenta del crecimiento del fitoplancton (véase el Apartado 4.1.6).

Figura 4.15. A-D. Dinámica del nitrógeno y fósforo totales en la laguna de Las Madres durante el periodo 1992-2011, en el epilimnion (línea azul) y en el hipolimnion (línea negra) durante las fases lenta (noviembre a febrero, paneles izquierdos) y rápida (marzo a octubre; paneles derechos) de la dinámica del fitoplancton. E-F. Porcentaje de la concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (DIN) que suponen el nitrato (círculos negros) y el amonio (círculos blancos) y sus ajustes lineales (línea discontinua y discontinua, respectivamente); se separan en las fases lenta y rápida del crecimiento fitoplanctónico. Se indica la varianza explicada (R^2_{adj}) cuando es significativa ($Pval \leq 0,05$).



4.2.7. El cociente de Redfield (N:P molar)

La razón de Redfield (Fig.4.16A) varía notablemente en el transcurso de este estudio, siendo su rango de 3,9-1179,2 (en agosto de 1999 y diciembre de 1993, respectivamente). Entre agosto de 1999 y febrero del año siguiente no se alcanza el valor de 16, considerado como el que sugiere la limitación para la producción primaria acuática por fósforo ($N:P > 16$) o por nitrógeno (Fig. 4.16B). Este periodo coincide con los cambios intensos en las propiedades físicas de la laguna, cuando la zona fótica se reduce, abarcando sólo un 63% de la zona de mezcla (véase el Apartado 4.1.6). De forma puntual, este valor-límite tampoco se tiene lugar ni mayo y julio de 1996, ni en diciembre de 2009. Las mayores variaciones de esta razón se producen en los años 1993, 1994, 2001 y 2004. Cuando se representan sus promedios mensuales (Fig. 4.16C), se observa que en los meses de invierno el cociente resulta más variable interanualmente, siendo menos fluctuante durante los meses de estío.

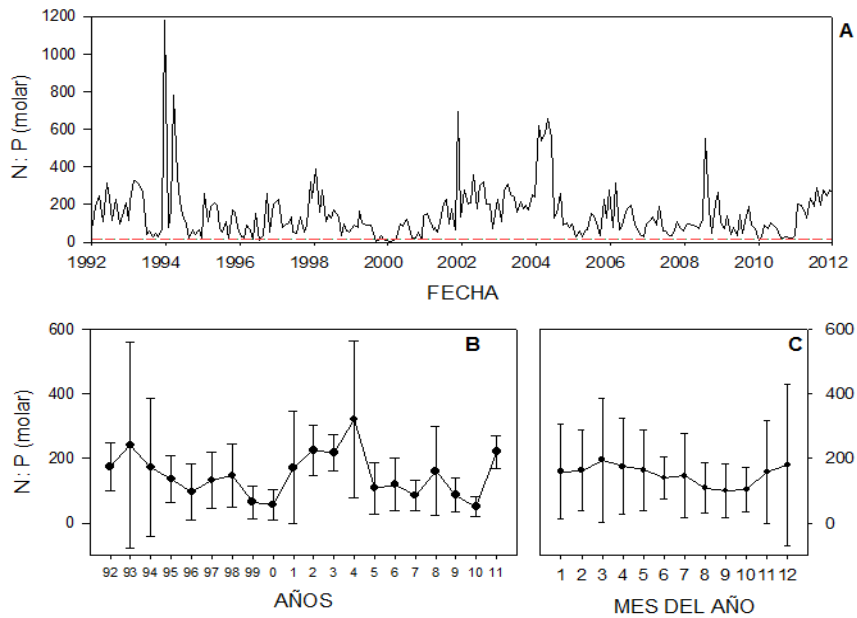


Figura 4.16. A. Dinámica mensual del cociente de Redfield (N:P, molar). La línea discontinua roja indica una razón igual a 16. B. Media anual y su desviación estándar. C. Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable.

4.2.8. Factores condicionantes de los nutrientes de la laguna

En el presente Apartado, se seleccionan las variables de climatología regional y local, así como las propiedades físicas, que puedan condicionar la dinámica de los nutrientes de la laguna de Las Madres durante el periodo 1992-2011. También se cuantifica la relevancia estadística de cada uno de estos factores, incluyendo la autocorrelación temporal en los modelos matemáticos. Esta última resume la tendencia y la periodicidad de los nutrientes.

La climatología regional se relaciona con la concentración del nitrato, que covaría con el índice de la Oscilación de la corriente meridional El Niño (ENSO, $R^2_{\text{adj}} = 0,07$). Algo más de su varianza queda explicada por la climatología local, por ejemplo, la velocidad del viento: las concentraciones del nutriente son menores si el viento es más débil ($R^2_{\text{adj}} = 0,15$; Tabla 4.2.4). A la escala del lago, se detecta que cuanto menores son la capa de mezcla y la transparencia, menor concentración de nitrato hay, aunque la relación sea muy poco importante ($R^2_{\text{adj}} = 0,02, 0,04$, respectivamente).

Cuando se incluye en el análisis la tendencia decreciente y los ciclos del nitrato de 5, 7 y 13 años (AEM, véase el Apartado 4.2.1), el poder explicativo de los factores ambientales se reduce. Y la varianza explicada por la interacción de los factores ambientales con los propios de la AEM es del 22% (R^2_{ad} ; Tabla 4.2.4). Este hecho queda comprobado cuando el análisis de codependencias desvela que la periodicidad de 13 años está condicionada por el viento ($_{\text{abs}}C_{y,x;w} = 0,24$; Tabla 4.2.5) y la de 5 años por el ENSO ($0,08 \leq _{\text{abs}}C_{y,x;w} \leq 0,11$). En cualquier caso, un 37% de la varianza no fue explicada por este modelo matemático (Tabla 4.2.4), por lo que otras variables deben de afectar a la dinámica de este nutriente.

A modo de recopilación, durante la fase lenta de crecimiento del fitoplancton (Fig. 4.17), se aprecia cómo los máximos en su dinámica bimodal (inviernos de 1997 y 2002) coinciden con valores elevados del ENSO y de las precipitaciones. Más aún, se observa cómo la transparencia disminuye en años con fase de La Niña, coincidiendo con una disminución de las precipitaciones (Fig. 4.17). Luego los factores seleccionados como condicionantes de la dinámica del nitrato parecen conectados entre sí, de modo que la transparencia y la

concentración de nitrato dependan de la oscilación de la corriente meridional de El Niño.

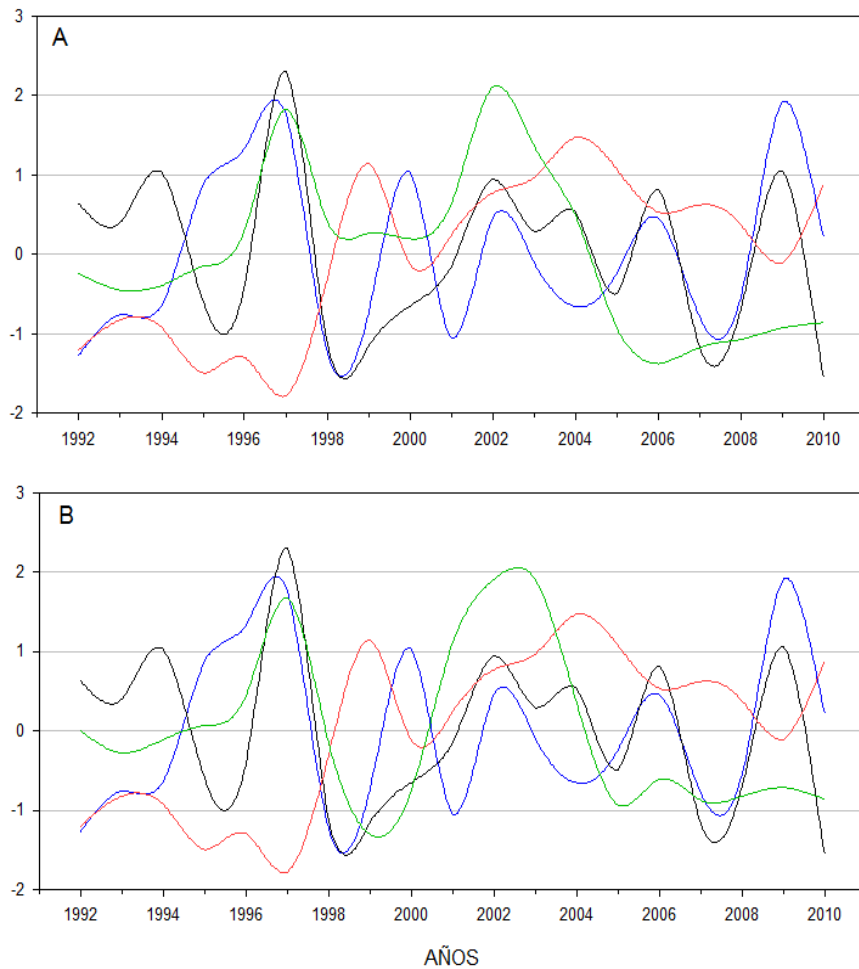


Figura 4.17. A. Dinámica, en la fase lenta del crecimiento del fitoplancton (noviembre a febrero), de la concentración de nitrato (línea verde) y B. dinámica del nitrógeno total (línea verde). Se representan también las dinámicas del índice de la oscilación de la corriente meridional de El Niño (línea negra), las precipitaciones (línea azul) y el espesor de la capa fótica (línea roja). El valor para cada año corresponde con el del mes de noviembre. Los datos han sido estandarizados a media 0 y desviación estándar 1 para que las series sean unidimensionales y puedan compararse entre sí.

Como los efectos de los procesos físicos pueden ser perdurables en el tiempo, analizo si la concentración de nitrato durante la fase rápida de crecimiento del fitoplancton podría ser explicada por la resistencia térmica de la columna de agua (es decir, por la diferencia de temperatura entre el epilimnion e hipolimnion en los meses de plena estratificación, que son junio a agosto) y por el espesor de la capa de mezcla durante la fase lenta anterior. Únicamente esta última variable se ve seleccionada estadísticamente y, una vez eliminado el efecto de la tendencia mediante partición de la varianza, explicó un 45% de la dinámica del nitrato; de modo que la intensa reducción de la capa de mezcla de la columna de agua producida a lo largo de toda la serie temporal (véase el Apartado 4.1.6) coincide con la reducción de la concentración del nitrato durante la fase rápida de crecimiento del fitoplancton. Esto mismo se puede observar puntualmente al comparar el marcado descenso del promedio anual de la concentración de nitrato en los años 2005 y 2006 (Fig. 4.9.B), simultáneamente con la reducción de la capa de mezcla en la fase lenta de esos mismos años (Fig. 4.7.B), que son los más calurosos de toda la serie (Apartado 3.2.2).

Por otra parte, una mayor concentración de amonio se relaciona con unas menores transparencia y radiación ($0,02 \leq R_{\text{adj}}^2 \leq 0,04$; Tabla 4.2.4). Ambas variables no condicionan la periodicidad de 8 años de este nutriente (Apartado 4.2.2), lo que se refleja en la falta de interacción entre el AEM y los factores ambientales ($R_{\text{adj}}^2 = 0,00$; Tabla 4.2.4) y en los bajos coeficientes de codependencia ($0,01 \leq_{\text{abs}} C_{y,x;w} \leq 0,02$; Tabla 4.2.5). La interacción entre el factor de climatología local (radiación) y las propiedades físicas de la laguna (transparencia) explica un 2% de la varianza no periódica ($R_{\text{A}}^2_{\text{adj}}$; Tabla 4.2.5). La variabilidad no explicada por el modelo asciende al 66%, por lo que otros factores deben estar condicionando la dinámica del amonio.

Las relaciones entre el nitrógeno total y los factores regionales, locales y del lago son prácticamente las mismas que se han descrito para la concentración de nitrato (Tabla 4.2.4), al igual que sus periodicidades (Tabla 4.2.5) y sus covariaciones en la fase lenta (Fig. 4.17). Comparativamente, resulta mayor la varianza explicada por la interacción de los factores ambientales y el AEM ($R_{\text{adj}}^2 = 0,18$; Tabla 4.2.4). Un 44% de la varianza no queda explicada, lo cual sugiere que la concentración del nitrógeno total pudiera verse afectada por otras variables. Concretamente, compruebo que hay relación entre dicho nutriente y la reducción

de la capa de mezcla durante la fase rápida de crecimiento del fitoplancton (17% de su varianza explicada; $P_{val} = 0,038$,) una vez se eliminó el efecto de la tendencia, cosa que también ocurría con la concentración de nitrato.

Cuando se analiza la dinámica de la concentración de ortofosfato, se comprueba su relación, aunque escasa, con los valores negativos de los índices de la Oscilación del Ártico (AO) y del ENSO ($R^2_{adj} = 0,03$; Tabla 4.2.4), así como con la transparencia ($R^2_{adj} = 0,01$). Así, sus ciclos de 2-3 años (véase el Apartado 4.2.4) parecen condicionados, aunque poco, por el índice AO y la transparencia ($0,01 \leq_{abs} C_{y,x;w} \leq 0,02$; Tabla 4.2.5). Cuando en el análisis se incluyen la tendencia y la periodicidad, la interacción entre los factores ambientales y el AEM resulta sólo de 5% (R^2_{adj} ; Tabla 4.2.4), corroborando que las relaciones no son de acoplamiento de ciclos, sino debidas a valores puntuales aperiódicos y coincidentes. Además, se aprecia cómo en el año 2010, cuando se alcanza el máximo de ortofosfato (Fig. 4.12), ocurre el mínimo promedio de la Oscilación AO (Fig. 3.3B). En el Capítulo anterior (Apartado 3.2.6), se comprueba que los valores negativos del promedio del índice AO entre los meses de diciembre y marzo se relacionan con lluvias más intensas durante los meses de enero, febrero y marzo, siendo 2010 el año de mayor promedio de precipitaciones. En cualquier caso, la varianza no explicada por el modelo asciende a 73%, por lo que otros factores no considerados aquí deben condicionar la dinámica del ortofosfato.

Finalmente, la velocidad del viento es la única variable que afecta a la dinámica del fósforo total, si bien únicamente explica un 2% de su varianza (R^2_{adj} ; Tabla 4.2.4). Ignoro si dicha relación puede estar mediada por la mezcla vertical (que es función de la velocidad del viento) o podría ser una simple covariación sin valor causal alguno.

4.3. DISCUSIÓN

Desde hace veinte años, han comenzado a relacionarse los procesos de clima regional con la respuesta de los lagos (Blenckner *et al.* 2007, Moreno-Ostos *et al.* 2014, Rodó *et al.* 1997, Salmaso & Cerasino 2012, Taylor & Stephens 1980). Se ha constatado que prácticamente todas las teleconexiones principales (NAO, AO, EA, GSI, ENSO) se pueden vincular con unos u otros procesos lacustres. En este Capítulo, he querido comprobar si eso es así para la laguna de Las Madres.

Por otra parte, la respuesta limnológica de los sistemas lacustres al cambio climático ha sido ampliamente estudiada en Europa del Norte, Occidental y Oriental (George 2009) y en Norteamérica (Adrian *et al.* 2009), siendo desconocida en la cuenca mediterránea donde aquél resulta mucho más intenso, y sus efectos, diferentes por la mayor temperatura y la sequía (IPCC 2007, Álvarez-Cobelas *et al.* 2005b, Giorgi 2006, Peña-Ortiz *et al.* 2015).

Además, hay una dinámica intrínseca de los factores físico-químicos de los lagos que no se debe al clima, o lo hace tan indirectamente que no se puede relacionar con él (al menos, por ahora). Se trata de las transformaciones de los nutrientes (Wetzel 2001), mediadas por los organismos (ingestión, mineralización, fotosíntesis, etc.), o simplemente físico-químicas (oxidación, reducción, sedimentación, formación de complejos, etc.), las cuales pueden tener una dinámica a largo plazo no atribuible al efecto del clima sobre el lago.

Por lo tanto, en esta discusión abordaré: 1º) el impacto del clima regional sobre las variables abióticas de la laguna de Las Madres, 2º) el impacto del clima local (y del cambio climático) sobre dichas variables abióticas, y 3º) la influencia de procesos no climáticos sobre esas variables abióticas.

4.3.1. Efectos del clima regional

El efecto de los procesos climáticos regionales sobre la temperatura de la laguna de Las Madres es inexistente. Las teleconexiones fundamentalmente aportan covarianza de carácter estacional (Tabla 4.1.5). Sobre la capa de mezcla hay una influencia de la Corriente del Golfo en su fase negativa, que hace

disminuir el espesor de aquélla, con covariación estacional exclusivamente (Tabla 4.1.5). En el caso de la transparencia del agua (y de la capa fótica), disminuye durante las fases negativas de las Oscilaciones de ENSO y del Atlántico Oriental, pero –de nuevo– esta covariación es estacional (Tabla 4.1.5). También he probado que los patrones periódicos de climatología regional provocan cambios en la dinámica de la capa iluminada; concretamente, las fases negativas de la Oscilación de la corriente meridional de El Niño (ENSO) generan un aumento de la capa fótica.

En cuanto a los nutrientes, incrementos del nitrógeno total y del nitrato se relacionan con la velocidad del viento y con valores positivos de la Oscilación ENSO (Tabla 4.2.5). El ortofosfato, sin embargo, aumenta en las fases negativas de la Oscilación de la corriente meridional de El Niño (ENSO) y de la oscilación del Ártico con una periodicidad bianual y, además, simultáneamente con mayores precipitaciones. Ambas relaciones, las del nitrógeno y el ortofosfato con opuesto signo de ENSO sugerirían que parte de la variación en la concentración de estos nutrientes se debería a las deposiciones atmosféricas (secas o húmedas), las cuales –a su vez– pudieran verse controladas por la teleconexión. En el caso del nitrato, que en el conjunto de los 20 años ha ido disminuyendo sobre todo en el último periodo, se sabe que su reducción en los lagos en el norte de Europa se debe a una menor deposición atmosférica (Weyhenmeyer *et al.* 2007, Hessen *et al.* 2009). Y se ha comprobado que de 2005 a 2010 ha habido un descenso en la deposiciones húmedas de nitrógeno inorgánico en el Centro de España (García-Gómez *et al.* 2014). Sin embargo, datos no publicados (Álvarez Cobelas, comunicación personal) sugieren que la deposición atmosférica aporta cantidades despreciables de nitrato y ortofosfato a la laguna, con lo cual las mayores concentraciones de estos nutrientes no parecen depender de la deposición-precipitación y, por tanto, tampoco tendría mucha relevancia la teleconexión ártica. En cualquier caso, estaríamos ante respuestas secundarias ante la teleconexión, ya que ésta afecta a algún factor climático local o físico del ecosistema acuático que –a su vez– provoca cambios en las concentraciones de los nutrientes; así se ha descrito, por ejemplo, para el lago Constanza en Alemania o el río Llobregat en Cataluña (Straile *et al.* 2003, Vegas-Vilarrubia *et al.* 2012).

Hernández *et al.* (2015), en su estudio ya mencionado (Capítulo 3) de series temporales en Las Madres y en el lago de Sanabria, resaltan que las

respuestas de las propiedades físico-químicas de los lagos a los climas regionales dependen de la geografía, la morfología lacustre y los procesos limnológicos; y además, señalan que resultan débiles en el caso de Las Madres, lo cual estos autores atribuyen a la complejidad limnológica de esta laguna de grabera. En ese mismo sentido, esta Tesis ha demostrado (véase más abajo) que la dinámica limnológica de Las Madres queda mejor explicada por la climatología local que por la regional, las cuales actúan a diferentes escalas temporales. Y este hecho significa una gran diferencia con los resultados de Hernández *et al.* (2015), ya que no puede pasarse por alto la importancia de la escala temporal en estos procesos, pero tampoco la de los eventos no periódicos, puesto que los efectos climáticos sobre la limnología de los sistemas lacustres pueden ser graduales o abruptos e intensos (Wagner & Adrian 2009). Ambos patrones se observan en la laguna de Las Madres. Ejemplos de cambios graduales serían el aumento de la temperatura promedio del epilimnion durante los meses de junio a agosto y la disminución de las concentraciones de nitrato y nitrógeno total. Ejemplos de cambios abruptos e intensos más que evidentes se produjeron, cuando los intensos fenómenos de El Niño y La Niña (ENSO) en los años 1997-1999 coincidieron con la brusca y acusada reducción de la capa fótica; o cuando la fuerte ola de calor de 2006 muy probablemente causó la intensa reducción de la capa de mezcla ese mismo año.

4.3.2. Efectos del clima local

Más importante y directo que el impacto del clima regional, resulta el efecto del clima local sobre las condiciones físicas del lago. Nuestros resultados prueban que el calentamiento y la radiación en el área de Las Madres están cambiando la estructura térmica de la columna de agua de la laguna, corroborando que dichos cambios se realizan principalmente por convección térmica (Álvarez-Cobelas *et al.* 1993, Álvarez-Cobelas *et al.* 2005a).

Hemos probado que el aumento de la temperatura del epilimnion, la intensificación de la estratificación y la reducción de la mezcla de la columna de agua se deben al efecto de la temperatura atmosférica y de la radiación (Tabla 4.1.4). La tasa de cambio térmico en su epilimnion resulta muy superior a la observada para otros lagos de Europa, los cuales varían entre 0,3-0,7 °C/década

(Weyhenmeyer *et al.* 2007, revisado por Dokulil 2013), lo que podría deberse a estar enclavada en un área geográfica de mayor calentamiento y a que el estudio se realiza durante un periodo especialmente cálido (véase el Capítulo 3 de esta Tesis; Arvola *et al.* 2009, Dokulil 2013). Además, la tasa de cambio temporal de la temperatura del epilimnion presenta un valor mayor que la de la temperatura del aire y un mejor ajuste de la regresión durante los meses de verano (Tablas 3.2.6 y 4.1.4), lo que indica que Las Madres no solo filtra la variabilidad irregular, sino que también magnifica la señal climatológica, coincidiendo con lo observado en lagos de otras regiones (George 2006).

A lo largo de los 20 años estudiados, la capa de mezcla durante la fase lenta de crecimiento del fitoplancton (otoño-invierno) se reduce, lo cual viene explicado por la intensificación del gradiente térmico en cada verano que le precede. Este patrón es coincidente con el descrito por otros autores (Livingstone 2003, Álvarez-Cobelas *et al.* 2005b, Winder & Schindler 2004), y se explica por un calentamiento gradual de la temperatura del aire que aumenta la resistencia térmica y produce un adelanto de la estratificación. Estas variaciones en la temperatura, la estratificación y la mezcla en la columna de agua condicionan los procesos ligados a la disponibilidad de nutrientes por los productores primarios (Diehl *et al.* 2002, George & Hewitt 2006, Adrian *et al.* 2009, Winder & Sommer 2012). Y en Las Madres, la reducción de la capa de mezcla de la columna de agua o mezcla incompleta está directamente relacionada con la tendencia decreciente del contenido en nitrógeno en el lago, como se ha descrito para otros lagos en Europa (Jeppesen *et al.* 2005, Weyhenmeyer *et al.* 2007, Arvola *et al.* 2011).

Por último, se descarta que el viento tenga un efecto en la mezcla del epilimnion y menos en las capas inferiores; más aún, cuando no alcanzó nunca la velocidad necesaria para ejercer este efecto (más de 3 m/s, según Scott *et al.* 1969). La laguna de Las Madres se encuentra en un enclave protegido del viento (Álvarez-Cobelas *et al.* 2005a) y es esta topografía el hecho más relevante para la escasa influencia del viento en un lago pequeño (Parker & Imberger 1986) como Las Madres. De modo que el lago estudiado presenta una respuesta evidente al cambio climático, al calentamiento y ha demostrado ser tan directamente sensible al cambio climático como, en menor medida, a procesos de teleconexión. En este sentido, presenta coherencia espacial con otros lagos (Gerten & Adrian 2002, Livingstone *et al.* 2009) e integra la variabilidad climática local y regional

(Adrian *et al.* 2009, Leavitt *et al.* 2009, Williamson *et al.* 2009). Estos resultados resultan relevantes, ya que la respuesta limnológica de los sistemas lacustres al cambio climático y a los procesos de clima regional ha sido ampliamente estudiada en Europa del Norte, Occidental y Oriental (George 2009), pero aún es desconocida en la cuenca mediterránea donde el cambio climático es y se prevé más intenso (IPCC 2013, Álvarez-Cobelas *et al.* 2005b, Giorgi 2006, Peña-Ortiz *et al.* 2015).

4.3.3. Otros procesos

En este estudio de 20 años, las concentraciones de nitrato y nitrógeno total presentan una tendencia decreciente y esa tendencia parece consecuencia de dos procesos: 1º) el aumento de la resistencia térmica a la mezcla debido a la mayor temperatura atmosférica, que impide la mezcla total de la columna de agua, hecho este que había sido predicho por Winder & Sommer (2012); y 2º) la aparición de una capa meromítica basal (monimolimnion) a finales de la primera década de estudio (Álvarez Cobelas, datos no publicados), la cual queda inmovilizada en el fondo lacustre durante todo el año y en la cual se acumulan nutrientes que nunca se mezclan con las capas superiores.

Existen también dos ciclos poco frecuentes de amonio y del ortofosfato, de 8 años en el primer caso y de 2-3 en el segundo, cuyas causas no están claras. Sí sabemos (Apartado 5.1.4) que los organismos del fitoplancton deben afectar a la concentración de ambos porque existe una relación inversa entre la biomasa fitoplanctónica y estos iones, que verosímilmente serán usados como fuentes principales de nitrógeno y fósforo para el crecimiento algal; por tanto, una reducción del consumidor se podría ver reflejada en el aumento del nutriente en cuestión. Las dinámicas relacionadas con la comunidad se presentan en el siguiente capítulo.

4.4. ANEXO: TABLAS ESTADÍSTICAS DEL CAPÍTULO 4

Tabla 4.1.1. Resultado del análisis de autocorrelación temporal (AEM) para determinar la tendencia y la periodicidad de las series temporales de las variables físicas de la laguna de Las Madres durante el periodo 1992-2011. Las celdas contienen la varianza explicada (R^2) por la tendencia y los ciclos que han resultado estadísticamente significativos ($P_{val} < 0.05$). $Z_{eu}:Z_m$ es la razón entre la profundidad de la capa fótica y la profundidad de la capa de mezcla de la columna de agua; T agua es la temperatura del agua en la columna (véase el Capítulo 2).

	Transparencia (m)	Capa fótica (m)	Capa de mezcla (m)	Cociente $Z_{eu}:Z_m$	T agua (°C)
Tendencia	0,12	---	---	---	---
Ciclo (meses)					
12	0,34	0,23	0,69	0,42	0,79

Tabla 4.1.2. Resultado del ajuste a una tendencia lineal del coeficiente de variación anual (CV) y del día juliano en el que se produce la tendencia central de la estacionalidad (TC) de las dinámicas de las variables físicas de la laguna de Las Madres. En las columnas p1 y p2 se indican el coeficiente de regresión y el término independiente de la función lineal, respectivamente. R^2_{adj} representa la varianza explicada por el modelo. Pval es el valor de significación del ajuste (véase el Capítulo 2), n.s. implica falta de significación estadística (Pval > 0,05). Abreviaturas y unidades de las variables como en Tabla 4.1.1.

Variable	Estadístico	Coeficientes		R^2_{adj}	P _{val}
		p ₁	p ₂		
Transparencia	CV	0,03	-50,51	0,79	0,001
	TC	0,28	-372,4	0,01	n.s.
Capa fótica	CV	0,01	-24,54	0,56	0,001
	TC	-0,58	1350,9	0,03	n.s.
Capa de mezcla	CV	0,00	-1,25	0,00	n.s.
	TC	-1,84	3861,8	0,51	0,001
Z _{eu} : Z _m	CV	0,00	6,51	0,01	n.s.
	TC	-0,71	1596,9	0,09	n.s.
T agua	CV	0,00	1,17	0,01	n.s.
	TC	-0,48	1172,1	0,23	0,032

Tabla 4.1.3. Resultado del ajuste a una tendencia lineal de las medias de las propiedades físicas de la laguna de Las Madres durante los años 1993-2011, durante las fases lenta (de noviembre a febrero, ambos inclusive) y rápida (de marzo a octubre, ambos inclusive) de la dinámica del fitoplancton. En las columnas p1 y p2 se indican el coeficiente de regresión y el término independiente de la función lineal, respectivamente. R^2_{adj} representa la varianza explicada por el modelo. Pval es el valor de significación del ajuste (véase el Capítulo 2). Abreviaturas y unidades de las variables, como en la Tabla 4.1.1.

Variable	FASE LENTA				FASE RÁPIDA			
	p1	p2	R^2_{adj}	Pval	p1	p2	R^2_{ad}	Pval
Transparencia	0,17	-344,2	0,63	0,001	0,04	-77,0	0,22	0,025
Capa fótica	0,22	-445,3	0,52	0,001	-0,04	82,0	0,21	0,040
Capa mezcla	0,28	-560,4	0,76	0,001	0,04	-82,8	0,17	n.s.
$Z_{eu}:Z_m$	0,04	-76,1	0,25	0,026	0,08	-159,5	0,18	n.s.
Temp. agua	-0,01	17,3	0,01	n.s.	0,04	-61,8	0,14	n.s.

Tabla 4.1.4. Resultado del ajuste a una tendencia lineal de la temperatura promedio (Temp. agua) de las diferentes capas de la columna de agua de la laguna de Las Madres en los meses de verano (junio a agosto) entre los años 1992 y 2011. También se incluye el ajuste de la diferencia de temperatura entre el epilimnion e hipolimnion ($DIF_{EPI-HIPO}$). En las columnas p1 y p2 se indican el coeficiente de regresión y el término independiente de la función lineal, respectivamente. R^2_{adj} representa la varianza explicada por el modelo. Pval es el valor de significación del ajuste (véase el Capítulo 2); n.s. cuando no es estadísticamente significativo ($Pval > 0,05$).

VERANO (junio a agosto)				
Temp. agua (°C)	p1	p2	R^2_{adj}	Pval
Epilimnion	0,15	-282,5	0,72	0,001
Metalimnion	0,08	-144,5	0,34	0,008
Hipolimnion	0,01	4,8	0,01	n.s.
$DIF_{EPI-HIPO}$	0,15	-287,4	0,49	0,001

Tabla 4.1.5. Factores condicionantes de las propiedades físicas de la laguna de Las Madres durante el periodo 1992-2011. Resultado de la relación entre las variables predictoras (Pred., y el tipo de factor al que corresponden) seleccionadas por su significación estadística ($P_{val} \leq 0,05$) y cada una de las variables-respuesta (Resp.) R^2_{adj} es la varianza explicada ajustada de cada una de las variables predictoras y, $R_p^2_{adj}$ es la varianza explicada ajustada y pura para cada uno de los factores condicionantes y/o variables predictoras una vez se ha eliminado el efecto de la autocorrelación temporal (AEM). Únicamente se presentan aquellos valores de R^2_{adj} y $R_p^2_{adj}$ que han resultado significativos ($P_{val} \leq 0,05$). También se incluye la varianza explicada ajustada de la interacción ($R_A^2_{adj}$) entre factores ambientales y su interacción con la autocorrelación temporal ($R_I^2_{adj}$), así como la varianza explicada residual del modelo ($R_R^2_{adj}$). Los subíndices numéricos de las variables predictoras indican el desfase en meses que presentan las variables en su respuesta. Abreviaturas y unidades de las variables respuesta como en tabla 4.1.1. Las siglas de las variables predictoras se corresponden con los índices de la oscilación en el Atlántico Norte (NAO), la oscilación del Ártico (AO), la oscilación de la corriente meridional de El Niño (ENSO), la oscilación de la corriente del Golfo (GSI) y la oscilación del Atlántico Oriental (EA), así como también la temperatura del aire (T. Aire, °C) y la precipitación (Precipit; mm.).

Resp.	Pred.	R^2_{adj}	$R_p^2_{adj}$	FACTOR	$R_p^2_{adj}$	$R_A^2_{adj}$	R^2_{adj}	$R_R^2_{adj}$
Transpar.	EA ₀	-0,02	-0,02	REGIONAL	0,02	0,00	0,22	0,52
	ENSO ₁	-0,02						
	Radiación ₀	-0,21		LOCAL				
				AEM	0,24			
Zeu	ENSO ₁	-0,03	-0,02	REGIONAL	0,02	0,00	0,11	0,75
	Radiación ₀	-0,11		LOCAL				
				AEM	0,12			
Zm	GSI ₁	-0,03		REGIONAL		0,00	0,60	0,32
	Radiación ₀	+0,60	+0,01	LOCAL				
	T. Aire ₀	+0,42						
				AEM	0,08			
Zeu : Zm	GSI ₀	-0,02		REGIONAL	0,02	0,00	0,37	0,57
	EA ₁	+0,02	+0,01					
	Radiación ₀	+0,39	+0,01	LOCAL	0,03			
	T. Aire ₀	+0,26	-0,01					
			AEM	0,01				
T. Agua	NAO ₀	-0,05		REGIONAL		0,00	0,91	0,05
	GSI ₁	-0,03						
	ENSO ₁	+0,02						
	T. Aire ₀	+0,92	+0,03	LOCAL	0,03			
	Radiación ₁	+0,90	+0,01					
	Precipit. ₁	-0,04						
			AEM	0,01				

Tabla 4.1.6. Resultado del análisis de codependencias para las variables-respuesta (abreviaturas y unidades, como en la Tabla 4.1.1) y las variables predictoras (PRED.) seleccionadas (Tabla 4.1.5). Se presenta para cada relación la periodicidad (ciclo) en años que resultan significativas, así como el valor absoluto de su coeficiente de codependencia ($absC_{y,x;w}$), su estadístico ($absT_v$) y su significación ($Pval_{fam}$). Más información, en el Capítulo 2.

RESPUESTA	CICLO (años)	PREDICTOR	$absC_{y,x;w}$	$absT_v$	$Pval_{fam}$
TRANSPARENCIA	1	Radiación	0,48	563,21	0,003
		ENSO	0,07	19,14	0,003
		EA	0,03	9,47	0,002
Z_{eu}	1	Radiación	0,33	363,28	0,002
		ENSO	0,05	12,34	0,002
Z_m	1	Radiación	0,76	1255,98	0,002
		Temp. Aire	0,72	728,68	0,002
		GSI	0,13	51,63	0,002
$Z_{eu} \cdot Z_m$	1	Radiación	0,60	782,76	0,001
		Temp. Aire	0,57	454,13	0,001
		GSI	0,10	32,18	0,001
		EA	0,04	11,79	0,001
Temperatura del agua	1	Radiación	0,87	1956,74	0,003
		Temp. Aire	0,82	1135,24	0,003
		Precipitación	0,19	102,69	0,003
		NAO	0,16	87,37	0,003
		GSI	0,15	80,44	0,003
		ENSO	0,12	66,49	0,003

Tabla 4.2.1. Resultado del análisis de autocorrelación temporal (AEM) para determinar la periodicidad de las serie temporales de los nutrientes de la laguna de Las Madres durante el periodo 1992-2011. Las celdas contienen la varianza explicada (R^2) de los ciclos que han resultado significativos ($P_{val} < 0,05$) (véase el capítulo 2). N Total es nitrógeno total y P Total el fósforo total.

	Nitrato (mg/L)	Amonio (mg/L)	N Total (mg N/L)	Ortofosfato (μ g/L)	P Total (μ g P/L)
Tendencia	0,10	---	0,6	0,12	---
Ciclo en meses (años)					
161 (13)	0,32	---	0,15	---	---
121 (10)	---	---	---	---	---
96 (8)	---	0,30	---	---	---
80 (7)	0,9	---	0,16	---	---
60 (5)	0,9	---	0,19	---	---
30-37 (3)	---	---	---	0,12	---

Tabla 4.2.2. Resultado del ajuste a una tendencia lineal del coeficiente de variación anual de los nutrientes de la laguna de Las Madres. En las columnas p1 y p2 se indican el coeficiente de regresión y el término independiente de la función lineal, respectivamente. R^2_{adj} representa la varianza ajustada explicada por el modelo. Pval es el valor de significación del ajuste (ver capítulo 2). Las variables. en unidades como en Tabla 4.2.1.; n.s. indica que el Pval no es estadísticamente significativo ($> 0,05$).

Variable	Coeficientes			
	p ₁	p ₂	R^2_{adj}	P _{val}
Nitrato	-0,01	-9,4	0,07	n.s.
Amonio	-0,02	47,4	0,32	0,012
N Total	-0,01	2,0	0,01	n.s.
Ortofosfato	-0,01	24,9	0,18	n.s.
P Total	-0,01	24,6	0,06	n.s.

Tabla 4.2.3. Resultado del ajuste a una tendencia lineal de las medias de las variables químicas de la laguna de Las Madres durante los años 1993-2011, en la fase lenta (de noviembre a febrero, ambos inclusive) y rápida (de marzo a octubre, ambos inclusive) de la dinámica del fitoplancton. En las columnas p1 y p2 se indican el coeficiente de regresión y el término independiente de la función lineal, respectivamente. R^2_{adj} es la varianza ajustada explicada por el modelo. Pval es el valor de significación del ajuste (ver capítulo 2). Abreviaturas y unidades de las variables, como en la Tabla 4.2.1.; n.s. valores no estadísticamente significativos (Pval $> 0,05$).

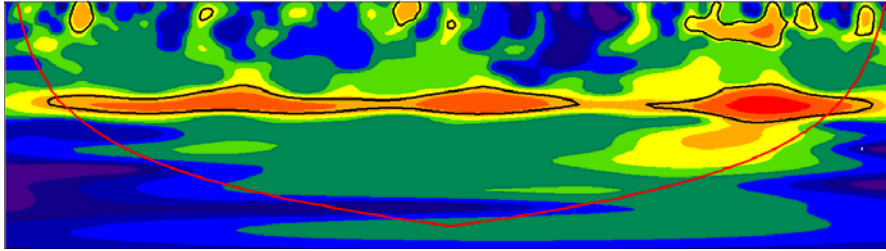
Variable	FASE LENTA				FASE RÁPIDA			
	p1	p2	R^2_{adj}	Pval	p1	p2	R^2_{adj}	Pval
Nitrato	-0,24	488,1	0,12	n.s.	-0,23	476,2	0,17	n.s.
Amonio	0,01	-22,3	0,11	n.s.	0,01	-11,7	0,09	n.s.
N total	-0,05	98,3	0,07	n.s.	-0,06	121,7	0,11	n.s.
Ortofosfato	1,37	$-2,7 \cdot 10^3$	0,54	0,001	0,75	$-1,5 \cdot 10^3$	0,16	n.s.
P total	-0,01	$1,2 \cdot 10^3$	0,01	n.s.	-3,27	$6,6 \cdot 10^3$	0,31	0,008

Tabla 4.2.4. Factores condicionantes de los nutrientes en la laguna de Las Madres durante el periodo 1992-2011. Se indican las varianzas explicadas por el modelo entre las variables predictoras (Pred.; y el tipo de factor al que corresponden), seleccionadas por su significación ($P_{val} \leq 0,05$) y las variables respuestas (Resp.): nitrato, amonio, nitrógeno total (N total), ortofosfato y fósforo total (P total). R^2_{adj} es la varianza explicada ajustada de cada una de las variables predictoras y, $R_{P^2_{adj}}$ es la varianza explicada ajustada y pura para cada uno de los factores condicionantes y/o variables predictoras una vez se ha eliminado el efecto de la autocorrelación temporal (AEM). Únicamente se presentan aquellos valores de R^2_{adj} y $R_{P^2_{adj}}$ que han resultado significativos ($P_{val} \leq 0,05$). También se incluye la varianza explicada ajustada de la interacción ($R_{A^2_{adj}}$) entre factores ambientales y su interacción con la autocorrelación temporal ($R_{I^2_{adj}}$), así como la varianza explicada residual del modelo ($R_{R^2_{adj}}$). Las siglas de las variables predictoras corresponden con los índices de la Oscilación del Ártico (AO) y de la corriente meridional de El Niño (ENSO), la transparencia de la columna de agua (Transp.) y la profundidad de la capa de mezcla (Z_m); estas últimas variables con valores desde 0 m (superficie) hacia valores más negativos al profundizar.

Resp.	Pred.	R^2_{adj}	$R_{P^2_{adj}}$	FACTOR	$R_{P^2_{adj}}$	$R_{A^2_{adj}}$	$R_{I^2_{adj}}$	$R_{R^2_{adj}}$
Nitrato	ENSO	+ 0,07		REGIONAL	0,01	0,00	0,22	0,37
	Viento	+ 0,15		LOCAL	0,02			
	Transp.	- 0,04		FISICA	0,01			
	Z_m	- 0,02	- 0,01					
				AEM	0,37			
Amonio	Radiación	- 0,02	- 0,02	LOCAL		0,02	0,00	0,66
	Transp.	+ 0,04	+ 0,04	FISICA	0,02			
				AEM	0,30			
N total	ENSO	+ 0,12	+ 0,02	REGIONAL	0,01	0,00	0,18	0,44
	Viento	+ 0,07		LOCAL				
	Transp.	- 0,03		FISICA				
	Z_m	- 0,01						
				AEM	0,37			
Ortofosfato	AO	- 0,03	- 0,03	REGIONAL	0,03	0,00	0,05	0,73
	ENSO	- 0,03		FISICA				
	Transp.	+ 0,01						
				AEM	0,19			
P total	Viento	+ 0,02						

Tabla 4.2.5. Factores condicionantes de la periodicidad de la concentración de los nutrientes (nitrato, amonio, nitrógeno total (Ntot), ortofosfato y fósforo total) de la laguna de Las Madres durante el periodo 1992-2011. Resultado del análisis de codependencias que indica la variable predictora significativamente relacionada con la variable respuesta para cada ciclo. Se indica el valor absoluto de su coeficiente de codependencia ($absC_{y,x;w}$), su estadístico ($absT_v$) y su significación ($Pval_{fam}$). Cuando una misma variable explica dos periodicidades muy parecidas (por ejemplo, 2,5 y 3 años) únicamente se incluye los resultados del mayor coeficiente. Las siglas de las variables predictoras son como las de la Tabla 4.2.4.

RESP.	CICLO (años)	PRED.	$absC_{y,x;w}$	$absT_v$	$Pval_{fam}$
NITRATO	13	Viento	0,24	76,52	0,004
		Transp.	0,05	14,03	0,004
		ENSO	0,03	9,96	0,003
		Zm	0,02	6,74	0,004
	7	ENSO	0,02	8,92	0,002
		Zm	0,02	5,90	0,004
		Viento	0,02	6,07	0,006
		Transp.	0,01	3,21	0,038
	5	ENSO	0,11	30,88	0,004
		Viento	0,08	27,79	0,003
		Transp.	0,03	9,11	0,003
		Zm	0,02	7,10	0,003
AMONIO	8	Radiación	0,02	4,73	0,003
		Transp.	0,01	4,02	0,006
Ntot	13	Viento	0,16	44,56	0,004
		Transp.	0,03	9,33	0,003
		ENSO	0,02	7,09	0,002
		Zm	0,02	5,20	0,006
	7	ENSO	0,03	10,13	0,003
		Zm	0,02	6,71	0,003
		Viento	0,02	7,92	0,002
		Transp.	0,01	4,19	0,010
	5	ENSO	0,16	45,63	0,004
		Viento	0,11	35,63	0,003
		Transp.	0,04	10,49	0,004
		Zm	0,03	8,20	0,004
ORTOFOSFATO	2-3	AO	0,03	6,56	0,003
		Transp.	0,02	5,49	0,006



Capítulo 5

Análisis de las series temporales de las variables bióticas del lago

En este Capítulo, se describen las series temporales de tres grupos planctónicos de la laguna de Las Madres, a saber: fitoplancton, bacterias y zooplancton. Como en el caso de las variables abióticas, sus dinámicas se descomponen buscando la tendencia y la periodicidad, y se indican los periodos en los que sus fluctuaciones fueron más relevantes. También se estima el día juliano en el que se produce la tendencia central de su estacionalidad.

El Capítulo está centrado en el fitoplancton, objetivo principal de esta Tesis. Además de la descomposición de dicha serie, se matizan los resultados diferenciando dos fases anuales a lo largo de todo el estudio (las fases lenta y rápida de su crecimiento) y se analiza la dinámica de los otros grupos planctónicos durante esas fases.

Por último, se aborda el tema central de esta tesis, consistente en identificar los factores de control, abióticos y bióticos, de la dinámica del fitoplancton a largo plazo.

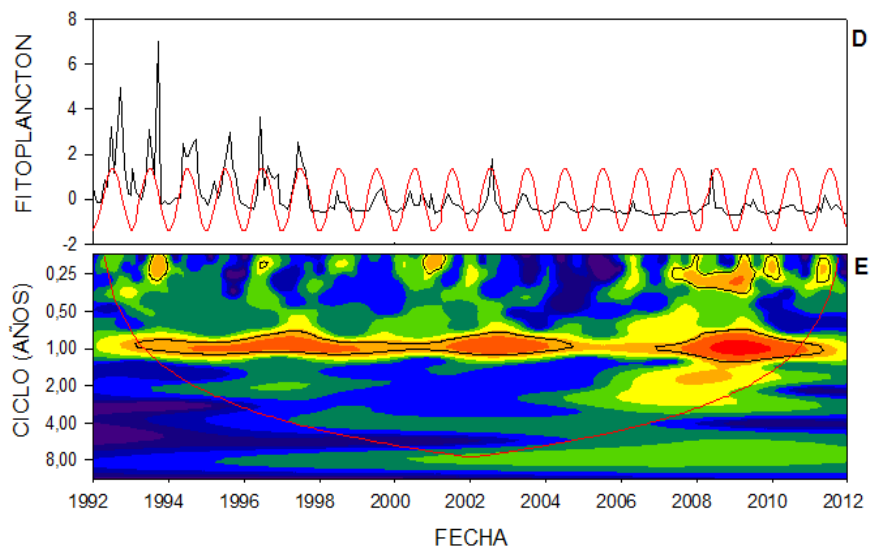
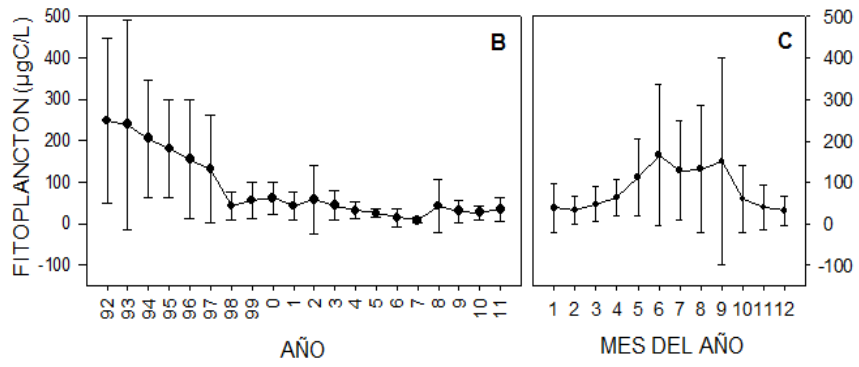
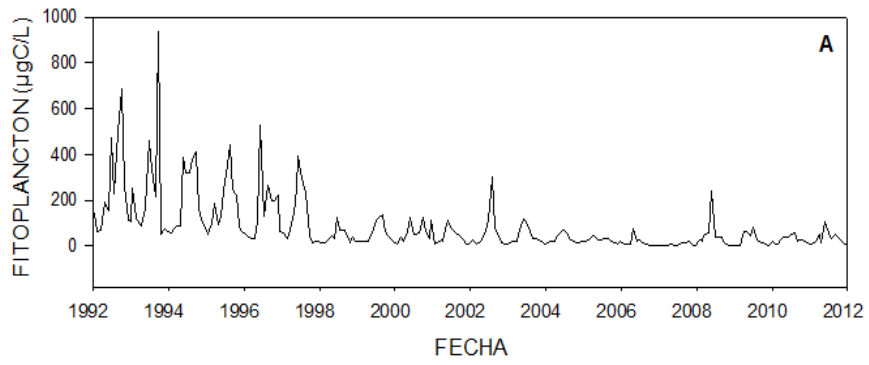
5.1. DINÁMICA DE LOS GRUPOS PLANCTÓNICOS

5.1.1. Fitoplancton

Durante el periodo 1992-2011, su biomasa presenta un promedio de 83,6 $\mu\text{g C/L}$ y una desviación estándar de 121,9 $\mu\text{g C/L}$, alcanzando un máximo de 938,8 $\mu\text{g C/L}$ en septiembre de 1993 y un mínimo de 0,14 $\mu\text{g C/L}$ durante febrero de 2009 (Fig. 5.1A).

En la serie, se observa una posible tendencia lineal decreciente de los promedios anuales, pero ninguna periodicidad interanual (Fig. 5.1B). Analizando los promedios anuales, se observa que el año 1992 presentó la mayor biomasa promedio (247,7 $\mu\text{g C/L}$), mientras que los años 2005-2007 ofrecieron las menores cifras medias ($\leq 25 \mu\text{g C/L}$; Fig. 5.1B). En los primeros siete años del estudio se constata un notable descenso de la biomasa, con una tasa de -29,3 $\mu\text{g C/L}$ por año ($R^2 = 0,13$; $P\text{val} = 0,001$). Desde 1999, se distingue una segunda etapa, a partir de la cual la variable disminuye más lentamente, a un ritmo de -2,7 $\mu\text{g C/L}$ por año ($R^2 = 0,06$; $P\text{val} = 0,006$). El análisis AEM confirmó la tendencia decreciente a lo largo de toda la serie temporal, que explica el 28% de su varianza, con una pendiente de la recta de ajuste lineal a la serie de -112 $\mu\text{g C/L}$ por década, y una fluctuación de 13 años de periodo, que explica un 8% de la varianza (Tabla 5.1.1).

Figura 5.1. Dinámica de la biomasa del fitoplancton en la laguna de Las Madres durante los años 1992-2011. A) Serie temporal de la variable. B) Media anual y su desviación estándar. C) Promedio de los meses y su desviación estándar, que sugiere la estacionalidad de la variable. Las barras indican desviación estándar. D) Resultados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM, si las hubiera. E) Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia. Las isolíneas negras delimitan las periodicidades significativas ($P\text{val} \leq 0,05$).



Cuando analizamos la dinámica mensual promedio de la biomasa fitoplanctónica (Fig. 5.1C), aparece un patrón estacional: los meses de otoño-invierno presentan los menores valores, mientras que en los de primavera-verano aparecen los más altos (Fig. 5.1C). El método AEM corroboró que ésta dinámica sigue una fluctuación regular anual de 11 a 13 meses, la cual explica el 21% de su varianza (Tabla 5.1.1 y Fig. 5.1D).

Según se refleja en la figura 5.1.C, dicha estacionalidad puede dividirse en una fase lenta de crecimiento del fitoplancton, que comprende los meses de noviembre a febrero, y en una fase rápida, que incluye los meses desde marzo a octubre. La dinámica de la biomasa en cada una de estas fases de crecimiento se ajusta a una tendencia lineal decreciente. En la llamada “fase lenta”, la función lineal indica que el fitoplancton disminuyó cada año con una tasa de $-5,3 \mu\text{g C/L}$ (término independiente $1,1 \cdot 10^4 \mu\text{g C/L}$), y esta tendencia explicó el 61% de la varianza ($P_{\text{val}} = 0,001$). En la fase rápida, la pendiente fue de $-13 \mu\text{g C/L}$ cada año (término independiente: $2,6 \cdot 10^4 \mu\text{g C/L}$), explicando un 68% de la varianza ($P_{\text{val}} = 0,001$).

Tras eliminar la tendencia, se realizó un análisis de ondas en cuyo espectro se observa una banda horizontal dominante significativa que se corresponde con un ciclo anual y que se interrumpe en 2005 y 2006 (Fig. 5.1E). Además, entre 2007 y 2011, aparecen en la gráfica tres pequeñas manchas que suponen ciclos trimestrales.

La estacionalidad del fitoplancton, por tanto, ha quedado comprobada por ambos métodos. Cuando se representa el destalle de esta periodicidad por años (Fig. 5.2), se aprecia que su biomasa sigue un patrón unimodal, a excepción de los años 1992, 1993, 2000 y 2005, cuando la pauta resulta bimodal.

El día juliano en el que se produce el punto álgido de la estacionalidad se ajusta significativamente a una función lineal decreciente, la cual explica el 48% de su varianza (Tabla 5.1.2). Durante el periodo de estudio, la tendencia central ha ocurrido, en promedio, el día juliano 198 (17 de julio aproximadamente), alcanzando un valor mínimo en el 138º (18 de mayo) de 2006, y el máximo en el 241º (29 de agosto) de 1996 (Fig. 3.12E). Desde 1992 hasta 2011, la tendencia central de la biomasa de fitoplancton se ha adelantado 72 días, lo cual supone una

tasa de 3,6 días por año. Por otra parte, la variabilidad intra-anual (el coeficiente de variación anual de la biomasa) no se ajustó a tendencia alguna (Tabla 5.1.2), es decir, dicha variabilidad no aumenta con el tiempo transcurrido.

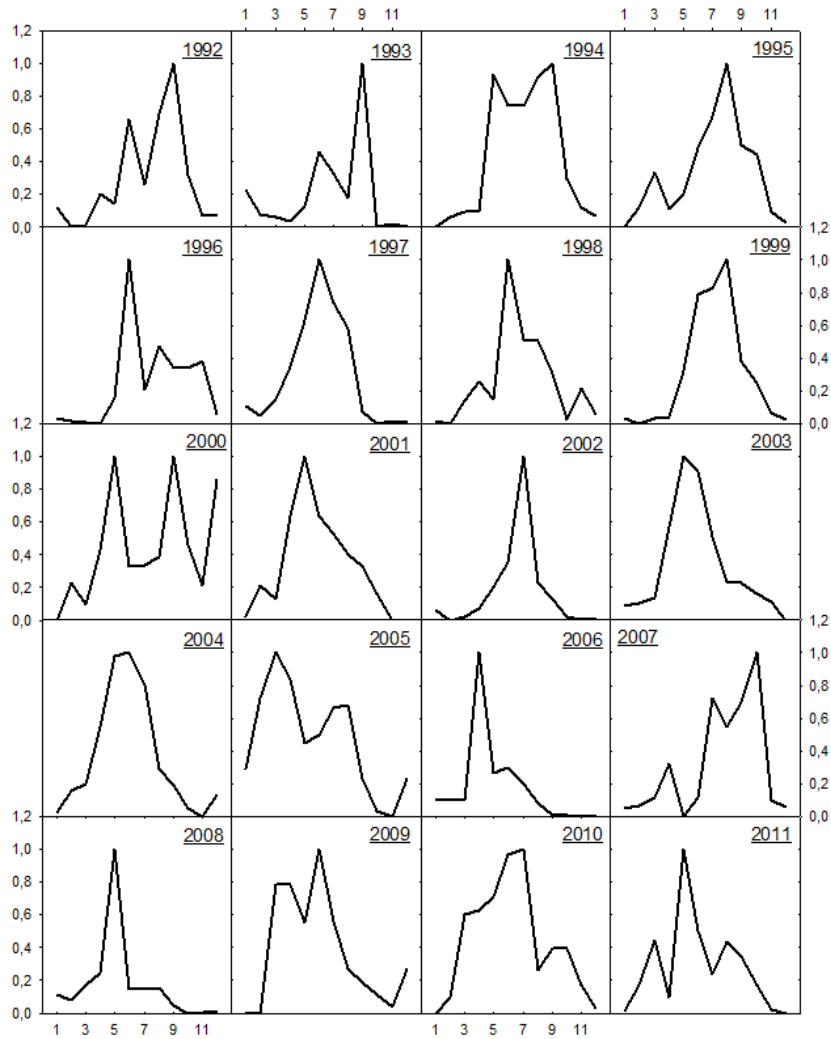


Figura 5.2. Dinámica anual de la biomasa del fitoplancton en la laguna de Las Madres durante los años 1992-2011. Los valores han sido re-escalados desde 0 a 1 para una mejor comparación.

5.1.2. Bacterias

El promedio de la biomasa bacteriana durante el periodo para el que ya disponemos de datos (1997-2011) asciende a $25,5 \pm 8,1 \mu\text{g C/L}$ (\pm desviación estándar), alcanzando un valor máximo de $67,9 \mu\text{g C/L}$ durante noviembre de 1997 y uno mínimo de $8,9 \mu\text{g C/L}$ en abril de 2007 (Fig. 5.3A). En esta dinámica, aparentemente no se observa tendencia alguna, pero sí una posible periodicidad interanual de 3 a 5 años de duración (Fig. 5.3B) e incluso grandes fluctuaciones dentro del mismo año, como ocurre en 2007. Precisamente entonces aparece el menor valor promedio de la biomasa bacteriana ($13,6 \mu\text{g C/L}$); desde ese mínimo, se detecta un incremento con fluctuaciones, siendo 2009 el año de mayor biomasa promedio ($31,4 \mu\text{g C/L}$; Fig. 5.3B). El método AEM confirma la ausencia de tendencia (Tabla 5.1.1). En el caso de los promedios mensuales (Fig. 5.3C), se constata lo que podría ser un patrón estacional bimodal, presentando dos picos (enero y junio) y dos valles (abril y septiembre); este patrón podría indicar una estacionalidad semestral. El análisis AEM confirma la presencia de dicha periodicidad, que explica el 5% de la varianza de la biomasa bacteriana, así como también dos ciclos de 4,5 años y de 3 años, los cuales explican el 8% y 5% de la varianza, respectivamente (Tabla 5.1.1 y Fig. 5.3D).

Una vez eliminada la tendencia, se realizó un análisis de ondas en cuyo espectro aparece una banda horizontal significativa entre 2007 y 2011, que apunta a un ciclo semestral, así como unas manchas entre los años 1997-1998 y 2004-2006, las cuales reflejan ciclos de 1 a 6 meses de duración (Fig. 5.3E). Entre 2001 y 2011, se aprecia una banda ovalada de color verde amarillento, aparentemente debida a periodicidades de 3-6 años, pero no resulta estadísticamente significativa ($P_{\text{val}} > 0,05$).

Cuando se representa la biomasa bacteriana mes a mes (Fig. 5.4), no se observa un patrón estacional claro hasta el año 2007, a partir del cual la variable sigue una dinámica bimodal hasta el final de la serie temporal, cuyos máximos se producen en enero y julio. Por ello, cuando se analiza la dinámica de esta variable en los periodos de fase lenta y rápida del crecimiento fitoplanctónico, no se observa una tendencia significativa en ninguno de ellos ($R^2 = 0,18$, $P_{\text{val}} = 0,131$; $R^2 = 0,01$, $P_{\text{val}} = 0,830$, respectivamente). Finalmente, el coeficiente de variación anual no se ajustó a ninguna tendencia lineal (Tabla 5.1.2).

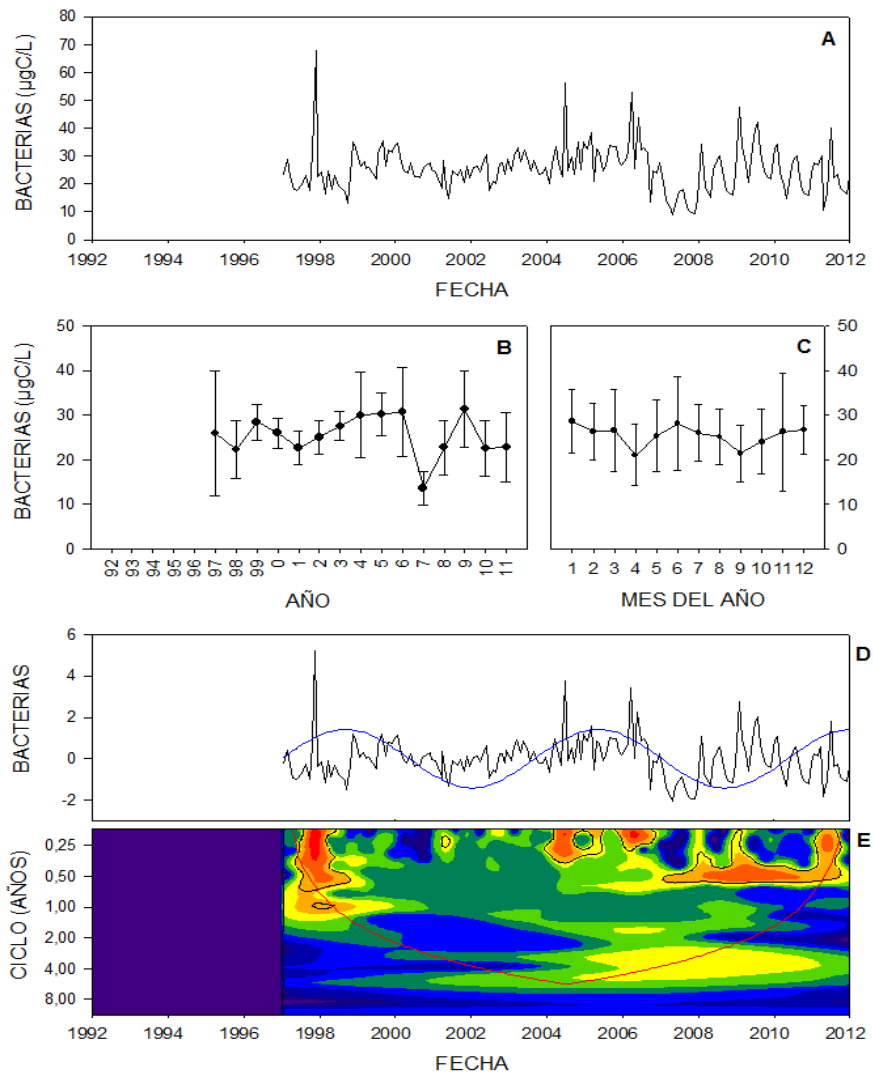


Figura 5.3. Dinámica de la biomasa de bacterias en la laguna de Las Madres durante los años 1997 a 2011. A) Serie temporal de la variable. B) Media anual y su desviación estándar. C) Promedio de los meses y su desviación estándar, estacionalidad de la variable. Las barras indican desviación estándar. D) Resultados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM, si las hubiera. E) Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia. Las isolíneas negras delimitan las periodicidades significativas ($P_{val} \leq 0,05$).

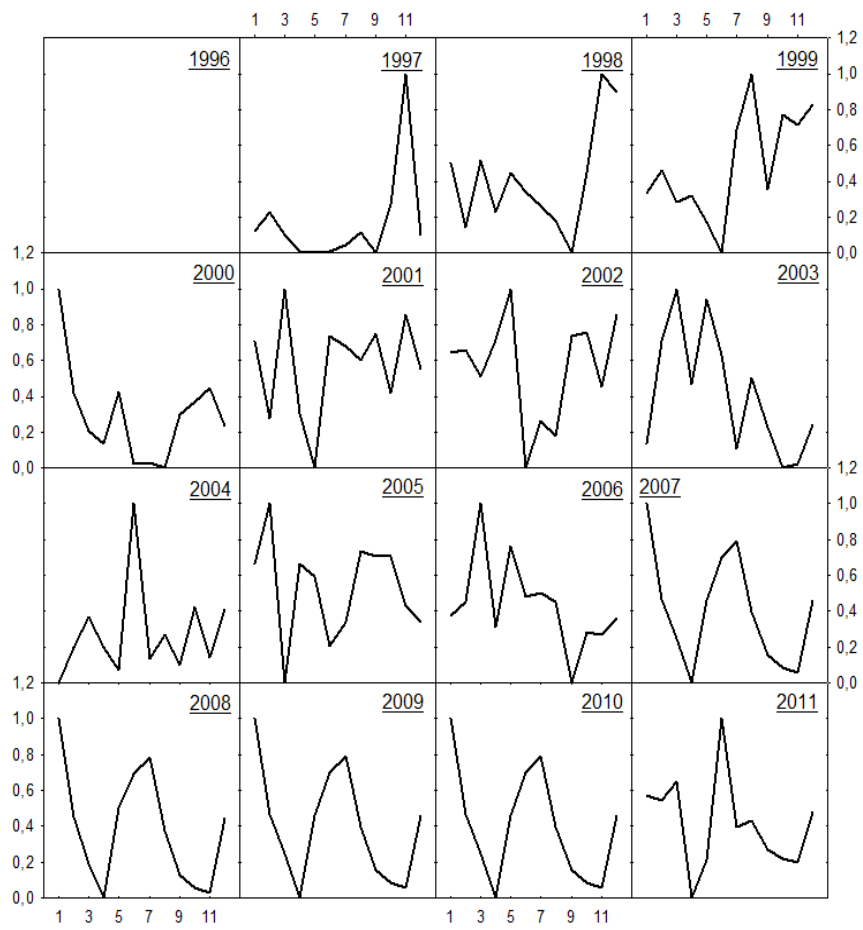


Figura 5.4. Dinámica anual de la biomasa de bacterias en la laguna de Las Madres durante los años 1997-2011. Los valores han sido re-escalados de 0 a 1 para una mejor comparación.

5.1.3. Zooplancton

La biomasa zooplanctónica a lo largo del periodo del que se dispone información (2003-2011) presenta un promedio de 92,9 $\mu\text{g C/L}$, con una desviación estándar de 124,7 $\mu\text{g C/L}$, alcanzando un valor mínimo de 0,4 $\mu\text{g C/L}$ durante el mes de marzo de 2009, y uno máximo de 621,9 $\mu\text{g C/L}$ en octubre de ese mismo año (Fig. 5.5A). Es decir, 2009 resulta un año especial, ya que presenta la mayor variación de biomasa zooplanctónica observada. Los promedios anuales siguen aparentemente una tendencia lineal creciente, pero ninguna periodicidad (Fig. 5.5B). El año 2003 presentó el menor promedio de biomasa de zooplancton (50,4 $\mu\text{g C/L}$), y el año 2011, el mayor (147,1 $\mu\text{g C/L}$; Fig. 5.5B). El método AEM constató también esta tendencia creciente, que explica el 8% de su varianza, con una pendiente de 140,3 $\mu\text{g C/L}$ por década.

En el caso de los promedios mensuales (Fig. 5.5C), se aprecia un posible patrón estacional, puesto que los meses de verano-otoño presentan los mayores valores promedio; por el contrario, en los meses de invierno-primavera aparecen las biomazas menores (Fig. 5.5C). Los resultados del análisis de periodicidad AEM apoyan la idea de que la biomasa del zooplancton sigue un ciclo anual, de 11 a 13 meses, el cual explica el 22% de su varianza (Tabla 5.1.1 y Fig. 5.5D). Eliminada la tendencia, se realizó también un análisis de ondas, en cuyo espectro –durante los años 2004 a 2011– se aprecia una única banda horizontal dominante correspondiente a un ciclo anual, siendo significativa entre 2008 y 2011 (Fig. 5.5E). Además, durante esos cuatro últimos años, se distingue otra mancha significativa que refleja un ciclo trimestral-semestral. Por tanto, ambos métodos estadísticos apoyan la estacionalidad anual de la biomasa zooplanctónica.

Cuando se representa el detalle interanual de esa periodicidad (Fig. 5.6), surgen: 1º) una dinámica irregular de la biomasa en 2003, 2º) un patrón unimodal en 2007 y 2011, y 3º) una pauta bimodal en el resto de los años. La biomasa de zooplancton no experimenta tendencia alguna en el periodo de fase lenta del crecimiento fitoplanctónico ($R^2 = 0,25$, $P_{\text{val}} = 0,191$); sin embargo, durante la fase rápida, la tendencia positiva muestra una pendiente de 17,9 $\mu\text{g C/L}$ por año (término independiente: $-3,6 \cdot 10^4 \mu\text{g C/L}$), y esa tendencia supone el 90% de la varianza explicada ($P_{\text{val}} = 0,001$). El coeficiente de variación anual de la biomasa

zooplanctónica no se ajusta a tendencia lineal alguna (Tabla 5.1.2), lo cual significa que su variabilidad intra-anual no aumenta con el tiempo.

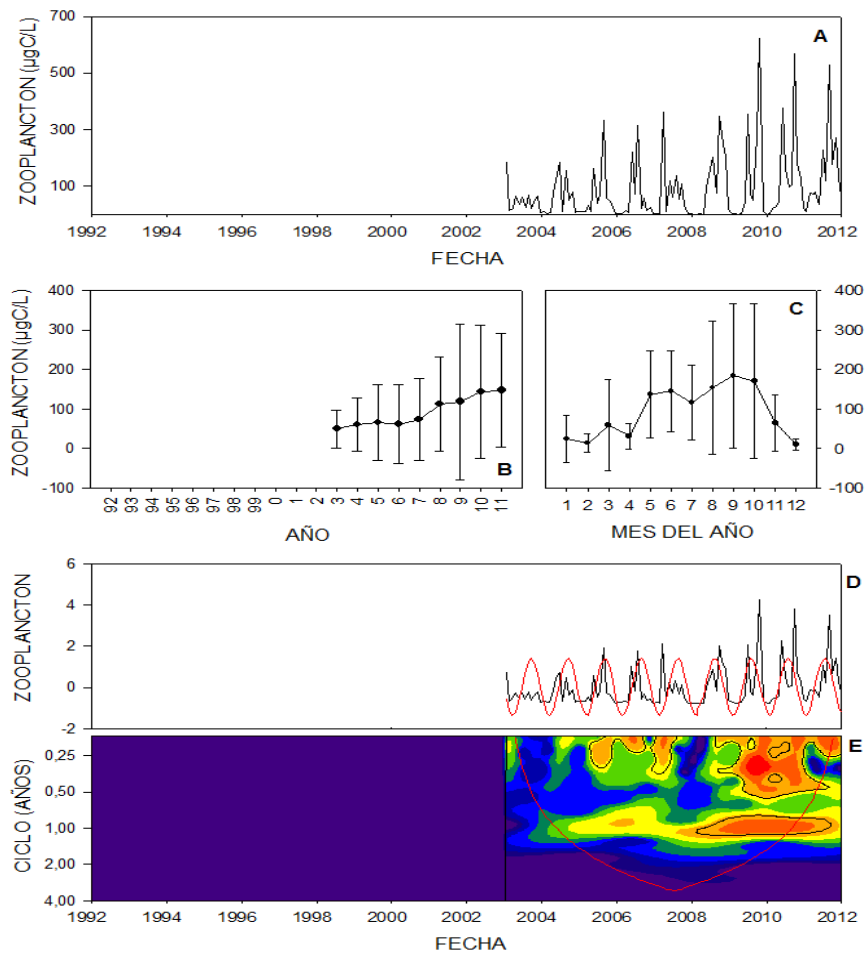


Figura 5.5. Dinámica de la biomasa del zooplancton en la laguna de Las Madres durante los años 2003-2011. A) Serie temporal de la variable. B) Promedio anual y su desviación estándar. C) Promedio mensual y su desviación estándar, que reflejan la estacionalidad de la variable. Las barras indican desviación estándar. D) Resultados de los residuos de la serie ajustada (negro) y las periodicidades (líneas coloreadas) de AEM, si las hubiera. E) Espectro resultado del análisis de ondas, la línea roja delimita el cono de influencia. Las isolíneas negras delimitan las periodicidades significativas ($P_{val} \leq 0,05$).

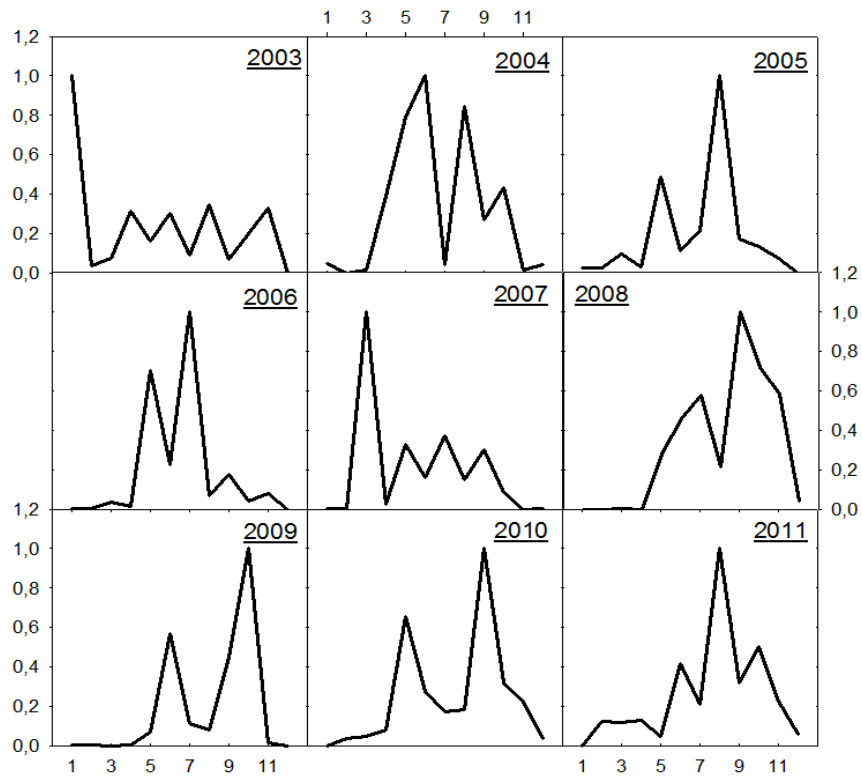


Figura 5.6. Dinámica anual de la biomasa zooplanctónica en la laguna de Las Madres durante los años 2003-2011. Los valores se han re-escalado entre 0 y 1 para una mejor comparación.

5.1.4. Factores condicionantes de la dinámica de la biomasa fitoplanctónica

Con objeto de poder identificar los efectos ambientales a largo plazo sobre el fitoplancton de la laguna de Las Madres, se ha estudiado la dinámica de diversas variables que condicionan las climatologías regional y local, así como los factores físico-químicos de importancia para dicha comunidad. Además, como cada uno de estos factores puede actuar a diferentes escalas temporales, se han identificado su tendencia y su periodicidad. Ante tal cantidad de variables, algunas

muy relacionadas entre sí, se ha aplicado la metodología de pasos adelante con doble criterio de paro (véase el Apartado 2.4.1.3), para seleccionar las variables más relevantes en la dinámica del fitoplancton. Posteriormente, mediante análisis de redundancias y partición de la varianza, se ha cuantificado la capacidad explicativa de cada uno de los factores condicionantes.

Nuestros resultados muestran que una mayor radiación y una temperatura más caliente del agua de la laguna favorecen una mayor biomasa de fitoplancton en Las Madres, siendo estas variables las que tienen mayor relevancia en el análisis ($0,09 \leq R^2_{\text{adj}} \leq 0,11$; Tabla 5.1.3). Además, las menores concentraciones de amonio y ortofosfato se corresponden con una mayor presencia de fitoplancton en la laguna ($R^2_{\text{adj}} = 0,05$; Tabla 5.1.3), por lo que su dinámica también se ve condicionada por los nutrientes. Finalmente, la Oscilación de la corriente meridional de El Niño (ENSO) covaría con la biomasa del fitoplancton ($R^2_{\text{adj}} = 0,05$; Tabla 5.1.3). Con menos importancia en el análisis ($R^2_{\text{adj}} = 0,01$), apreciamos una relación inversa entre la Oscilación del Atlántico Oriental (EA) y la biomasa fitoplanctónica en Las Madres. El resto de los indicadores de clima regional considerados en esta Tesis (NAO, AO y GSI) no muestran relación significativa alguna ($P_{\text{val}} > 0,05$) con la biomasa fitoplanctónica.

El análisis de codependencias demuestra que la estacionalidad de la radiación y de la temperatura del agua son los principales condicionantes de la periodicidad anual del fitoplancton ($0,37 \leq \text{abs}C_{y,x;w} \leq 0,41$; Tabla 5.1.4) y, en menor medida, el amonio y el índice ENSO ($0,06 \leq \text{abs}C_{y,x;w} \leq 0,07$). En cuanto a la fluctuación regular de 13 años de la dinámica del fitoplancton, se ve condicionada tanto por las concentraciones de amonio y ortofosfato como por la teleconexión regional del Atlántico oriental ($0,03 \leq \text{abs}C_{y,x;w} \leq 0,04$). Esta es la razón de que, según se ha descrito anteriormente (Tabla 5.1.1), la periodicidad anual explique un 21% de la varianza de la biomasa fitoplanctónica, pero también hay un ciclo a largo plazo (13 años), el cual explica un 8% de su variabilidad. También es éste el motivo de que, al incluir como covariables la tendencia y las periodicidades del fitoplancton, todas las variables condicionantes seleccionadas pierdan su poder explicativo a nivel individual (R^2_{adj} ; Tabla 5.1.3), mientras que la interacción entre factores ambientales y autocorrelación temporal representa el 22% de la varianza (R^2_{adj}).

Con el objetivo de explicar el 54% de la varianza residual del anterior modelo, se repitió ese mismo análisis incluyendo las dinámicas de las biomasa bacteriana y zooplanctónica como factores bióticos. Únicamente se consideró el periodo 2003-2011 para el cual estaban completas todas las series. Los resultados muestran que, ni la posible competencia de las bacterias, ni la depredación del zooplancton, cuya biomasa ha aumentado considerablemente durante estos años (véase el apartado 5.1.3), fueron variables de control de la biomasa fitoplanctónica (Tabla 5.1.3). En este nuevo análisis, la radiación volvió a ser la variable de mayor importancia ($R^2_{\text{adj}} = 0,21$; Tabla 5.1.3). Sin embargo, este nuevo análisis se diferencia del anterior en que incluye la transparencia como variable condicionante, cuya mayor profundidad favorece una mayor biomasa de fitoplancton ($R^2_{\text{adj}} = 0,14$). Es justamente a partir del año 2003 cuando la transparencia (Fig.4.1.D) empieza a experimentar una estacionalidad anual más patente. El análisis de codependencias lo confirma, puesto que durante el periodo 2003-2011 radiación y transparencia resultan los principales condicionantes de la periodicidad anual del fitoplancton ($0,14 \leq \text{abs}C_{y,x;w} \leq 0,16$; Tabla 5.1.4). Por ello, cuando se incluyó la estacionalidad de la biomasa fitoplanctónica en el análisis, las varianzas individuales (R^2_{adj} ; Tabla 5.1.3) de la climatología local y de los factores físicos de la laguna dejaron de ser significativas para incluirse en la interacción entre factores abióticos y autocorrelación temporal ($R^2_{\text{adj}} = 0,20$). También se diferencian estos resultados obtenidos durante el periodo 2003-2011 del realizado para la totalidad de la serie temporal de aquél en que los índices positivos de la Corriente del Golfo (GSI) se corresponden con una menor biomasa del fitoplancton ($R^2_{\text{adj}} = 0,14$; Tabla 5.1.3). El análisis de codependencias desvela que la importancia de este índice sobre la estacionalidad del fitoplancton es escasa ($\text{abs}C_{y,x;w} = 0,05$; Tabla 5.1.4), motivo por el cual el factor regional explica por sí mismo un 7% de la varianza aperiódica del fitoplancton (R^2_{adj}). En conjunto, la varianza no explicada por el modelo asciende al 68% (R^2_{adj}).

Con el mismo objetivo de explicar la varianza residual de los modelos anteriores, se consideró un modelo en el cual el promedio de la biomasa del fitoplancton durante su fase de crecimiento rápido pudiese ser explicado por factores de climatología regional que actúan durante varios meses, pudiendo ejercer efectos prolongados. Se consideraron como variables predictivas los diferentes promedios de los índices de teleconexión entre los meses de abril a

octubre. La selección de variables predictivas apunta a la Oscilación del Atlántico Oriental (EA) como significativa para la dinámica del fitoplancton; la biomasa disminuye inversamente con dicho índice durante la fase rápida del crecimiento fitoplanctónico. Y aún eliminando el efecto de la tendencia, ese índice explicó el 8% de la varianza de la biomasa fitoplanctónica de la fase rápida ($R_p^2_{Adj} = 0,08$; $Pval = 0,019$).

A fin de comprobar si el promedio de biomasa del fitoplancton durante la fase rápida responde a la estructura térmica de la columna de agua, se usaron diversas variables. Por un lado, se estimó la intensidad de la estratificación incluyendo en el modelo la resistencia térmica y la diferencia de temperatura entre el epilimnion e hipolimnion entre los meses de junio a agosto. Por otro, para caracterizar la estacionalidad de la estructura térmica se empleó como indicador la tendencia central de la capa de mezcla y su espesor durante la fase de crecimiento lento anterior. El método de selección por pasos adelante con doble criterio de paro identificó que una mayor diferencia térmica entre las capas de epilimnion e hipolimnion se correspondía con una menor biomasa. Una vez eliminado el efecto de la tendencia, esa variable representó un 9% de la varianza explicada de la biomasa ($R_p^2_{Adj}$; $Pval = 0,011$). Conviene recordar aquí que nuestros resultados del Apartado 4.1.7 confirman que este cambio en las propiedades físicas de la columna de agua de la laguna se debe a un aumento en la temperatura del aire sobre Las Madres. Finalmente, nuestros resultados del Apartado 3.2.6 muestran que los meses más calurosos de la serie temporal se asocian con índices positivos de la Oscilación del Atlántico Oriental, quedando así condicionados por la climatología regional. Por ello, los años 2005 y 2006, que son los excepcionalmente más calurosos de toda la serie (Fig. 3.9.B), coinciden con la interrupción de la estacionalidad anual de la dinámica del fitoplancton (Fig. 5.1.E), con los mayores valores de resistencia térmica (Fig. 4.7.D) y con el aumento más notable del espesor de la capa de mezcla (Fig. 4.7.B), que sucede durante la fase lenta de crecimiento fitoplanctónico.

Sin embargo, según nuestros resultados del Apartado 5.1.1, el mayor descenso de la biomasa del fitoplancton se produjo entre los años 1992 y 1997 (ambos inclusive, Fig. 5.1), periodo en el cual no se observaron cambios importantes ni en la climatología local ni en las propiedades físicas de la columna de agua (véanse los Capítulos 3 y 4). Cuando se analiza ese periodo de tiempo, las

temperaturas más altas del aire y de la columna de agua favorecen mayores biomásas de fitoplancton ($0,34 \leq R^2_{\text{adj}} \leq 0,35$; Tabla 5.1.3), siendo estas variables las principales condicionantes de su estacionalidad ($0,16 \leq \text{abs}C_{y,x;w} \leq 0,17$; Tabla 5.1.4). Ese es el motivo de que, al incluir la tendencia y la estacionalidad del fitoplancton en el análisis estadístico, ninguno de los factores de climatología local o de las propiedades físicas de la laguna explique varianza de forma individual y, al mismo tiempo, de que la interacción entre los factores ambientales y la autocorrelación explique un 36% de aquella (R^2_{adj} ; Tabla 5.1.3). La varianza residual del modelo fue del 59%.

Un adelanto de la tendencia central de la dinámica del fitoplancton se corresponde con el aumento de temperatura del epilimnion durante los meses de junio a agosto ($R^2_{\text{adj}} = 0,36$; $P_{\text{val}} = 0,005$). Sin embargo, cuando se tiene en cuenta el efecto de la tendencia, el efecto puro de la temperatura resulta nulo ($R^2_{\text{p,adj}} = 0,00$; $P_{\text{val}} = 0,887$), mientras que la varianza explicada por la interacción con la autocorrelación temporal asciende al 39% (R^2_{adj}). Por el contrario, este adelanto de la tendencia central sí queda explicado por un aumento de la temperatura del aire entre los meses de marzo y mayo, incluso teniendo en cuenta el efecto de la tendencia ($R^2_{\text{p,adj}} = 0,08$; $P_{\text{val}} = 0,041$). Otras variables que no resultaron explicativas ($P_{\text{val}} > 0,05$) fueron: la profundidad de la capa de mezcla durante la fase lenta, la resistencia térmica y la diferencia de temperaturas entre epilimnion e hipolimnion entre los meses de junio a agosto.

5.2. DISCUSIÓN

5.2.1 Tendencia a largo plazo de la biomasa fitoplanctónica y sus posibles factores de control

El análisis estadístico muestra una tendencia decreciente inequívoca de la biomasa fitoplanctónica en Las Madres, la cual no parece obedecer de manera directa a los dos principales procesos ambientales esperables, cuando se analizan interanualmente (respuesta al eje oligotrofia-eutrofia y cambio climático; Cuadro 1). El fósforo total en la laguna, como indicador de eutrofia, experimenta grandes fluctuaciones en el periodo 1992-2000 y luego se torna más estable (véase la Fig.

4.12); la eutrofia lacustre medida por esta variable limnológica no parece aumentar ni disminuir con el tiempo. Y en cuanto al cambio climático sobre la laguna de Las Madres durante el periodo 1992-2011, ni la temperatura promedio para la columna de agua ni la temperatura atmosférica sufren el aumento predecible por aquél, tanto a nivel planetario (IPCC 2007), como ibérico (Brunet *et al.* 2007) (véanse las Figs. 4.5 y 3.9, respectivamente). De modo que, así observado, no ha habido una relación directa (Adrian *et al.* 2009) o inversa (Kishimoto *et al.* 2013) de la biomasa fitoplanctónica presente en Las Madres con el cambio climático.

Sin embargo, nuestros resultados muestran que, entre los años 1992 y 2011, la disminución de la biomasa fitoplanctónica ocurre al tiempo que un aumento de la resistencia térmica de la estratificación de la laguna, ligada al calentamiento en la época cálida del año y a valores positivos del índice de la Oscilación del Atlántico Oriental (EA). Por lo tanto, este decrecimiento en la dinámica del fitoplancton puede ser considerado una respuesta al calentamiento climático observado que corrobora las predicciones de Winder & Sommer (2012): calentamiento del epilimnion, estratificación intensa, mezcla débil, menor flujo de nutrientes, menos biomasa de fitoplancton (véase el esquema de la figura 1 en de Winder & Sommer (2012). Y se demuestra también que para contestar a la cuestión de si es el cambio climático, entre otros, factores, quién gobierna la dinámica a largo plazo del fitoplancton, debemos analizar las series atendiendo a sus diferentes periodos, tanto intranuales como interanuales.

5.2.2 Periodicidades y sus posibles factores de control

La estacionalidad de la biomasa fitoplanctónica en esta laguna es notable y deriva del ciclo anual de dos factores de control físico del ecosistema: la radiación y la temperatura del aire. El simple aumento de sus valores durante algunas estaciones del año genera un aumento de la biomasa en primavera-verano, y una disminución en las restantes épocas del año. Dicha estacionalidad ha sido tipificada hace tiempo para los lagos templados por Marshall & Peters (1989). *Grosso modo*, en los lagos eutróficos dichos autores determinan que la distribución de la biomasa es bimodal a lo largo del ciclo anual, mientras que en

Cuadro 1. Estudios a largo plazo (> 10 años) sobre la biomasa fitoplanctónica (B_{FITO}) en lagos en los cuales se ha identificado la(s) causa(s) de los cambios en esa variable. Se presenta la latitud (LAT.), la causa (concatenada o no), la respuesta de la biomasa fitoplanctónica (β_{FITO}) y las referencias (REF.) bibliográficas. AO: Oscilación del Artico, EA: Oscilación del Atlántico oriental, ENSO: Oscilación meridional de El Niño; NAO: Oscilación del Atlántico norte; P: fósforo. Para más información sobre estos trabajos, consúltese la Tabla 1 del Capítulo 1. [*¹ la invernal. *²la primaveral e invernal].

LAGO	LAT.	CAUSA	RESPUESTA B_{FITO}	REF. BIBLIOGRÁFICAS
Balaton	47 °N	Disminución P, eliminación de Ciprínidos	Desciende	Tátrai <i>et al.</i> (2008)
Biwa	35 °N	Calentamiento global, aumento del viento, limitación luminosa	Desciende	Kishimoto <i>et al.</i> (2013)
Crater Lake	43 °N	Calentamiento global, aumento de la deposición atmosférica, aumento P	Asciende	McIntire <i>et al.</i> (2007)
Garda	46 °N	Aumento P, EA descende	Asciende	Salmaso & Cerasino (2012)
Grasmere	54 °N	Renovación del agua asciende, disminución P	Desciende	Reynolds <i>et al.</i> (2012)
Greifensee	47 °N	Disminución P	Fluctúa	Bürgi <i>et al.</i> (2003)
Heiligensee	53 °N	Aumento P	Asciende	Adrian <i>et al.</i> (1995)
Las Madres	40 °N	P estable, ENSO descende, EA asciende	Desciende	Este estudio
Loch Leven	56 °N	Disminución P	Desciende	Bailey-Watts <i>et al.</i> (1990)
Luzern	47 °N	Disminución P	Desciende	Bürgi & Stadelmann (2002)
Maggiore	46 °N	Disminución P	Desciende	Kamenir & Morabito (2009)
Müggelsee	52 °N	Disminución P	Desciende	Köhler <i>et al.</i> (2005)
Neusiedlersee	48 °N	Aumento NAO	Asciende* ¹	Dokulil & Herzig (2009)
North Pine Dam	27 °S	Renovación del agua fluctúa	Fluctúa	Harris & Baxter (1996)
Ontario	44 °N	Disminución P	Desciende	Nicholls & Carney (2011)
Orta	46 °N	Disminución P	Desciende	Morabito <i>et al.</i> (2001)
Pyhäjärvi	62 °N	Disminución P	Desciende	Holopainen <i>et al.</i> (2008)
Washington	47 °N	ENSO asciende	Asciende* ²	Arhonditsis <i>et al.</i> (2004)
Windermere	54 °N	AO asciende	Asciende	McGowan <i>et al.</i> (2012)

los oligotróficos sería unimodal, como la detectada en Las Madres en la mayor parte de los años (Fig. 5.2). Obviamente, hay excepciones a esa pauta, como sucede en 2000, 2005 y 2009-2011. El hecho de que en el último trienio estudiado asistamos a pautas bimodales de la biomasa fitoplanctónica podría insinuar que está aumentando la eutrofia en Las Madres, pero aún es pronto para aseverarlo.

En otro meta-análisis posterior sobre los ciclos anuales de la clorofila “a” en el mar y el agua dulce, usada como indicador de la biomasa fitoplanctónica (Winder & Cloern 2010), se atestigua que: 1º) algo menos de la mitad de los ambientes estudiados muestra una pauta unimodal de la biomasa fitoplanctónica durante el ciclo anual; 2º) una quinta parte del total experimenta dos máximos anuales; y 3º) un tercio de los mismos desarrolla ciclos irregulares a lo largo de varios años. Los autores también constatan que para un mismo ambiente la misma pauta de distribución de la biomasa a lo largo del ciclo anual no persiste durante varios años seguidos, y concluyen que hay una serie de factores que ocultan las tendencias que procesos de más largo alcance (como el cambio climático) podrían generar. Esos factores son la perturbación humana, los eventos climáticos aperiódicos y singulares y las variaciones debidas a la complejidad de las redes tróficas. En Las Madres observamos ciclos anuales uni- y bimodales que no se repiten en años consecutivos (Fig. 5.2); y en la línea argumental de Winder & Cloern (2010), tales variaciones podrían quedar explicadas por la relaciones con eventos no periódicos en los procesos climáticos regionales que se han demostrado en esta Tesis, así como con su desigual relación con el zooplancton. La presencia de ciclos más cortos de la biomasa, como los trimestrales detectados hacia el final de la serie estudiada, podría tener relación con ese aumento de la eutrofia aludido en el párrafo anterior, pero también con la mayor biomasa del zooplancton detectada en esos años, cuyo incremento de la herbivoría por el hecho simple de que haya más animales provoca ciclos más cortos del fitoplancton como ha descrito Jassby *et al.* (1992).

Una de las mayores respuestas biológicas al calentamiento climático es el adelanto de su periodo de crecimiento (Parmesan & Yohe 2003, Parmesan 2006, Visser & Both 2005, Root *et al.* 2003, Menzel *et al.* 2006); en el fitoplancton ha sido demostrado incluso experimentalmente que puede ser provocado por el aumento de la temperatura (Winder *et al.* 2012). Nuestros resultados muestran que la tendencia central en el periodo de crecimiento del fitoplancton (meses

cálidos) de Las Madres se ha adelantado con un ritmo de 3,6 días/año, siendo esta tasa más elevada que el promedio de 1,5 días/año, obtenida en lagos del norte de Europa (Thackeray *et al.* 2010, Vadadi-Fülöp & Hufnagel 2014). En lagos profundos, la fase de crecimiento del fitoplancton se adelanta con un temprano inicio de la estratificación térmica de la columna de agua, causado por un aumento de la temperatura del aire que, en algunos casos, se ha demostrado consecuencia del cambio climático (Winder & Schindler 2004, Peeters *et al.* 2007, Thackeray *et al.* 2008). Coincidiendo con esto, el análisis de esta fenología en Las Madres indica que es la temperatura del aire quien explicaría ese adelanto; sin embargo, no se ha podido relacionar ese adelanto en la fenología con cambios térmicos en las diferentes capas de la columna de agua.

Por lo tanto, he descubierto un adelanto del máximo de biomasa durante el ciclo anual a lo largo de la serie, hecho que sí se ha citado como propios del cambio climático (Parmesan, 2006). Estamos, pues, ante cambios en la dinámica intranual de la comunidad fitoplanctónica, relacionados con el calentamiento, pero que no han redundado en un aumento de la biomasa a largo plazo, como ya hemos visto, y nos inducirían a continuar este trabajo analizando los cambios de las especies en la comunidad, pero eso queda fuera del ámbito del presente trabajo.

5.2.3 Efectos indirectos relacionados con la teleconexión

En esta Tesis he constatado que las oscilaciones del Atlántico oriental (EA) y de El Niño (ENSO) muestran un efecto inverso y otro directo, respectivamente, sobre la biomasa fitoplanctónica en Las Madres en el lapso 1992-2011. Es decir, si EA disminuye, la biomasa en Las Madres aumenta, y lo contrario ocurre con la oscilación meridional de El Niño. Este tema de los efectos de la climatología regional sobre la biomasa del fitoplancton ha originado algunos trabajos recientes (Cuadro 1), como los de Arhonditsis *et al.* (2004), Dokulil & Herzig (2009), McGowan *et al.* (2012) y Salmaso & Cerasino (2012). En los tres primeros casos, un aumento de la intensidad de la teleconexión, es decir, del índice de la Oscilación en cuestión, da lugar a un aumento de la biomasa fitoplanctónica desfasada en el tiempo.

Los resultados del trabajo de Salmaso & Cerasino (2012), realizado en el italiano lago de Garda, merecen un comentario mayor. Coincidiendo con la fase negativa del índice del Atlántico oriental (EA), los vientos del nordeste procedentes de Europa oriental traen una masa de aire frío al Mediterráneo. Ese proceso favorece un clima local de temperaturas bajas que hace disminuir la temperatura del agua de dicho lago y permite la mezcla completa de la columna de agua, proporcionando al epilimnion más nutrientes procedentes de las capas profundas en primavera y facilitando el aumento de la biomasa fitoplanctónica en esa época. La originalidad de nuestros resultados reside en que la fase complementaria (fase positiva) de ese mismo patrón de climatología regional, el ENSO, causa en el lago de Las Madres el cambio opuesto al observado en el lago de Garda, demostrando así el efecto opuesto de ambas fases en dos sistemas lacustres de la cuenca mediterránea. Conviene señalar aquí que los resultados del lago de Garda se han obtenido con desfase temporal estacional (tres meses) y que los nuestros lo han sido sin desfase (Tabla 5.1.3). Además, en nuestra opinión, una comparación sencilla con los resultados de Salmaso & Cerasino (2012) no es posible dado la diferente metodología estadística empleada.

Por último, quiero destacar que las relaciones con el clima regional dependen del periodo estudiado; así, he comprobado que, por ejemplo, los valores positivos de la Corriente del Golfo en 2003-2011 condicionan en parte la menor biomasa fitoplanctónica; Moreno-Ostos *et al.* (2012) constatan una relación similar en el embalse de El Gergal (Huelva) e intentan explicarla por los cambios en la comunidad debidos a la inestabilidad meteorológica.

En cualquier caso, el estudio de meta-análisis de Blenckner *et al.* (2007) concluye que las respuestas de la biomasa fitoplanctónica de 18 lagos europeos en cualquier época del año no se relacionan con los valores de la oscilación del Atlántico Norte (NAO) en invierno. Por lo tanto, las relaciones causales entre teleconexiones y biomasa de fitoplancton son dudosas para los lagos porque no ocurren simultáneamente (no hay coherencia temporal) entre un indicador regional y las respuestas de la biomasa fitoplanctónica a nivel regional (Europa). Por ello, la posible relación obtenida en Las Madres entre la biomasa y la teleconexión del Atlántico oriental debe considerarse con precaución y se debe incidir más en las relaciones causadas por efectos puntuales no periódicos y en la variabilidad de respuestas según el periodo de años estudiado.

5.2.4 Y otros factores de control directo

Durante todo el periodo 1992-2011, los principales factores de control directo de la biomasa fitoplanctónica en la laguna de Las Madres han sido (Tabla 5.1.4): la temperatura del agua, la radiación (ambos, de relación directa, pues a mayor valor del factor, más biomasa), la concentración de ortofosfato y la concentración de amonio (ambos, de relación inversa con la biomasa). Ni la competencia con las bacterias ni la depredación por el zooplancton tuvieron efecto alguno sobre la biomasa fitoplanctónica cuando se midieron simultáneamente las tres biomosas (años 2003-2011).

Así pues, los factores de control a largo plazo de la biomasa fitoplanctónica en Las Madres son de carácter estrictamente físico-químico, resultando muy débiles las interacciones tróficas en la dinámica a largo plazo. La mayor parte de los estudios realizados con series largas de datos (Cuadro 1) identifican al fósforo como principal factor de control de dicha biomasa; si asciende el fósforo, lo hace la biomasa, y viceversa. En Las Madres, no constatamos eutrofización, no parece que a largo plazo tengamos una tendencia creciente en el fósforo total. Sin embargo, hemos comprobado una relación inversa –una vez descontado el efecto temporal– entre la concentración de ortofosfato y la biomasa y que este efecto tiene lugar sin desfase temporal alguno. Estaríamos pues ante un proceso de disminución del productor primario que permite mayores concentraciones de fósforo soluble al no ser consumido. Este resultado, pues, parece abonar la importancia de un control *top-down* sobre la biomasa de las algas en suspensión.

Sin embargo, no hemos podido comprobar una relación estrecha entre fitoplancton y zooplancton. A entender este desacoplamiento entre niveles tróficos se le dedica cada vez más esfuerzo; y se pretende relacionarlo con los cambios físico-químicos de los ambientes, así como con los tamaños o grupos funcionales que componen la red (Brose 2010, Thackeray 2012). Estas líneas de investigación proporcionan hipótesis para otros trabajos fuera del enfoque de esta Tesis; por ejemplo, incorporando las estructuras de las comunidades acuáticas, los balances de biomasa y producción entre niveles tróficos, etc.

He dejado fuera de esta Discusión cualquier referencia a la importancia de los peces en la dinámica del fitoplancton en Las Madres. Esto ha sido deliberado. Por una parte, algunos de ellos son Ciprínidos (García Avilés *et al.* 1999) que se alimentan en el sedimento. Por otra, las especies que residen en el litoral (como la gambusia) habitan una zona muy restringida, pues la cubeta lacustre presenta una gran pendiente en esa zona y, así, la superficie propiamente litoral se reduce, con lo cual el impacto de la gambusia sobre la red trófica pelágica donde se ha estudiado el fitoplancton también lo hace.

Más interesante me parece el hecho de que los factores de control de la biomasa fitoplanctónica cambien según el periodo de estudio. Durante el lapso 1992-1997, la biomasa estuvo directamente controlada por la temperatura del agua, y ésta por la atmosférica, y en el periodo 2003-2011, cuando ya disponíamos de datos sobre la red trófica, se dio una relación directa de la biomasa con la radiación solar incidente e inversa con la transparencia. La relación de la biomasa con la transparencia resulta paradójica, pues debiera ser la inversa a la constatada. Dado que la transparencia está condicionada fundamentalmente por la materia en suspensión (Preisendorfer, 1986), una posible explicación es que el mayor desarrollo del zooplancton que acontece en el periodo final de nuestro estudio (Fig. 5.5) redujera la cantidad de partículas pequeñas en suspensión, aumentando la transparencia del agua, al tiempo que estaba disminuyendo la biomasa fitoplanctónica sin control trófico. Esta hipótesis se podrá comprobar cuando se aborden los cambios estructurales y funcionales en la red trófica de la laguna de Las Madres. En cualquier caso, no deberían sorprender esos cambios en los factores de control del fitoplancton a largo plazo. Son esperables y se citan en todos los estudios donde hay datos de cambios de riqueza y composición específica en la comunidad planctónica (véanse, por ejemplo, los trabajos de Anneville *et al.* 2002b, Bortolini *et al.* 2014, Nöges *et al.* 2010).

Conviene, por último, señalar aquí que ha debido haber otros factores de control más difícilmente cuantificables, y que ayudarían a explicar la dinámica observada. Así, debemos tener en cuenta que se ha trabajado con los datos de una laguna recién creada (véase el Apartado 2.1), que se originó por excavación en los años '60 del siglo pasado, se llenó espontáneamente con agua freática y cuya explotación finalizó en 1984. La colonización de la masa de agua por el plancton y su establecimiento ocurrió al tiempo que el ecosistema estaba siendo

muy influido por la actividad minera: 1º) resuspensión frecuente de sedimento, 2º) aumento de la turbulencia debido al uso de macrodragas y 3º) variación rápida en la forma de la cubeta lacustre. Por tanto, las dinámicas planctónicas iniciales llevarían implícita una estocasticidad ambiental notable, intrínseca a los cambios de la propia cubeta (compárense las batimetrías de las Figuras 2.1 y 2.2). No es de extrañar, pues, que en los primeros años posteriores al abandono de la actividad minera asistiésemos a grandes oscilaciones en la biomasa fitoplanctónica, que luego ha ido experimentando un proceso de estabilización, especialmente notable tras el año 2000 (Fig. 5.1). Estabilizaciones de esta clase han sido descritas para el plancton en ecosistemas de reciente creación, como los embalses (Atkinson 1988, Holz *et al.* 1997, Leitão & Léglize 2000). Por ello, me parece destacable que, en resumen, la disminución de la biomasa de la comunidad fitoplanctónica de la laguna de Las Madres se pueda vincular verosímilmente a la estabilización de un ecosistema, el cual ha sido construido recientemente, y no a efectos de oligotrofización o de cambio climático, al menos, directamente.

Después de analizar nuestros resultados y procurar que ofrezcan una explicación sobre la dinámica a largo plazo de la biomasa fitoplanctónica en un lago mediterráneo que se estratifica térmica y químicamente, se nos ocurre que lo más destacable, además de su previsible estacionalidad ligada al clima, es que dicha biomasa está fluctuando en los años recientes tras un descenso notable en la primera década de estudio, y que tal proceso no se puede explicar globalmente; únicamente cuando fraccionamos el tiempo en periodos cálidos (de crecimiento) y fríos se comienza a ver cómo los factores regionales y locales modifican intranualmente las condiciones en las que se va a desarrollar el fitoplancton. Queda bastante claro, pues, que el mayor control de dicha biomasa se debe al ambiente físico del propio lago, el cual resulta bastante variable de unos a otros periodos anuales dentro de la larga serie estudiada.

5.3. ANEXO: TABLAS ESTADÍSTICAS DEL CAPÍTULO 5

Tabla 5.1.1. Resultado del análisis de autocorrelación temporal (AEM) para determinar la tendencia y la periodicidad de las serie temporales de los grupos planctónicos de la laguna de Las Madres. El periodo es 1992-2011 para el fitoplancton, 1997-2011 para las bacterias y 2003-2011 para el zooplancton. Se muestra la varianza explicada (R^2) por la tendencia y los ciclos en meses (y años) cuando su existencia ha resultado significativa ($P_{val} < 0,05$).

	Fitoplancton	Bacterias	Zooplancton
Tendencia	0,28	---	0,8
Ciclo en meses (años)			
161 (13)	0,8	---	---
54 (5)	---	0,8	---
35 (3)	---	0,5	---
11-13 (1)	0,21	---	0,22
6 (0,5)	---	0,5	---

Tabla 5.1.2. Resultado del ajuste lineal (tendencia) del coeficiente de variación anual (CV) y del día juliano en el que se produce la tendencia central (TC) de la estacionalidad de las dinámicas de los tres grupos de organismos planctónicos de la laguna de Las Madres. En las columnas p1 y p2 se indican el coeficiente de regresión y el término independiente de la función lineal, respectivamente. R² representa la varianza explicada por el modelo. Pval es el valor de significación del ajuste. n. s. no significativo (Pval > 0,05).

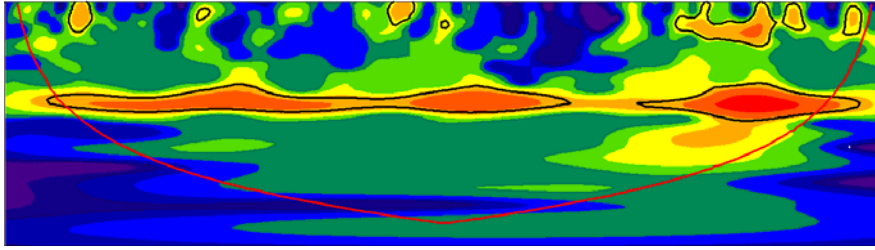
Grupo	Variable	p ₁	p ₂	R ²	P _{val}
Fitoplancton	CV	0,0	-15,0	0,03	n.s.
	TC	-3,6	0,7·10 ⁴	0,48	0,001
Bacterias	CV	0,0	-2,4	0,00	n.s.
	TC	---	---	---	---
Zooplancton	CV	0,0	-6,1	0,00	n.s.
	TC	9,8	-1,9·10 ⁴	0,51	0,036

Tabla 5.1.3. Factores condicionantes de la biomasa del fitoplancton (B_{FITO}) de la laguna de Las Madres durante el periodo 1992-2011 ($B_{\text{FITO } 92-11}$), 2003-2001 ($B_{\text{FITO } 03-11}$) y 1992-1997 ($B_{\text{FITO } 92-97}$). Resultado de las variables predictoras (Pred.) y el tipo de factor al que corresponden, seleccionadas significativamente ($P_{\text{val}} \leq 0,05$) mediante la metodología por pasos adelante con doble criterio de parada para cada una de las variables respuesta (Resp.) fitoplancton. R^2_{adj} es la varianza explicada ajustada a cada una de las variables predictoras y $R_{\text{P}^2_{\text{adj}}}$ es la varianza explicada ajustada y pura para cada uno de los factores condicionantes y/o variables predictoras una vez se ha eliminado el efecto de la autocorrelación temporal (AEM). Únicamente se presentan aquellos valores de R^2_{adj} y $R_{\text{P}^2_{\text{adj}}}$ que han resultado significativos ($P_{\text{val}} \leq 0,05$). También se incluye la varianza explicada ajustada de la interacción entre el factor regional y su interacción con la autocorrelación temporal ($R_{\text{I}^2_{\text{adj}}}$), así como la varianza explicada residual del modelo ($R_{\text{R}^2_{\text{adj}}}$). Las siglas de las variables predictoras corresponden con los índices de las oscilaciones de la corriente meridional El Niño (ENSO), Atlántico oriental (EA) y Corriente del Golfo (GSI); así como la concentración de ortofosfato (Ortofosf.), la transparencia del agua (Transp.) y las temperaturas del aire (T. Aire) y del agua (T. Agua).

Resp.	Pred.	R^2_{adj}	$R_{\text{P}^2_{\text{adj}}}$	FACTOR	$R_{\text{P}^2_{\text{adj}}}$	$R_{\text{A}^2_{\text{adj}}}$	$R_{\text{I}^2_{\text{adj}}}$	$R_{\text{R}^2_{\text{adj}}}$
$B_{\text{FITO } 92-11}$	ENSO	+ 0,05		CLIMA REGIONAL				
	EA	- 0,01						
	Radiación	+ 0,11		CLIMA LOCAL				
	T. Agua	+ 0,09		FISICA	0,00		0,22	0,53
	Amonio	- 0,05		NUTRIENTES				
	Ortofosf.	- 0,05						
				AEM	0,25			
$B_{\text{FITO } 92-97}$	T. Aire	+ 0,35		CLIMA LOCAL				
	T. Agua	+ 0,34		FISICA	0,00		0,36	0,59
				AEM	0,05			
$B_{\text{FITO } 03-11}$	GSI	- 0,14	- 0,07	CLIMA REGIONAL	0,07			
	Radiación	+ 0,21		CLIMA LOCAL		0,01	0,20	0,68
	Transp.	- 0,14		FISICA				
				AEM	0,04			

Tabla 5.1.4. Condicionantes de la periodicidad de la biomasa del fitoplancton (B_{FITO}) de la laguna de Las Madres durante los periodos 1992-2011, 2003-2011 y 1992-1997, que resultan del análisis de codependencias. Para cada una de las periodicidades (ciclo en años) de las variables respuesta (Resp.), se presentan las variables predictoras (Pred.) seleccionadas de las Tablas 5.1.3, 5.1.5 y 5.1.6, junto con el valor absoluto de su coeficiente de codependencia ($absC_{y,x;w}$), su estadístico ($absT_v$) y su significación ($Pval_{fam}$). Las siglas de las variables predictoras son las indicadas en las Tablas citadas anteriormente.

RESP.	CICLO (años)	PRED.	$absC_{y,x;w}$	$absT_v$	$Pval_{fam}$
B_{FITO} 92-11	1	Radiación	0,41	456,18	0,003
		T. Agua	0,37	215,23	0,003
		Amonio	0,07	17,80	0,003
		ENSO	0,06	15,50	0,003
		EA	0,03	7,41	0,002
	13	Amonio	0,04	12,92	0,002
		EA	0,04	10,37	0,003
		Ortofosfato	0,03	8,02	0,003
		ENSO	0,02	4,58	0,006
		T. Agua	0,01	8,52	0,002
B_{FITO} 92-97	1	Radiación	0,01	13,71	0,002
		T. Agua	0,17	17,86	0,003
		T. Aire	0,16	17,00	0,003
B_{FITO} 03-11	1	Radiación	0,16	24,18	0,001
		Transparencia	0,14	20,24	0,001
		GSI	0,05	5,81	0,001



Capítulo 6

Resumen, conclusiones y reflexiones finales

6.1. RESUMEN Y CONCLUSIONES

1. Durante el periodo de estudio, el área de Las Madres presenta una marcada estacionalidad meteorológica y tanto la temperatura del aire como la radiación y las precipitaciones responden, en parte, a procesos climáticos de teleconexión como la oscilación de Atlántico oriental o la del Ártico.
2. Durante los 20 años estudiados, la temperatura del aire ha aumentado 1,2 °C para los meses cálidos, meses durante los cuales el fitoplancton presenta su mayor crecimiento. Este aumento de temperatura podría considerarse debido al cambio climático, aunque no se observe tendencia alguna o aumento de la variabilidad a largo plazo en la temperatura atmosférica anual.
3. El periodo vegetativo (primavera-verano) ha aumentado en 48 días en función de la temperatura del aire, debido principalmente al adelanto de la explosión primaveral. Si el factor tenido en cuenta es la radiación, el periodo vegetativo ha aumentado 62 días en los 20 años estudiados.
4. Los cambios descritos en la temperatura del área de Las Madres han cambiado la estructura térmica de su columna de agua. La temperatura del epilimnion ha aumentado 3 °C durante los meses de verano, mientras que la del hipolimnion no ha variado.
5. Por ello, el gradiente térmico entre el epilimnion y el hipolimnion ha aumentado y la estratificación se ha intensificado. Además, al igual que el periodo vegetativo, la estratificación se ha adelantado 37 días. La mezcla de la columna de agua entre los meses de noviembre a febrero ha sido cada vez más incompleta, debido a la más temprana e intensa estratificación y a la presencia de una capa meromítica cercana a la interfase agua-sedimento.
6. La dinámica de los nutrientes a largo plazo se ha podido relacionar con algunos procesos de teleconexión.

7. Sin embargo, la dinámica de la concentración de nutrientes queda mejor explicada por los cambios que está sufriendo la dinámica estratificación-mezcla en la laguna. Así, la reducción de la concentración de nitrógeno se explicaría por la cada vez más incompleta mezcla de la columna de agua en otoño- invierno.
8. La biomasa del fitoplancton muestra una tendencia decreciente a largo plazo sin aumento de variabilidad, además de una estacionalidad evidente, con un patrón unimodal en muchos años de la misma. Sin embargo, ha resultado patente el comportamiento diferente entre tramos de esta serie; así, por ejemplo, el descenso en la biomasa es más rápido hasta 1999 y durante el quinquenio final del estudio (2007-2011) la biomasa experimenta ciclos trimestrales.
9. Una vez eliminada la tendencia temporal, los principales factores de control del fitoplancton a largo plazo son la temperatura del aire, la radiación (ambos, de relación directa: a mayor valor del factor, más biomasa) que dirigen su estacionalidad. Además, emerge una periodicidad de 13 años, determinada por las tendencias en las concentraciones de ortofosfato y amonio. Ni la biomasa bacteriana ni la zooplanctónica parecen ejercer control alguno sobre la del fitoplancton durante la década en que se midieron las tres simultáneamente (2002-2011).
10. El fitoplancton responde a diferentes procesos de climatología regional, que –por su naturaleza no estacionaria– tienen mayor o menor incidencia según el periodo de tiempo estudiado en la serie temporal. Las Oscilaciones de la corriente meridional de El Niño, del Atlántico oriental y de la Corriente del Golfo son las teleconexiones que condicionan las fluctuaciones regulares de su dinámica. Hasta la fecha, la Oscilación del Atlántico Norte era el patrón de climatología regional más recurrido para explicar la dinámica del fitoplancton en los lagos de Europa, pero su efecto sobre esta comunidad en la laguna de Las Madres es inexistente.

11. Atendiendo a una subdivisión de la serie, durante el periodo 1992-2002, la biomasa estuvo directamente controlada por la temperatura del agua, y ésta, por la atmosférica. En el periodo 2003-2011, se dio una relación directa de la biomasa con la radiación solar incidente, aunque inversa con la transparencia. El motivo de la segunda relación no está claro todavía.
12. A lo largo de toda la serie, la dinámica de la biomasa del fitoplancton ha adelantado su tendencia central de 72 días, con una tasa de cambio igual de rápida que el adelanto de la explosión primaveral de la radiación, y en el mismo sentido que el adelanto del periodo vegetativo medido térmicamente. Este hecho, unido a que el factor de control de la biomasa en la fase rápida de crecimiento es la temperatura del aire, demuestra que aquélla es sensible al cambio climático. Queremos destacar aquí cómo el análisis global de una dinámica a largo plazo puede estar enmascarando procesos que ocurren a escalas de tiempo menor.
13. Tras haber estudiado en detalle, tanto globalmente como por periodos, la serie temporal de la biomasa fitoplanctónica y sus factores de control, quiero presentar una visión plausible del funcionamiento que ayude a comprender la complejidad del trabajo abordado en un esfuerzo por relacionar procesos y mecanismos de escalas espacio-temporales muy dispares:

La biomasa responde a los cambios meteorológicos y limnológicos causados por el efecto de la incursión de vientos calientes procedentes del suroeste atlántico de la Península Ibérica. Durante estos 20 años, la biomasa del fitoplancton ha disminuido por el aumento de la estratificación de la columna de agua de la laguna que ocurre por un mayor calentamiento del aire (cambio climático directo) y con valores positivos del índice de la Oscilación del Atlántico oriental (cambio climático en sentido amplio). Más concretamente, mientras que el hipolimnion no ha variado, la temperatura del epilimnion ha aumentado 3 °C durante los meses cálidos, adelantándose e intensificándose la estratificación e impidiendo una completa mezcla posterior. Más aún, la laguna de Las Madres ha magnificado este calentamiento climático,

puesto que su epilimnion se ha calentado con mayor intensidad que el área que la rodea.

6.2. REFLEXIONES FINALES

6.2.1. Sobre las bonanzas de trabajar con largas series de datos

Una serie de datos es considerada larga arbitrariamente; para asegurar que estamos trabajando con una serie larga de datos debemos, en primer lugar, establecer el ¿con quién? y el ¿para qué? Aquí lo hemos hecho con fitoplancton, cuyas tasas de crecimiento se expresan en días, cuya sustitución poblacional ocurre entre semanas y cuyos cambios estacionales pueden generar más de cuatro estructuras diferentes al año, siendo incluso considerados como cambios sucesionales. Pero hay que determinar si, además de verse afectado por su ambiente inmediato y en tiempo breve, responde también a cambios menos inmediatos en el ambiente, como el clima local o a otros procesos de periodicidades que se miden en años. Así, los estudios realizados a escala diaria pueden servir para reconocer los factores de control del fitoplancton durante los meses de la mezcla vertical; la disponibilidad de nutrientes y luz, la turbulencia y la sedimentación o sus depredadores y competidores nos explicarán de modo bastante fiable gran parte de su varianza en un estudio anual o, con más de un par de años, interanual (Naselli-Flores *et al.* 2003). Pero si la pregunta es si la cantidad de fitoplancton de un lago va a variar con el cambio climático o es capaz de responder a los procesos de teleconexión de larga periodicidad, entonces –a pesar de sus cortos tiempos de duplicación– deberemos como mínimo ajustarnos a la esperada o predecible variabilidad de la variable ambiental, y en este caso 20 años sería una longitud temporal suficiente. Esta visión del acoplamiento entre variables recuerda una clasificación jerárquica que empaqueta procesos de diferentes velocidades. Sin embargo, las series largas de datos tienen otra función: comprobar la veracidad de relaciones (o la falta de ellas) establecidas a corto plazo; la repetición de un mismo patrón la haría más sólida.

Pero, además, la serie larga de datos que hemos utilizado aquí no sólo me ha permitido relacionar el fitoplancton con las teleconexiones y el cambio climático a largo plazo, sino que “sorprendentemente” ha hecho poner de

manifiesto patrones y su variación a escalas menores de tiempo, las cuales no se podrían haber destacado en series interanuales más cortas. Me refiero a la relevancia que en esta Tesis ha tenido el estudio diferencial de la fase de crecimiento del fitoplancton durante 20 años, así como la “sorprendente” variación de los factores relevantes de control del fitoplancton en distintos periodos de tiempo. De modo que, parafraseando a Dodds *et al.* (2012), la sorpresa no ha sido lo que ha revelado el estudio a largo plazo frente al corto, sino las dinámicas a corto plazo que se destacan al poder estudiar una serie más larga.

6.2.2. Sobre la escasez de respuestas positivas

Las largas series de datos alientan el humano deseo de encontrar relaciones significativas entre las dinámicas de las variables a largo plazo, covariaciones en sus periodicidades y un marco en el cual cuántos más factores relevantes se relacionen, más varianza de mi variable-respuesta quedará explicada. Esta Tesis demuestra cuán contrario puede ser el resultado. Las causas de esta falta de varianza explicada son muchas, pero mi trabajo me lleva a destacar: las exigencias del análisis matemático y su modelo, los diferentes modos en los que se producen los cambios y los muchos niveles implicados en cada variable del sistema.

Elegimos un sistema de relación entre variables que permitiera separar las autocorrelación (tendencia y periodicidad) de cada serie de sus residuos y analizar la varianza que explican sus relaciones incorporándolas o no. Este sistema de particiones de la varianza, en los que una gran parte común a todas sus dinámicas es eliminada, siempre da lugar a valores muy pequeños de varianza explicada. Valores que pueden resultar insignificantes si no se tiene en cuenta el modelo utilizado al compararlo con los resultados de otros autores que, por ejemplo, no estén descartando la tendencia. Por un lado, nuestras comprobaciones matemáticas resultan muy robustas; por otro, hacen difícil la comparación con el trabajo de otros muchos autores que usan diferente metodología. Ese es el motivo de que quiera hacer aquí una llamada al uso de diferentes herramientas matemáticas para tratar las mismas series de datos; un claro ejemplo de ello se ha podido ver en esta Tesis al referir los resultados

dispares encontrados por Hernández *et al.* (2015) y por mí mismo al trabajar sobre los mismos datos. Las bases de datos ahora disponibles sobre series largas, pues, van a permitir a un mismo equipo de investigación comprobar la información complementaria o contradictoria que el uso de diferentes modelos matemáticos va a ofrecer.

Los cambios en las dinámicas a largo plazo de ecología acuática pueden ser graduales y abruptos, pudiendo éstos últimos generar nuevos estados alternativos estables o inestables, con reversión o regreso a situaciones similares a las anteriores al cambio. El resultado de la evolución a largo plazo podría ser una tendencia lineal en cualquiera de estos casos; variables con tendencia similar pueden tener modelos de cambio bien diferentes y este hecho, una vez eliminadas las tendencias, impedirá la existencia de covarianzas elevadas. Además, estos modos de cambio, estos comportamientos a largo plazo no son propios de una u otra categoría de factores. Factores climáticos regionales, locales, condiciones y recursos en la laguna y la propia comunidad pueden presentar cualquiera de los modelos. Incluso, en su mayoría, pudieran no presentar ningún tipo de cambio, aunque cualquier otra variable lo haga conspicuamente. En esta Tesis, se han comprobado estos cambios entre periodos, como las respuestas se ajustan mejor entre grupos de años, apareciendo entre ellos un nuevo estado que nos induce a hablar de una nueva dinámica.

Por último, quien lea la discusión de nuestros resultados verá que la visión jerárquica de O'Neill *et al.* (1986) es la que nos abre las puertas a las nuevas explicaciones. Estoy hablando de la estructura del fitoplancton, pues nuestro trabajo se basa en la biomasa total del mismo y muchas respuestas a su comportamiento esperamos que se encuentren en las diferentes dinámicas de sus elementos, es decir, en las dinámicas de las diferentes especies o grupos funcionales. El conjunto, la biomasa total, puede estar decreciendo, al tiempo que diferentes grupos del fitoplancton presenten aumentos debidos al cambio climático, o distintas relaciones con diferentes teleconexiones, como ya se ha visto en aquellos trabajos que han abordado la diversidad, como los de Anneville *et al.* (2002a, b) en el lago Lemán. Esto supone, por tanto, otra nueva vía de trabajo que abordaremos en breve.

Para seguir reflexionando sobre estos temas, propongo los trabajos de Wagner & Adrian (2009) y Dodds *et al.* (2012) sobre la ecología del fitoplancton; en ellos me he basado para esbozar estos breves apuntes.

Referencias bibliográficas

- ADRIAN R., *et al.* (1995) A long-term study of the Heiligensee (1975-1992). Evidence for effects of climatic change on the dynamics of eutrophied lake ecosystems. *Archiv für Hydrobiologie* 133: 315-337.
- ADRIAN R. *et al.* (2009) Lakes as sentinels of climate change. *Limnology and Oceanography* 54: 2283-2297.
- ADRIAN R., *et al.* (2012) Windows of change: temporal scale of analysis is decisive to detect ecosystem responses to climate change. *Marine Biology* 159: 2533-2542.
- ÁLVAREZ-COBELAS M., *et al.* (1993) Slow overturn in a gravel-pit lake. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 2: 83-87.
- ÁLVAREZ-COBELAS M., *et al.* (2000) *Estudio físico-químico de los ambientes estancados del Parque Regional del Sureste de la Comunidad de Madrid*. Serie Documentos nº 29. Consejería de Medio Ambiente, Comunidad Autónoma de Madrid. Madrid, España.
- ÁLVAREZ-COBELAS M., *et al.* (2002) Daily variations in the optical properties of a small lake. *Freshwater Biology* 47: 450-461.
- ÁLVAREZ-COBELAS M., *et al.* (2005a) Daily patterns of mixing and nutrient concentrations during early autumn circulation in a small sheltered lake. *Freshwater Biology* 50: 813-829.
- ÁLVAREZ-COBELAS M., *et al.* (2005b) Impacto sobre los ecosistemas acuáticos continentales. In: *Evaluación preliminar de los impactos en España por efecto del cambio climático*. Moreno Rodriguez J. M. (ed.). Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- ÁLVAREZ-COBELAS M., *et al.* (2006a) Factors controlling planktonic size spectral responses to autumnal circulation in a Mediterranean lake. *Freshwater Biology* 51: 131-143.
- ÁLVAREZ-COBELAS M., *et al.* (2006b) Zooplankton dynamics during autumn circulation in a small, wind-sheltered, Mediterranean lake. *Marine and Freshwater Research* 57: 441-452.
- ANDERSEN T. & HESSEN D. (1991) Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography* 34: 807-814.
- ANDERSON M. J. & LEGENDRE P. (1999) An empirical comparison of permutation methods for test of partial regression coefficients in a linear model. *Journal of Statistical Computation and Simulation* 62: 271-303.
- ANDERSON M. J. & TER BRAAK C. J. F. (2003) Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *Journal of Statistical Computation and Simulation* 73: 85-113.
- ANGELER D. G., *et al.* (2013) Inferring the relative resilience of alternative states. *PLoS ONE* 8: e77338.
- ANNEVILLE O., *et al.* (2002a) Long-term study (1974-1998) of seasonal changes in the phytoplankton of Lake Geneva: a multi-table approach. *Journal of Plankton Research* 24: 993-1007.
- ANNEVILLE O., *et al.* (2002b) Temporal mapping of phytoplankton assemblages in Lake Geneva: Annual and interannual changes in their patterns of succession. *Limnology and Oceanography* 47: 1355-1366.

- APHA 2005. *Standard methods for the examination of water and wastewater*. American Public Health Association. Washington DC. USA.
- ARHONDITSIS G. B., *et al.* (2004) Patterns and mechanisms of phytoplankton variability in Lake Washington (USA). *Water Research* 38: 4013-4027.
- ARMENGOL J., *et al.* (1994) Seasonal rhythm and secular changes in Spanish reservoirs. In: *Limnology now: a paradigm of planetary problems*. Margalef R. (ed.). Elsevier Science, Amsterdam, The Netherlands.
- ARMENGOL J., *et al.* (2005) Contribució al coneixement de l'ecologia aquàtica de l'embassament de Sau. *Quaderns Aigües Ter-Llobregat*, 8: 1-98.
- ARVOLA L., *et al.* (2009) The impact of changing climate on the thermal characteristics of lakes. In: *The impact of climate change on European lakes*. George G. (ed.). Springer, New York, United State of America.
- ARVOLA L., *et al.* (2011) Long-term trends and regional differences of phytoplankton in large Finnish lakes. *Hydrobiologia* 660: 125–134.
- ASCH R. (2013) *Interannual-to-decadal changes in phytoplankton phenology, fish spawning habitat, and larval fish phenology*. Ph.D. University of California, United States of America.
- ATKINSON K. M. (1988) The initial development of net phytoplankton in Cow Green reservoir (Upper Teesdale), a new impoundment in North England. In: *Algae and the aquatic environment*. Round F. E. (ed.). Biopress, Bristol, United Kingdom.
- BAHO D. L., *et al.* (2015) Assessing temporal scales and patterns in time series: comparing methods based on redundancy analysis. *Ecological Complexity* 22: 162-168.
- BAILEY-WATTS A., *et al.* (1990) Changes in phytoplankton over various time scales in a shallow, eutrophic lake: the Loch Leven experience with special reference to the influence of flushing rate. *Freshwater Biology* 23: 85-111.
- BARÓN RODRÍGUEZ M. M. (2011) *La función del plancton y los tapetes microbianos en el Parque Nacional Las Tablas de Daimiel*. Ph.D. Universitat de Valencia. España.
- BARSTON A. G. & LIVEZEY R. E. (1987) Classification, seasonality and persistence of low-frequency atmospheric circulation patterns. *Monthly Weather Review* 115: 1083-1126.
- BIDLE K. D. & FALKOWSKI P. G. (2004) Cell death in planktonic photosynthetic organisms. *Nature Reviews Microbiology* 2: 1-13.
- BLANCHET F. G., *et al.* (2008a) Modelling directional spatial processes in ecological data. *Ecological Modelling* 215: 325-336.
- BLANCHET F. G., *et al.* (2008b) Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 8: 2623-2632.
- BLANCHET F. G. & LEGENDRE P. (2010) AEM: tools to construct asymmetric eigenvector maps (AEM) spatial variables. R package version 0.3-2/r88.
- BLANCHET F. G., *et al.* (2011) Modelling the effect of directional spatial ecological processes at different scales. *Oecologia* 166: 357-368.
- BLENCKNER T. (2005) A conceptual model of climate-related effects on lake ecosystems. *Hydrobiologia* 533: 1–14.
- BLENCKNER T., *et al.* (2007) Large-scale climatic signatures in lakes across Europe: a meta-analysis. *Global Change Biology* 13: 1314-1326.

- BOEHRER B., *et al.* (2009). Double-diffusive deep water circulation in an iron-meromictic lake. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* 10: doi:10.1029/2009GC002389.
- BORCARD D., *et al.* (2011). *Numerical ecology with R*. Springer. New York. USA.
- BORTOLINI J. C., *et al.* (2014) Composition and species richness phytoplankton in a subtropical floodplain lake: a long-term study. *Acta Limnologica Brasiliensia* 26: 296-305.
- BRADLEY N. L., *et al.* (1999) Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of The United States of America* 96: 9701-9704.
- BRÖNNIMANN S., *et al.* (2007) ENSO influence on Europe during the last centuries. *Climate Dynamics* 28: 181–197.
- BROSE U. (2010) Body-mass constraints on foraging behavior determine population and food-web dynamics. *Functional Ecology* 24: 28-34.
- BRUNET M., *et al.* (2006) The development of new dataset of Spanish daily adjusted temperature series (SDATS) (1850-2003). *International Journal of Climatology* 26: 1777-1802.
- BRUNET M., *et al.* (2007) Temporal and spatial temperature variability and change over Spain during 1850-2005. *Journal of Geophysical Research* 112: D12117.
- BÜRGI H. & STADELMANN P. (2002) Alteration of phytoplankton structure in Lake Lucerne due to trophic conditions. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 5: 45-59.
- BÜRGI H., *et al.* (2003) Long-term changes in functional properties and biodiversity of plankton in Lake Greifensee (Switzerland) in response to phosphorus reduction. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 6: 147-158.
- BURNHAM K. P. & ANDERSON D. R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer. New York. USA.
- BURKE S. (2001) Missing values, outliers, robust statistics & non-parametric methods. *Scientific Data Management Europe online supplement*: 19-24.
- CARPENTER S. R., *et al.* (1992) Global change and freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 23: 119-139.
- CARPENTER S. R. & KITCHEL J. F. (eds.) (1993). *The trophic cascade in lakes*. Cambridge University Press. Cambridge. United Kingdom.
- de CASTRO M., *et al.* (2005) El clima de España: pasado, presente y escenarios de clima para el siglo XXI. In: *Evaluación preliminar de los impactos en España por efecto del cambio climático*. Moreno Rodríguez J. M. (ed.). Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- de CASTRO M., *et al.* (2006) Influence of teleconnection patterns on precipitation variability and on river flow regimes in the Miño River basin (NW Iberian Peninsula). *Climate Research* 32: 63-73.
- CATALAN J., *et al.* (2013) Global change revealed by palaeolimnological records from remote lakes: A review. *Journal of Paleolimnology* 49: 513-535.
- CAZELLES B., *et al.* (2008). Wavelet analysis of ecological time series. *Oecologia* 156: 287-304.
- CHATFIELD C. (1984) *The analysis of time series: an introduction*. Chapman & Hall. London. United Kingdom.

- CHRISTIDIS N., *et al.* (2007) Human Contribution to the Lengthening of the Growing Season during 1950–99. *Journal of Climate* 20: 5441-5454.
- CLOERN J. E. & JASSBY A. D. (2010) Patterns and scales of phytoplankton variability in estuarine-coastal ecosystems. *Estuaries and coasts* 33: 230-241.
- COHEN A. S. (2003) *Paleolimnology: The History and Evolution of Lake Systems*. Oxford University Press. Oxford. United Kindom.
- COLE J. J., *et al.* (1988) Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system review. *Marine Ecology Progress Series* 43: 1-10.
- COLLETT D. & LEWIS T. (1976) The subjective nature of outlier rejection procedures. *Applied Statistics* 25: 228-237.
- COMAS-BRU L. & MCDERMOTT F. (2014) Impacts of the EA and SCA patterns on the European twentieth century NAO-winter-climate relationships. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 140: 354-363.
- DARLINGTON R. B. & SMULDERS T. V. (2001) Problems with residual analysis. *Animal Behaviour* 62: 599-602.
- DAUBECHIES I. (1992) *Ten lectures on wavelets*. SIAM monographs. Philadelphia. United States of America.
- DENG L. & HAYES P. K. (2008) Evidence for cyanophages active against bloom-forming freshwater Cyanobacteria. *Freshwater Biology* 53: 1240-1252.
- DIEHL S., *et al.* (2002) Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths: field experiments. *Ecology* 83: 399–411.
- DIXON W. J. (1950) Analysis of extreme values. *Annals of Mathematical Statistics* 21: 488-506.
- DODDS W. K., *et al.* (2012) Surprises and insights from long-term aquatic data sets and experiments. *BioScience* 62: 709-721.
- DOKULIL M.T. (2013) Impact of climate warming on European inland waters. *Inland Waters* 4: 27-40.
- DOKULIL M. & HERZIG A. (2009) An analysis of long-term winter data on phytoplankton and zooplankton in Neusiedlersee, a shallow temperate lake, Austria. *Aquatic Ecology* 43: 715-725.
- DRAY S., *et al.* (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196: 483-493.
- DRAY S., *et al.* (2012). Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs* 82: 257-275.
- EDWARDS M. & RICHARDSON A. J. (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430: 881–884.
- ESTEBAN-PARRA M., *et al.* (1998) Spatial and temporal patterns of precipitation in Spain for the period 1880-1992. *International Journal of Climatology* 18: 1557–1574.
- FELDSTEIN S. B. & FRANZKE C. (2006) Are the North Atlantic Oscillation and the Northern Annular Mode Distinguishable? *Journal of the Atmospheric Sciences* 63: 2915-2930.
- FERGUSON T.S. (1961). On the rejection of outliers. *Proceedings of the Fourth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability* 1: 377-381.

- FINDLAY D. L., *et al.* (2005) Dynamics of a boreal lake ecosystem during a long-term manipulation of top predators. *Ecosystems* 8: 603-618.
- FRECKLETON R. P. (2002) On the misuse of residuals in ecology: regression of residuals vs. Multiple regression. *Journal of Animal Ecology* 71: 542-545.
- FRICH P., *et al.* (2002) Observed coherent changes in climatic extremes during the second half of the 20th century. *Climate Research* 19: 193-212.
- GAINES G. & ELBRÄCHTER M. (1987) Heterotrophic nutrition. In: *The biology of dinoflagellates*. Taylor F. J. R. (ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.
- GAO X. & GIORGI F. (2008) Increased aridity in the Mediterranean region under greenhouse gas forcing estimated from high resolution simulations with a regional climate model. *Global and Planetary Change* 62: 195-209.
- GARCÍA AVILÉS J. (2002a) *Biodiversidad de los humedales del Parque Regional del Sureste. II. Libélulas*. Serie Documentos nº 36. Centro de Investigaciones Ambientales de la Comunidad de Madrid "Fernando González Bernáldez". Madrid, España.
- GARCÍA AVILÉS J. (2002b) *Biodiversidad de los humedales del Parque Regional del Sureste. III. Heterópteros acuáticos*. Serie Documentos nº 37. Centro de Investigaciones Ambientales de la Comunidad de Madrid "Fernando González Bernáldez". Madrid, España.
- GARCÍA AVILÉS J., *et al.* (1999) *Biodiversidad de los humedales del Parque Regional del Sureste. I. Vertebrados acuáticos*. Serie Documentos nº 29. Consejería de Medio Ambiente. Comunidad Autónoma de Madrid. Madrid, España.
- GARCÍA-BERTHOUE E. (2001) On the misuse of residuals in ecology: testing regression residuals vs. analysis of covariance. *Journal of Animal Ecology* 70: 708-711.
- GARCÍA-GÓMEZ H., *et al.* (2014) Nitrogen deposition in Spain: modeled patterns and threatened habitats within the Natura 2000 network. *Science of the Total Environment* 485-486: 450-460.
- GEORGE D. G. (2000) The impact of regional-scale changes in the weather on the long-term dynamics of Eudiaptomus and Daphnia in Esthwaite Water, Cumbria. *Freshwater Biology* 45: 111-121.
- GEORGE D. G. (2006) Lakes as integrators and amplifiers of the local climate. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 29: 1966-1970.
- GEORGE D. G. & HEWITT D. P. (2006) The impact of year-to-year changes in the weather on the dynamics of Daphnia in a thermally stratified lake. *Aquatic Ecology* 40: 33-47.
- GEORGE G. (ed.) (2009) *The impact of climate change on European lakes*. Springer. New York. United States of America.
- GERTEN D. & ADRIAN R. (2002) Effects of climate warming, North Atlantic Oscillation, and El Niño-Southern Oscillation on thermal conditions and plankton dynamics in Northern Hemispheric lakes. *The Scientific World Journal* 2: 586-606.
- GIL M. (1991) Notas sobre plantas acuáticas madrileñas, I. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 49: 292-293.
- GIORGI F. (2006) Climate change hot spots. *Geophysical Research Letters* 33: L08707.

- GOTELLI N. J. & ELLISON A. M. (2004) *A primer of ecological statistics*. Sinauer Associates Inc. Sunderland. Massachusetts. United States of America.
- GRINSTED A., *et al.* (2004) Application of the cross wavelet transform and wavelet coherence to geophysical time series. *Nonlinear Processes in Geophysics* 11: 561–566.
- GRUBBS F. E. (1950). Sample criteria for testing outlying observations. *Annals of Mathematical Statistics* 21: 27-58.
- GUÉNARD G., *et al.* (2010) Multiscale codependence analysis: an integrated approach to analyze relationships across scales. *Ecology* 91: 2952-2964.
- GUÉNARD G., *et al.* (2014) codep: Multiscale Codependence Analysis. R package version 0.4-1. (<http://CRAN.R-project.org/package=codep>)
- GUTTMAN I. & SMITH D. E. (1969) Investigation of rules for dealing with outliers in small samples from the normal distribution - I. Estimation of the mean. *Technometrics* 11: 527-550.
- HALL D. J., *et al.* (1976) The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 177-208.
- HALL N. M. J., *et al.* (2004) Interannual variation of Gulf Stream heat transport in a high-resolution model forced by reanalysis data. *Climate Dynamics* 23: 341-351.
- HARRIS G. P. (1986) *Phytoplankton Ecology: Structure, Function and Fluctuation*. Chapman and Hall. London. United Kindom.
- HARRIS G. P. & BAXTER G. (1996) Interannual variability in phytoplankton biomass and species composition in a subtropical reservoir. *Freshwater Biology* 35: 545-560.
- HARTMANN D. L., *et al.* (2013) Observations: atmosphere and surface. In: *Climate change 2013: the physical science basis*. Stocker T. F. *et al.* (eds.). Cambridge University Press, Camdbrige, United Kindom.
- HERGENRADER G. L. (1980) Eutrophication of the Salt Valley reservoirs, 1968-1973. I. The effects of eutrophication on standing crop and composition of phytoplankton. *Hydrobiologia* 71: 61-82.
- HERNÁNDEZ A., *et al.* (2015) Sensitivity of two Iberian lakes to North Atlantic atmospheric circulation modes. *Climatic Dynamics* DOI: 10.1007/s00382-015-2547-8.
- HESSSEN D. O., *et al.* (2009) Nitrogen deposition, catchment productivity, and climate as determinants of lake stoichiometry. *Limnology and Oceanography* 54: 2520–2528.
- HIMI Y. (2001) *Hidrología y Contaminación acuática en el Parque Regional del Sureste de la Comunidad Autónoma de Madrid*. Ph.D. Universidad Complutense, España.
- HOBBIE J. E., *et al.* (1977) Use of Nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Applied and Environmental Microbiology* 33: 1225-1228.
- HOLOPAINEN A. L., *et al.* (2008) Spatiotemporal and long-term variation in phytoplankton communities in the oligotrophic Lake Pyhäjärvi on the Finnish-Russian border. *Hydrobiologia* 599: 135-141.
- HOLZ J. C., *et al.* (1997) Phytoplankton community response to reservoir aging, 1968-1992. *Hydrobiologia* 346: 183-192.
- HRDINKA T., *et al.* (2013) The unique environment of the most acidified permanently meromictic lake in the Czech Republic. *Limnologica* 43: 417-426.

- HSIEH C. H., *et al.* (2010) Phytoplankton community reorganization driven by eutrophication and warming in Lake Biwa. *Aquatic Sciences* 72: 467-473.
- HURRELL, J. W. (1995) Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science* 269: 676-679.
- HURRELL J. W. & DESER C. (2010) North Atlantic climate variability: the role of North Atlantic Oscillation. *Journal of Marine Systems* 79: 231-244.
- HURRELL J. W., *et al.* (Ed) (2003) *The North Atlantic Oscillation: Climatic Significance and Environmental Impact (Geophysical Monograph Series: 134)*. American Geophysical Union. Washington, DC. United States of America.
- HUTCHINSON G. E. (1957) *A Treatise on Limnology, vol. 1*. John Wiley and sons. New York. United States of America.
- IBELINGS B. W., *et al.* (2011) Chytrid infections and diatom spring blooms: paradoxical effects of climate warming on fungal epidemics in lakes. *Freshwater Biology* 56: 754-766.
- INESON S. & SCAIFE A. A. (2009) The role of the stratosphere in the European climate response to El Niño. *Nature Geoscience* 2: 32-36.
- IPCC- Intergovernmental Panel Climate Change - (2013) Detection and Attribution of Climate Change: from Global to Regional. In: *Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Stocker T.F. *et al.* (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- IPCC - Intergovernmental Panel Climate Change - (2007) *Working Group II: Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Parry M. L. *et al.* (eds.). Cambridge University Press. Cambridge, United Kindom.
- JASSBY A. D., *et al.* (1992) Trend, seasonality, cycle and irregular fluctuations in primary productivity in Lake Tahoe, California-Nevada, USA. *Hydrobiologia* 246: 195-203.
- JASSBY A. D., *et al.* (2004). Short-term variability of chlorophyll and implications for sampling frequency in the San Joaquin River. *IEP Newsletter* 18: 21-28.
- JEFFRIES M. & MILLS D. (1990) *Freshwater Ecology. Principles and applications*. Belhaven Press. London. United Kindom.
- JEPPESEN E., *et al.* (2005) Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology* 50: 1747-1771.
- JI R., *et al.* (2010) Marine plankton phenology and life history in a changing climate: current research and future directions. *Journal of Plankton Research* 32: 1355-1368.
- JOHNSON J. B. & OMLAND K. S. (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 101–108.
- JONES P. D., *et al.* (1999) Surface air temperature and its changes over the past 150 years. *Reviews of Geophysics* 37: 173-199.
- JONES R. I. (2000) Mixotrophy in planktonic protists: an overview. *Freshwater Biology* 45: 219-226.
- JONES P. D. & MOBERG A. (2003) Hemispheric and large scale surface air temperature variations: an extensive revision and an update to 2001. *Journal of Climate* 16: 206-223.

- KAMENIR Y. & MORABITO G. (2009) Lago Maggiore oligotrophication as seen from the long-term evolution of its phytoplankton taxonomic size structure. *Journal of Limnology* 68: 146-161.
- KASPRZAK P., *et al.* (2007) Reduction of nutrient loading and biomanipulation as tools in water quality management: Long-term observations on Bautzen Reservoir and Feldberger Haussee (Germany). *Lake and Reservoir Management* 23: 410-427.
- KILHAM P. & KILHAM S.S. (1990) Endless summer. Internal loading processes dominate nutrient cycling in tropical lakes. *Freshwater Biology* 23: 379-389.
- KIRK J. T. O. (1994) *Light and Photosynthesis in Aquatic Environments*. Cambridge University Press. Cambridge. United Kingdom.
- KISHIMOTO N. *et al.* (2013) Analysis of long-term variation in phytoplankton biovolume in the northern basin of Lake Biwa. *Limnology* 14: 117-128.
- KLAUSMEIER C. A., *et al.* (2004) Phytoplankton growth and stoichiometry under multiple nutrient limitation. *Limnology and Oceanography* 49: 1463-1470.
- KÖHLER J., *et al.* (2005) Long-term response of a shallow, moderately flushed lake to reduced external phosphorus and nitrogen loading. *Freshwater Biology* 50: 1639-1650.
- KRAEMER B. M., *et al.* (2015) Morphometry and average temperature affect lake stratification responses to climate change. *Geophysical Research Letter* 42: 4981-4988.
- LATIF M. & KEENLYSIDE N. S. (2009) El Niño/Southern Oscillation response to global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of The United States of America* 106: 20578-20583.
- LAU K.M. & WENG H. (1995) Climatic signal detection using wavelet transform: how to make a time series sing. *Bulletin of the American Meteorological Society* 76: 2391-2402.
- LEAVITT P. R., *et al.* (2009) Paleolimnological evidence of the effects on lakes of energy and mass transfer from climate and humans. *Limnology and Oceanography* 54: 2330-2348.
- LEGENDRE P. & GAUTHIER O. (2014) Statistical methods for temporal and space-time analysis of community composition data. *Proceedings of the Royal Society B* 281: 20132728.
- LEGENDRE P. & LEGENDRE L. (2012) *Numerical Ecology*. Elsevier. Dordrecht, Deutchand.
- LEITÃO M. & LÉGLIZE L. (2000) Long-term variations of epilimnetic phytoplankton in an artificial reservoir during a 10-year survey. *Hydrobiologia* 424: 39-49.
- LINDERHOLM H. W. (2006) Growing season length in the last century. *Agricultural and Forest Meterology* 137: 1-14.
- LITCHMAN E. & KLAUSMEIER C. A. (2001) Competition of phytoplankton under fluctuating light. *American Naturalist* 157: 170-187.
- LIU Y., *et al.* (2007) Rectification of the bias in the wavelet power spectrum. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* 24: 2093-2102.
- LIVINGSTONE D. M. (2003) Impact of secular climate change on the thermal structure of a large temperate central European lake. *Climatic Change* 57: 205-225.

- LIVINGSTONE D. M., *et al.* (2009) Regional and supra-regional coherence in limnological variables. In: *The impact of climate change on European lakes*. George G. (ed.). Springer, New York, USA.
- LÓPEZ-BUSTINS J.-A., *et al.* (2008) Iberian winter rainfall trends based upon changes in teleconnection and circulation patterns. *Global and Planetary Change* 63: 171-176.
- LÓPEZ J. & FRANCÉS F. (2013) Non-stationary flood frequency analysis in continental Spanish rivers, using climate and reservoir indices as external covariates. *Hydrology and Earth System Sciences* 17: 3189-3203.
- LOS O. (1998). *Linkages between global vegetation and climate. An analysis based on NOAA advanced very high resolution radiometer data*. Ph.D. Vrije Universiteit, The Netherlands.
- de LUIS M., *et al.* (2010) Changes in seasonal precipitation in the Iberian Peninsula during 1946–2005. *Global and Planetary Change* 74: 27–33.
- LUND J. W. G. (1950) Studies on *Asterionella formosa* Hass II. Nutrient depletion and the spring maximum. Part I. Observations on Windermere, Esthwaite Water and Blelham Tarn. *Journal of Ecology* 38: 1–14.
- LUTERBACHER J., *et al.* (2006) Mediterranean climate variability over the last centuries: a review. In: *Mediterranean climate variability*. Lionello *et al.* (eds.). Elsevier BV, Amsterdam, The Netherlands.
- MABELY S. C., *et al.* (1994) The rise and fall of *Asterionella formosa* in the South Basin of Windermere: analysis of a 45-year series of data. *Freshwater Biology* 31: 19–34.
- MAHERAS P. & KUTIEL H (1999) Spatial and temporal variations in the temperature regime in the Mediterranean and their relationship with circulation during the last century. *International Journal of Climatology* 19: 745–764.
- MALLAT S. (1998) *A wavelet tour of signal processing*. Academic Press. San Diego. United States of America.
- MARCÉ R., *et al.* (2010) El Niño Southern Oscillation and climate trends impact reservoir water quality. *Global Change Biology* 16: 2857-2865.
- MARSHALL C. T. & PETERS R. H. (1989) General patterns in the seasonal development of chlorophyll a for temperate lakes. *Limnology and Oceanography* 34: 856-867.
- MATLAB (2015) version 8.5.0. - R2015a-. The MathWorks Inc. Natick, Massachusetts, United States of America.
- MAZZARELLA A., *et al.* (2013) Quantifying the Multivariate ENSO Index (MEI) coupling to CO₂ concentration and to the length of day variations. *Theoretical and Applied Climatology* 111: 601-607.
- MCCARTHY J. J. (1980) Nitrogen. In: *The physiological Ecology of Phytoplankton*. Morris I. (ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.
- MCCAULEY E. (1984) The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples. In: *A manual on the assessment of secondary production in freshwaters*. Downing J.-A. & Rigler F. H. (eds.). Blackwell Scientific Publication, Oxford, United Kingdom.
- MCGILL B. (2003) Strong and weak tests of macroecological theory. *Oikos* 102: 679–685.
- MCGOWAN S., *et al.* (2012) Humans and climate as drivers of algal community change in Windermere since 1850. *Freshwater Biology* 57: 260-277.

- MCINTIRE C. D., *et al.* (2007) Seasonal and interannual variability in the taxonomic composition and production dynamics of phytoplankton assemblages in Crater Lake, Oregon. *Hydrobiologia* 574: 179-204.
- MCPHADEN M. J., *et al.* (2006) ENSO as an integrating concept in Earth science. *Nature* 314: 1740-1745.
- MENZEL A. & FABIAN P. (1999) Growing season extended in Europe. *Nature* 397: 659.
- MENZEL A. (2003) Plant phenological anomalies in Germany and their relation to air temperature and NAO. *Climatic Change* 57: 243-263.
- MENZEL A., *et al.* (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12: 1969-1976.
- MIDDLEBOE M., *et al.* (2008) Viruses in freshwater ecosystems: an introduction to the exploration of viruses in new aquatic habitats. *Freshwater Biology* 53: 1069-1075.
- MINOBE S., *et al.* (2008) Influence of the Gulf Stream on the troposphere. *Nature* 452: 206-210.
- MOHAMMED M. A. (2010) *Benthic macroinvertebrate communities of diverse gravel pit ponds of the Southeast Regional Park of Madrid*. Ph.D. Universidad Complutense, España.
- MORABITO G., *et al.* (2001) Trends of phytoplankton characteristics and their communities in pre- and post-liming time in Lake Orta (1984-1998). *Journal of Limnology* 61: 91-100.
- MORENO OSTOS E., *et al.* (2012) The Gulf Stream position influences the functional composition of phytoplankton in El Gergal reservoir (Spain). *Limnetica* 31: 251-260.
- MORENO OSTOS E., *et al.* (2014) The Gulf Stream position influences waterbird brood numbers in a Mediterranean wetland (Albuferas de Adra, Spain). *Limnetica* 33: 237-248.
- MORON V. & GOUIRAND I. (2003) Seasonal modulation of the El Niño–southern oscillation relationship with sea-level pressure anomalies over the North Atlantic in October–March 1873–1996. *International Journal of Climatology* 23: 143–155.
- MUÑOZ-DÍAZ D. & RODRIGO F. S. (2005) Influence of the El Niño-Southern Oscillation on the probability of dry and wet seasons in Spain. *Climate Research* 30: 1-12.
- NALEWAJKO C. & LEAN D. R. S. (1980) Phosphorus. In: *The physiological Ecology of Phytoplankton*. Morris I. (ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.
- NASELLI-FLORES L., *et al.* (eds.) (2003) *Phytoplankton and equilibrium concept: the ecology of steady-state assemblages (Developments in hydrobiology 172)*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. The Netherlands.
- NICHOLLS K. H. & CARNEY E. C. (2011) The phytoplankton of the Bay of Quinte, 1972–2008: point-source phosphorus loading control, dreissenid mussel establishment, and a proposed community reference. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 14: 33-43.
- NIEVES LORENZO M., *et al.* (2010) Predictability of the spring rainfall in the Northwestern Iberian Peninsula from sea surfaces temperature of ENSO areas. *Climatic Change*: DOI: 10.1007/s10584-010-9991-6.

- NÖGES P., *et al.* (2010) The impact of variations in the climate on seasonal dynamics of phytoplankton. In: *The Impact of Climate Change on European Lakes* (D.G. George, ed.), 253-274. Springer Science. Dordrecht.
- OECD (1982). *Eutrophication of waters. Monitoring, assessment, control*. Organization for Economic Cooperation and Development. Paris. France.
- O'NEILL R. V., *et al.* (1986) *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. United States of America.
- PAASCHE E. (1980) Silicon. In: *The physiological Ecology of Phytoplankton*. Morris I. (ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.
- PARKER G. J. & IMBERGER J. (1986) Differential mixed-layer deepening in lakes and reservoirs. In: *Limnology in Australia*. De Deckker P. & Williams W. D. (eds.). W. Junk Publ, Melbourne, Australia.
- PARMESAN C. & YOHE G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- PARMESAN C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37: 637-69.
- PEETERS F., *et al.* (2007) Earlier onset of the spring phytoplankton bloom in lakes of the temperate zone in a warmer climate. *Global Change Biology* 13: 1898-1909.
- PEÑA-ORTIZ C., *et al.* (2015) Multidecadal variability of the summer length in Europe. *Journal of Climate* 28: 5375-5388.
- PERES-NETO P. R., *et al.* (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87: 2614-2625.
- PETTORELLI N., *et al.* (2005) Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 503-510.
- PIONTEK F., *et al.* (2013) Multisectoral climate impact hotspots in a warming world. *Proceedings of the National Academy of Sciences of The United States of America* 111: 3233-3238.
- POZO-VÁZQUEZ D., *et al.* (2005) El Niño-southern oscillation events and associated European winter precipitation anomalies. *International Journal of Climatology* 25: 17-31.
- PREISENDORFER R. W. (1986) Secchi disk science: visual optics of natural waters. *Limnology and Oceanography* 31: 909-926.
- PRINGSHEIM E. G. (1952) On the nutrition of *Ochromonas*. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 93: 71-96.
- R CORE TEAM (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing. Vienna, Austria (<http://www.R-project.org/>).
- RAGOTZKIE R. (1978) Heat budgets of lakes. In: *Physics and Chemistry of Lakes*. Lerman A. (ed.) Springer Verlag, Berlin, Germany.
- REYNOLDS C. S. (1987) Community organization in the freshwater plankton. In: *Organization of communities past and present*. Gee J. H. R. & Giller P. S. (eds.). Blackwell, Oxford, United Kingdom.
- REYNOLDS C. S. (2006) *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press. Cambridge. United Kingdom.

- REYNOLDS C. S. & REYNOLDS J. B. (1985) The atypical seasonality of phytoplankton in Crose Mere, 1972: an independent test of the hypothesis that variability in the chemical environment regulates community dynamics and structure. *British Phycological Journal* 20: 227-242.
- REYNOLDS C. S., *et al.* (2012) Forty years of monitoring water quality in Grasmere (English Lake District): separating the effects of enrichment by treated sewage and hydraulic flushing on phytoplankton ecology. *Freshwater Biology* 57: 384-399.
- RÍOS-CORNEJO D. *et al.* (2015) Links between teleconnection patterns and precipitation in Spain. *Atmospheric Research* 156: 14-28.
- RODÓ X., *et al.* (1997) Variations in seasonal rainfall in Southern Europe during the present century: relationships with the North Atlantic Oscillation and the El Niño-Southern Oscillation. *Climate Dynamics* 13: 275-284.
- ROJO C., *et al.* (1999) Population dynamics of *Cyclotella ocellata* (Bacillariophyceae): endogenous and exogenous factors. *Archiv für Hydrobiologie* 145: 479-495.
- ROLINSKI S., *et al.* (2007) Identifying cardinal dates in phytoplankton time series to enable the analysis of long-term trends. *Oecologia* 153: 997-1008.
- ROOT T. L., *et al.* (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57-60.
- ROTT E. (1981) Some results from phytoplankton counting intercalibrations. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 43: 34-62.
- SÁENZ J., *et al.* (2001) Interpretation of interannual winter temperature variations over southwestern Europe. *Journal of Geophysical Research* 106: 20641-20651.
- SALMASO N. & CERASINO L. (2012) Long-term trends and fine year-to-year tuning of phytoplankton in large lakes are ruled by eutrophication and atmospheric modes of variability. *Hydrobiologia* 698: 17-28.
- SÁNCHEZ ESPAÑA J., *et al.* (2009) Physico-chemical gradients and meromictic stratification in Cueva de la Mora and other acidic pit lakes of the Iberian Pyrite Belt. *Mine Water Environment* 28: 15-29.
- SANDGREN C. (Ed.). 1988. *Ecology and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. Cambridge. United Kingdom.
- SAS H. (ed.) (1989) *Lake restoration by reduction of nutrient loading: expectations, experiences, extrapolations*. Academia Verlag Richarz. Saint Augustin.
- SCOTT J. T., *et al.* (1969) On the mechanism of Langmuir circulations and their role in epilimnium mixing. *Limnology and Oceanography* 14: 493-503.
- de SENEPONT DOMIS L. N., *et al.* (2013) Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time. *Freshwater Biology* 58: 463-482.
- ŠIDÁK Z. (1967) Rectangular confidence regions for means of multivariate normal distributions. *Journal of the American Statistical Association* 62: 626-633.
- SOKAL R. R. & ROHLF F. J. (1995) *Biometry the principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman & Company. New York. USA.
- SOMMER U., *et al.* (1986) The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in lakes. *Archiv für Hydrobiologie* 106: 433-471.
- SOOFI E. S., *et al.* (2000) A framework for measuring the importance of variables with applications to management research and decision on models. *Decision Sciences* 31: 595-625.

- SOURNIA A., *et al.* (1991) Marine plankton: how many species in the world oceans. *Journal of Plankton Research* 13: 1093-1099.
- STENSETH N. CHR., *et al.* (2003) Studying climate effect on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 2087-2096.
- STRAILE D. (2003) The response of freshwater ecosystems to climate variability associated with the North Atlantic Oscillation. In: *The North Atlantic Oscillation: climatic significance and environmental impact*. Hurrell J. W. *et al.* (eds.). American Geophysical Union, Washington D. C, United States of America.
- TALLING J. F. (1993) Comparative seasonal changes, and inter-annual variability and stability, in a 26-year record of total phytoplankton biomass in four English lake basins. *Hydrobiologia* 268: 65-98.
- TÁTRAI I., *et al.* (2008) Management measures and long-term water quality changes in Lake Balaton (Hungary). *Fundamental and Applied Limnology* 171: 1-11.
- TAYLOR A. H. (1996) North-South shifts of the Gulf Stream: Ocean-Atmosphere interactions in the North Atlantic. *International Journal of Climatology* 16: 559-583.
- TAYLOR A. H. & STEPHENS J. A. (1980) Latitudinal displacements of the Gulf Stream (1966 to 1977) and their relation to changes in temperature and zooplankton abundance in the NE Atlantic. *Oceanologica Acta* 3: 145-149.
- TAYLOR A. H. & STEPHENS J. A. (1998) The North Atlantic Oscillation and the latitude of the Gulf Stream. *Tellus* 50: 134-142.
- THACKERAY S. J. (2012) Mismatch revisited: what is trophic mismatching from the perspective of the plankton? *Journal of Plankton Research* 34: 1001-1010
- THACKERAY S. J., *et al.* (2008) Long-term change in the phenology of spring phytoplankton: species-specific responses to nutrient enrichment and climatic change. *Journal of Ecology* 96, 523-535.
- THACKERAY S. J., *et al.* (2010) Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology* 16: 3304-3313.
- THOMPSON D. W. J. & WALLACE J. M. (1998) The Arctic oscillation signature in the winter time geopotential height and temperature fields. *Geophysical Research Letters* 25: 1297-1300.
- THOMPSON D. W. J. & WALLACE J. M. (2000) Annular Modes in the Extratropical Circulation. Part I: Month-to-Month Variability. *Journal of Climate* 13: 1000-1016.
- THOMPSON D. W. J., *et al.* (2000) Annular Modes in the Extratropical Circulation. Part II: Trends. *Journal of Climate* 13: 1018-1036.
- TORRENCE C. & COMPO G.P. (1998) A practical guide to wavelet analysis. *Bulletin of the American Meteorological Society* 79: 61-78.
- TRANVIK L., *et al.* (1989) Occurrence of bacterivory in *Cryptomonas*, a common freshwater phytoplankton. *Oecologia* 78: 473-476.
- TRENBERTH K. E. & STEPANIAK D. (2004) The flow of energy through the earth's climate system. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 130: 2677-2701.
- TRIGO R.M., *et al.* (2004) North Atlantic Oscillation influence on precipitation, river flow and water resources in the Iberian Peninsula. *International Journal of Climatology* 24: 925-944.

- VADADI-FÜLÖP C. & HUFNAGEL L. (2014) Climate change and plankton phenology in freshwater: current trends and future commitments. *Journal of Limnology* 73: 1-16.
- VALERO-GARCÉS B. L. (ed.) (2003) *Limnogeology in Spain: a tribute to Kerry Kelts*. CSIC. Madrid. Spain.
- VALERO-GARCÉS B. L. & MORENO A. (2011) Iberian lacustrine sediment records: Responses to past and recent global changes in the Mediterranean region. *Journal of Paleolimnology* 46: 319-325.
- VAN DEN DOOL H. M., *et al.* (2000) Empirical orthogonal teleconnections. *Journal of Climate* 13: 1421-1435.
- VAN DEN WYNGAERT S., *et al.* (2015) Hidden diversity in the freshwater plankton diatom *Asterionella formosa*. *Molecular Ecology* 24: 2955-2972.
- VANTREPOTTE V. & MÉLIN F. (2009) Temporal variability of 10-year global SeaWiFS time-series of phytoplankton chlorophyll a concentration. *ICES Journal of Marine Science* 66: 1547-1556.
- VELASCO J. L., *et al.* (1996) Influencia de la ruptura de la termoclina sobre la comunidad de rotíferos planctónicos de una laguna meromítica (Las Madres, Madrid). *Ecología* 10: 523-532.
- VEGAS-VILARRÚBIA T., *et al.* (2012) Connection between El Niño-Southern Oscillation events and river nitrate concentrations in a Mediterranean river. *Science of the Total Environment* 426: 446-453.
- VICENTE-SERRANO S. M. (2005) El Niño and La Niña influence on droughts at different timescales in the Iberian Peninsula. *Water Resources Research* 41: W12415.
- VIDAL A. & OM T. J. (1993) The eutrophication process in Sau reservoir (NE Spain): a long-term study. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Limnologie* 25: 1247-1256.
- VISSER M. E. & BOTH C. (2005) Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 2561-2569.
- VOLLENWEIDER R. A. (1968) *Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication* (Technical Report DAS/CSI/68.27). Organisation for Economic Co-Operation and Development. Paris, France.
- WAGNER C. & ADRIAN R. (2009) Exploring lake ecosystems: hierarchy responses to long-term change? *Global Change Biology* 15: 1104-1115.
- WALDNER P. (2014) Detection of temporal trends in atmospheric deposition of inorganic nitrogen and sulphate to forests in Europe. *Atmospheric Environment* 95: 363-374.
- WALLACE J. M. (2000) North Atlantic Oscillation/Annular Mode: two paradigms—one phenomenon. *Quarterly Journal of The Royal Meteorological Society* 126: 791-805.
- WALLACE J. M. & GUTZLER D. S. (1981) Teleconnections in the geopotential height field during the Northern Hemisphere winter. *Monthly Weather Review* 109: 784-812.
- WEB 1. <http://d-maps.com/>
- WEB 2. www.humedalesibericos.com
- WEB 3. <http://datosclima.es/>

- WEB 4. <http://www.cpc.ncep.noaa.gov/>
- WEB 5. <http://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/teledoc/ea.shtml>
- WEB 6. <https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/multivariate-enso-index>
- WEB 7. <http://www.pml-gulfstream.org.uk/default.htm>
- WEB 8. <http://atoc.colorado.edu/resaerch/wavelets/>
- WEB 9. <https://www2.ucar.edu/climate/faq/>
- WEISSE T. (1988) Dynamics of autotrophic picoplankton in lake Constance. *Journal of Plankton Research* 10: 1179-1188.
- WETZEL R. G. (2001) *Limnology: lake and rivers ecosystems*. Academic Press. San Diego. United States of America.
- WEYHENMEYER G. A., *et al.* (2007) Nitrate-depleted conditions on the increase in shallow northern European lakes. *Limnology and Oceanography* 52: 1346–1353.
- WILLIAMSON C. E., *et al.* (2009) Lakes and reservoirs as sentinels, integrators, and regulators of climate change. *Limnology and Oceanography* 54: 2273–2282.
- WINDER M. & CLOERN J. E. (2010) The annual cycles of phytoplankton biomass. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 3215-3226.
- WINDER M. & SCHINDLER D. (2004) Climatic effects of phenology of lakes processes. *Global Change Biology* 10: 1844-1856.
- WINDER M., *et al.* (2012) Spring phenological responses of marine and freshwater plankton to changing temperature and light conditions. *Marine Biology* 159: 2491-2501.
- WINDER M. & SOMMER U. (2012) Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia* 698: 5–16.
- WOLTER K. & TIMLIN M. S. (1998) Measuring the strength of ENSO events - how does 1997/98 rank? *Weather* 53: 315-324.
- WOLTER K. & TIMLIN M. S. (2011) El Niño/Southern Oscillation behaviour since 1871 as diagnosed in an extended multivariate ENSO index (MEI. ext). *International Journal of Climatology* 31: 1074 - 1087.
- WOOLLEY T. W. (2013) An investigation of the effect of the swamping phenomenon on several block procedures for multiple outliers in univariate samples. *Open Journal of Statistics* 3: 299-304.
- WRIGHT P. S. (1992) Adjusted p-values for simultaneous inference. *Biometrics* 48: 1005–1013.
- ZUUR A., *et al.* (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 3-14.

