

Análisis de la variabilidad espacio-temporal y procesos caóticos en ciencias medioambientales

J.J. Ibáñez & C. Machado, eds.

1995, Geoforma Ediciones

Logroño

ALGUNOS EJEMPLOS DE APLICACIONES DEL ANÁLISIS TEMPORAL A LA ECOLOGÍA MARINA

J. CEBRIÁN & C.M. DUARTE

Centro de Estudios Avanzados de Blanes, CSIC Gerona

Introducción

En el presente capítulo se discute la utilización de las técnicas de análisis temporal con algunos ejemplos. Pretendemos aplicar los conceptos introducidos en el capítulo "Introducción a las técnicas de análisis de series temporales" al estudio de casos concretos, y no realizar una compilación exhaustiva del uso de técnicas de análisis temporal en el ámbito de la ecología marina. Así que, de nuevo, remitimos a las referencias bibliográficas del presente y anterior capítulo para mayor información.

1. Análisis temporal: componentes de variación temporal y ajuste de un modelo matemático en el crecimiento del rizoma de *P. oceanica*

1.1. El crecimiento del rizoma de las angiospermas marinas

Estacionalidad en el crecimiento del rizoma

Las angiospermas marinas son plantas superiores (con flor) que crecen en los fondos marinos. La arquitectura de crecimiento es la característica de las plantas rizomatosas y podemos distinguir las siguientes partes: raíces, tallos subterráneos horizontales (*rizomas horizontales*); tallos subterráneos verticales (*rizomas verticales*) y hojas (figuras 1a y 1b).

El meristemo de crecimiento (punto donde se dividen las células y por lo tanto se genera el crecimiento) del rizoma vertical se encuentra en el extremo apical de éste. En el meristemo brotan las hojas que se van sucediendo a lo largo del rizoma vertical, siendo las hojas más viejas a medida que nos alejamos del ápice del rizoma. Las hojas, al envejecer y caer, dejan en el rizoma unas marcas llamadas *nodos*, de tal manera que el

aspecto del rizoma es el de un conjunto de segmentos de distinta longitud (que llamaremos *internodos*) unidos mediante nodos, antiguos puntos de inserción de las hojas (figuras 1a y 1c).

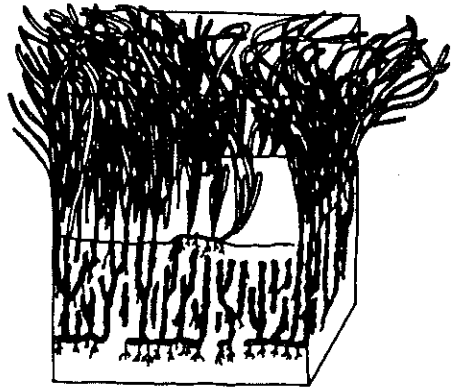


Figura 1.a

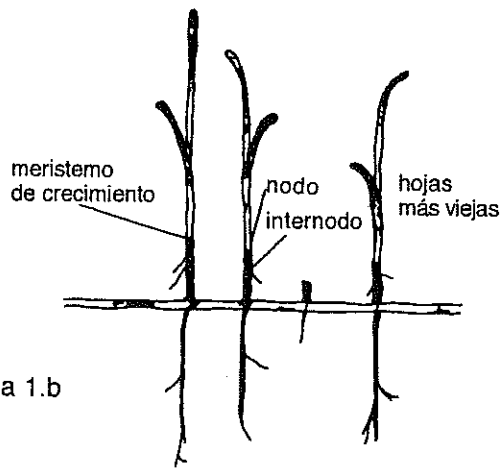


Figura 1.b

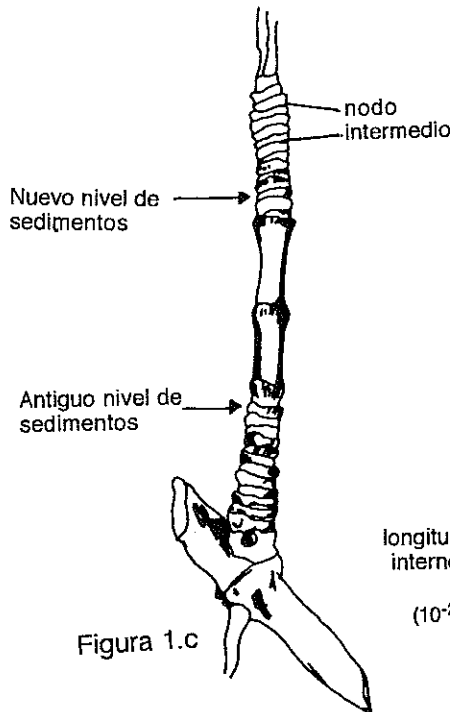


Figura 1.c

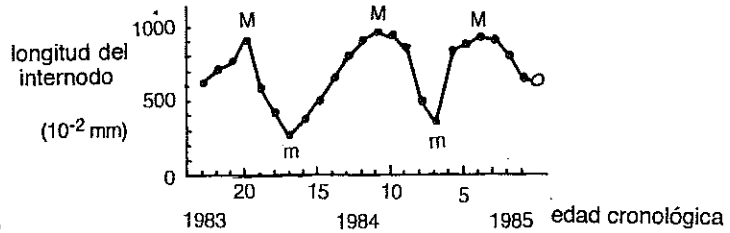


Figura 1.d

Figura 1. Arquitectura de las fanerógamas marinas. El aspecto general de la planta se muestra en la figura 1a. En la figura 1b se presenta una porción de rizoma horizontal, con cuatro rizomas verticales insertados, tres vivos y uno muerto. La figura 1c detalla los nodos e internodos de un rizoma vertical en el que el enterramiento ha estimulado el crecimiento. Finalmente, la figura 1d muestra la estacionalidad en el crecimiento del rizoma vertical. Los

ANALISIS TEMPORAL EN ECOLOGIA MARINA

puntos marcados con M y m indican respectivamente los periodos de crecimiento máximo y mínimo.

Durante la primavera e inicio del verano, el crecimiento del rizoma se estimula (Gallegos *et al.*, 1992; Marbà *et al.*, 1994) y por lo tanto la longitud de los nodos será mayor. Del mismo modo, el otoño corresponde a la estación de menor crecimiento. Así que si medimos la longitud de los internodos a lo largo de un rizoma vertical que abarque varios años (y por lo tanto incluyendo los correspondientes periodos de máximo y mínimo crecimiento) y a continuación la representamos gráficamente respecto al orden de disposición del internodo a lo largo del rizoma, comenzando por el internodo más apical (esto es, el más joven), observaremos una estructura cíclica (figura 1d).

Datación del cambio

En la figura 1 se observa claramente que dado cualquier internodo, podemos saber las hojas que han brotado desde que se formó hasta el presente, simplemente contando el número de nodos desde el internodo hasta el ápice. Así que podremos datar el internodo de dos maneras:

(A) Recurriendo al concepto de intervalo de *plastocrón* ("PI", del inglés "*plastochron interval*"). Éste se define como el tiempo que pasa entre los nacimientos de dos hojas consecutivas. Así que el número de hojas nacidas desde que se formó el internodo hasta el presente coincide con la edad de dicho internodo expresada en PI's.

(B) En tiempo cronológico, sabiendo cuantos días equivalen a un PI.

El PI varía estacionalmente, y de ahí los problemas que pueden surgir cuando se quiere transformar este valor en tiempo cronológico. Sin embargo, recientemente Duarte *et al.* (1994) han desarrollado una técnica que permite obtener estimas muy precisas de la equivalencia en días del PI. Así que contando el número de nodos hasta un determinado internodo, podremos saber precisamente su edad cronológica. La escala temporal para todos los gráficos presentados en el trabajo viene dada siempre en PI's.

Los rizomas utilizados fueron recolectados en Cabo Cope (Murcia). En esta población de *P. oceanica* la equivalencia PI's -tiempo cronológico es de 43 días/PI. Vamos a centrarnos en el tratamiento de dos series temporales de crecimiento, cada una de ellas correspondiente a un rizoma distinto.

1.2. Utilización de los métodos descriptivos y deductivos de análisis temporal

La figura 2 muestra el gráfico original del crecimiento en cada rizoma. Ninguna de las series es estacionaria. Si las miramos con detalle, la primera impresión es que estas series parecen poseer una tendencia y una estacionalidad anual. Además, la varianza del crecimiento oscila a lo largo de la serie y parece crecer con la media. Así que las series sugieren que podemos seguir el protocolo clásico de:

homogenización varianza → homogenización media → eliminación estacionalidad → estacionariedad → ajuste del modelo

Antes de abordar el paso siguiente verificaremos que se ha conseguido el objetivo planteado.

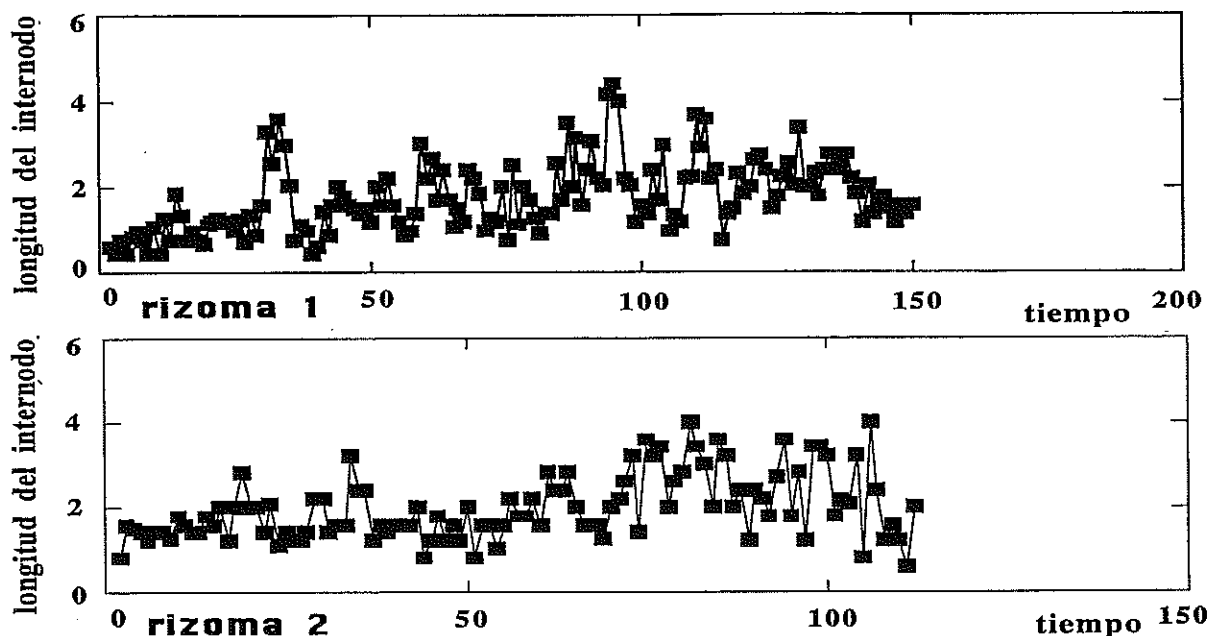


Figura 2. Serie temporal de la longitud de los intervalos en los dos rizomas. La longitud se expresa en milímetros y el tiempo en PI's (ver texto). Se observa claramente que ninguna de las series es estacionaria.

Homogenización de la varianza

Los diagramas rango-media de ambas series muestran que la varianza aumenta con la media de la longitud del internodo (figura 3). El análisis de regresión demuestra que este aumento se puede ajustar bien linealmente (para el primer diagrama rango-media, $R^2=0,5$ $P<0,01$; para el segundo rizoma $R^2=0,62$ $P<0,01$), por lo que utilizamos una transformación logarítmica para obtener una varianza constante. Para realizar el diagrama

ANALISIS TEMPORAL EN ECOLOGIA MARINA

rango-media, los datos de longitud se han agrupado cada 8 PI's, que es el valor medio del periodo estacional (ver apéndice).

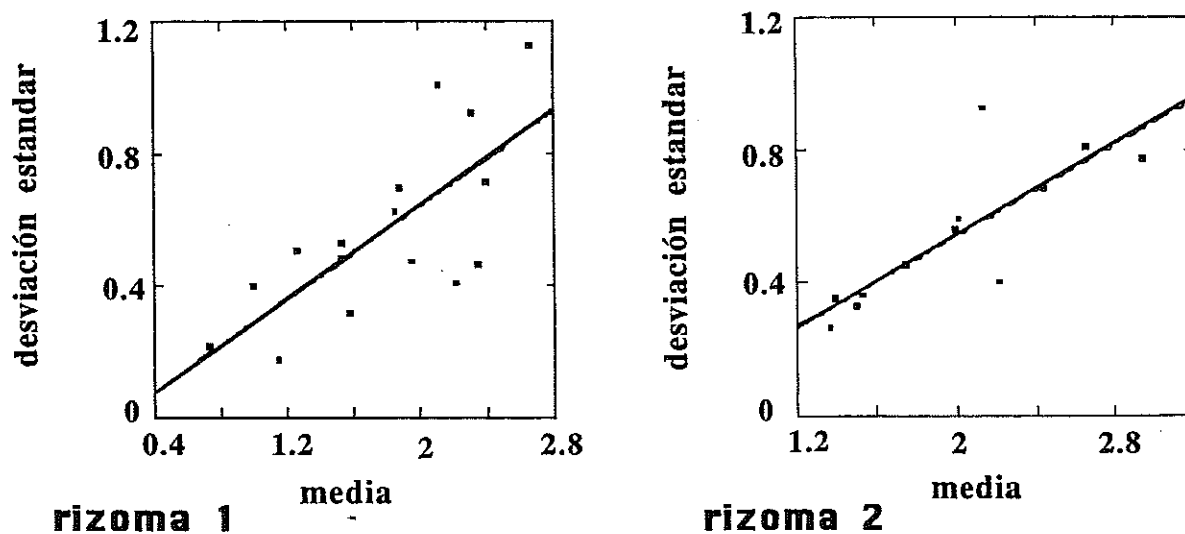


Figura 3. Diagrama rango-media de las series temporales de la longitud de los internodos en los dos rizomas (en mm).

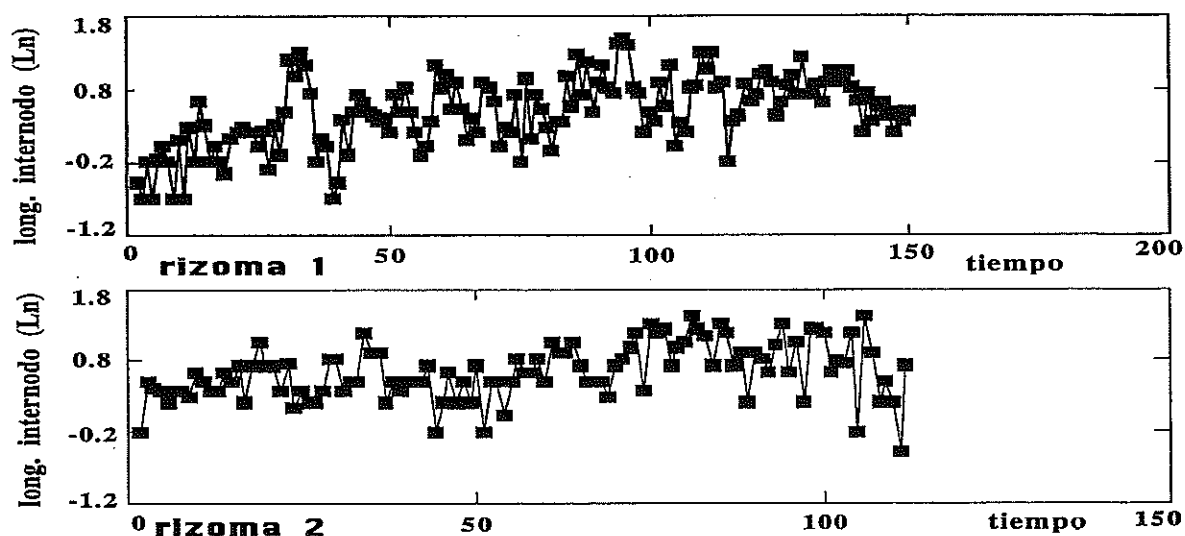


Figura 4a

rizoma 1	0.30	0.38	0.18	0.54	0.48	0.19	0.41	0.30	0.36	0.31	0.43	0.35	0.46	0.19	0.19	0.25
rizoma 2	0.21	0.24	0.23	0.30	0.25	0.27	0.19	0.27	0.31	0.31	0.36	0.46				

Figura 4. En la figura 4a se muestran los gráficos de la transformación logarítmica de las series en los dos rizomas. La longitud se expresa en milímetros y el tiempo en PI's. La figura 4b

recopila los valores de desviación estándar de la longitud del internodo en ambas series promediados cada 8 PI's consecutivos, que es el periodo estacional estimado (ver apéndice).

El resultado de aplicar logaritmos al crecimiento aparece en la figura 4a y 4b. La primera de ellas muestra los gráficos de longitud del internodo frente al tiempo, en los que se puede apreciar una "variabilidad" más constante a lo largo de la serie, mientras que en la figura 4b se detalla en forma de tabla la desviación estándar para cada grupo de ocho valores en la serie transformada con logaritmos. En ambas series, la desviación estándar sigue una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov, $P < 0,01$).

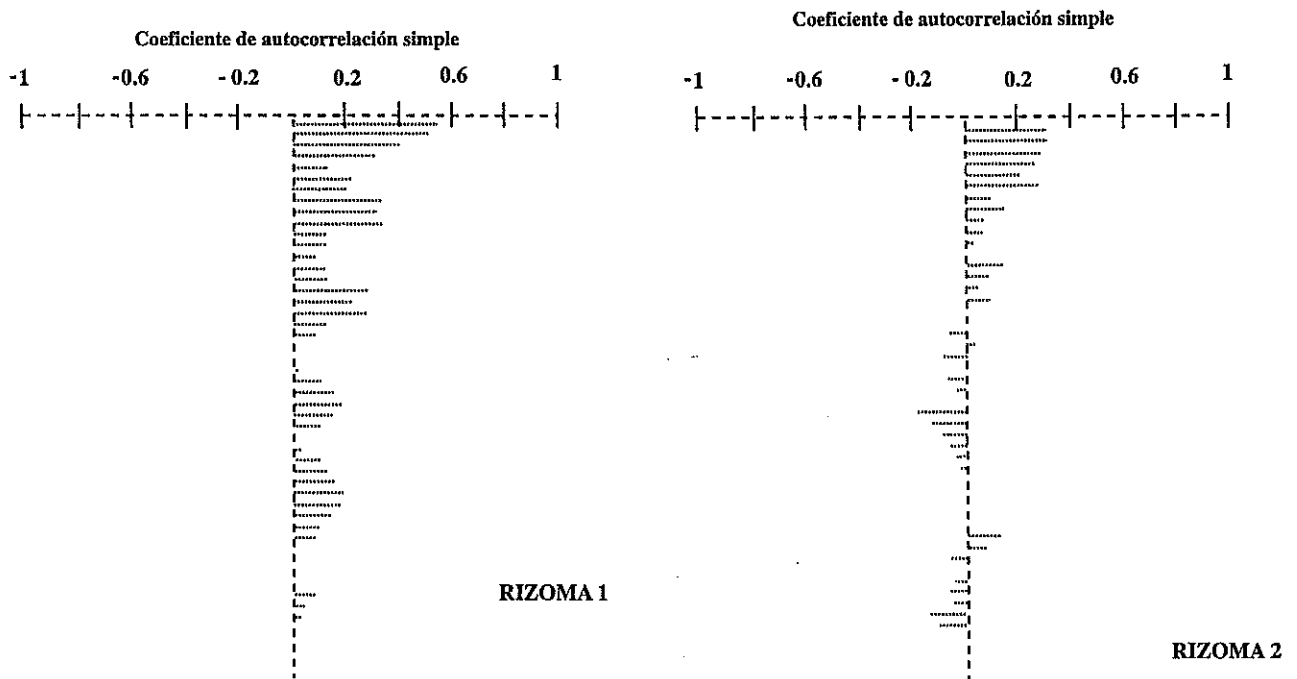


Figura 5. Autocorrelograma simple de la transformación logarítmica de las series en los dos rizomas. El lento amortiguamiento de los coeficientes de autocorrelación indica que las series no son estacionarias. Las líneas punteadas indican el valor del coeficiente a retardos temporales crecientes (incrementando cada vez un PI) sobre la serie.

Las series aún no son estacionarias ya que la homogeneización de la varianza no ha eliminado la tendencia creciente de la media, detectable en la figura 4a. Este resultado se refleja en el autocorrelograma simple, que tiende a decrecer lentamente para ambas series (figura 5).

Homogeneización de la media

La técnica más frecuente para conseguir una media constante es la diferenciación, y esto es lo que se representa en la figura 6a. La figura 6b recopila la

ANÁLISIS TEMPORAL EN ECOLOGÍA MARINA

media para cada grupo de ocho valores en ambas series. El test de Kolmogorov-Smirnov ($P < 0,01$) no rechaza la normalidad en ninguno de estos dos grupos de valores.

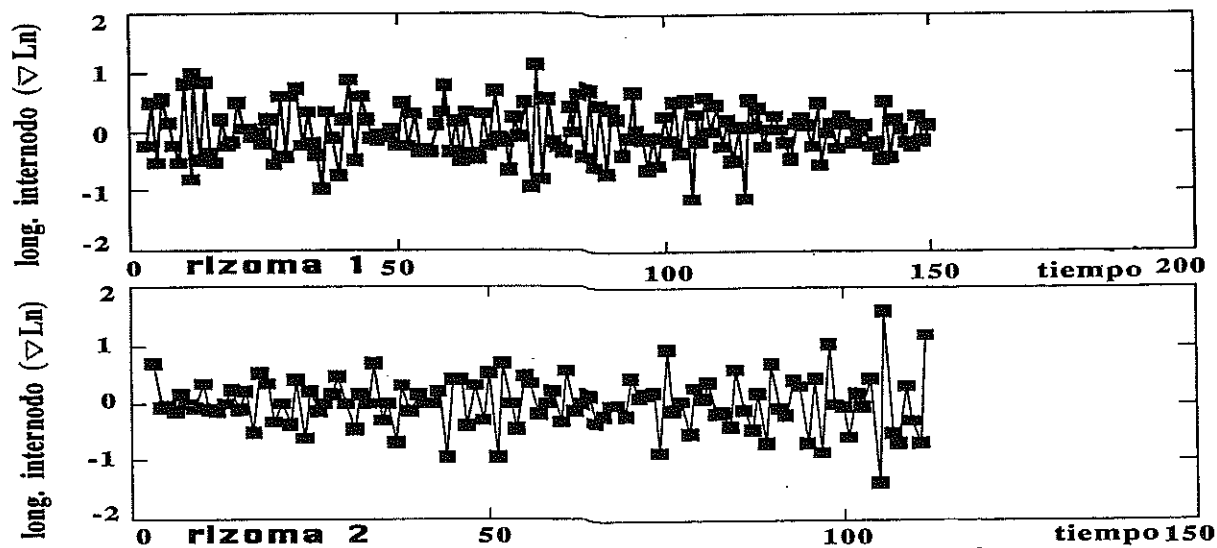


Figura 6a

rizoma 1	0.07	-0.05	0.07	-0.02	0.04	-0.03	0.04	-0.04	0.02	0.09	-0.07	0.04	0	0.01	-0.01	-0.03
rizoma 2	0.1	0.05	-0.08	-0.02	0.05	-0.01	0.06	0.01	0.01	-0.05	0.04	-0.08				

Figura 6b

	longitud internodo	Ln longitud internodo	∇ Ln longitud internodo	∇ ² Ln longitud internodo
rizoma 1	20.35	0.48	0.44	0.76
rizoma 2	19.06	0.39	0.46	0.79

Figura 6. Los gráficos obtenidos al diferenciar la transformación logarítmica se incluyen en la figura 6a. La figura 6b recopila los valores de la media de la longitud de los internodos en ambas series promediados cada 8 PI's consecutivos, que es el periodo estacional estimado (ver apéndice). La figura 6c recoge la desviación estándar de la serie original (longitud del internodo), la serie transformada con logaritmos (Ln longitud del internodo), la serie resultante al diferenciar una sola vez la transformación con logaritmos (Ln longitud del internodo) y la serie resultante al diferenciar dos veces la transformación con logaritmos (Ln longitud del internodo).

Una segunda diferenciación aumenta la varianza en ambas series (figura 6c) y, por lo tanto, según el criterio de Titner, las estaremos sobrediferenciando. La sobrediferenciación puede debilitar las relaciones autoregresivas y de media móvil entre los datos y puede ocultar el modelo que se ajusta mejor a la serie.

Tras haber transformado en logaritmos y diferenciado, esperamos obtener dos series estacionarias con una componente estacional de periodo 8 PI's. Ambas características se reflejan en el autocorrelograma simple (figura 7). En la serie correspondiente al rizoma 1, el coeficiente de autocorrelación se amortigua a partir del

décimo retardo (lo que sugiere que no se ha conseguido totalmente la estacionariedad de la serie), mientras que en el segundo rizoma la amortiguación se produce a partir del primer retardo. Además, ambos autocorrelogramas presentan picos estacionales del coeficiente de autocorrelación, si bien algunos de estos incrementos no son significativos. En los dos autocorrelogramas, el periodo estacional está comprendido entre 8 y 9 PI's, aunque en algunos casos parece desplazado entre 9 y 10 PI's (discusión sobre esta discrepancia en el apéndice).

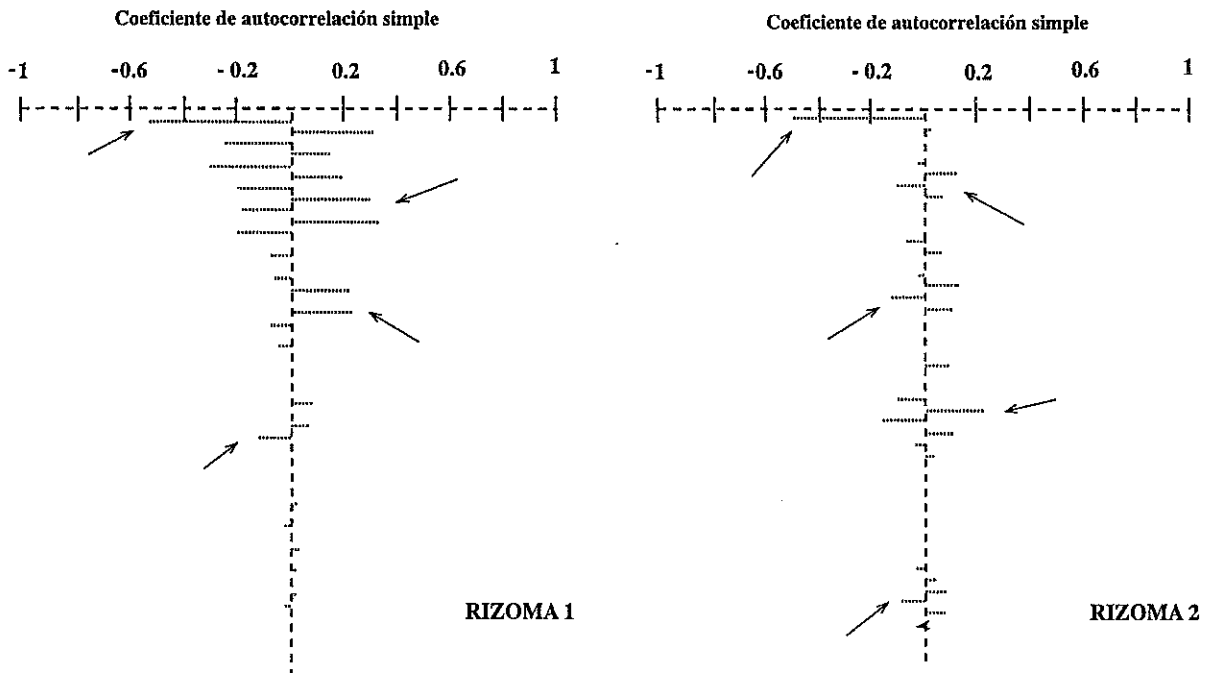


Figura 7. Autocorrelograma simple de la serie transformada con logaritmos y diferenciada. En ambos rizomas la serie resultante es estacionaria, ya que el valor del coeficiente de autocorrelación se amortigua totalmente tras los primeros retardos. La variación estacional es clara en ambos rizomas (picos estacionales indicados con flechas). Las líneas punteadas indican el valor del coeficiente a retardos temporales crecientes (incrementando cada vez un PI) sobre la serie.

Eliminación de la estacionalidad

Previamente al ajuste de un modelo ARMA vamos a intentar reducir al máximo la variación estacional de la serie. Para ello aplicamos a la serie diferenciada el operador diferencia con el retardo estacional y, a continuación, comprobamos con el autocorrelograma simple si se han amortiguado los picos estacionales de los coeficientes de autocorrelación.

La consideración de 8 PI's como periodo estacional está basada en el valor medio de todas las oscilaciones estacionales encontradas en cinco rizomas con una edad mínima

ANÁLISIS TEMPORAL EN ECOLOGÍA MARINA

de 100 PI's (ver apéndice). En realidad, el valor medio del periodo estacional es de 8,56 PI's, con un rango comprendido entre 5 y 12 PI's. Las oscilaciones más frecuentes abarcan de 7 a 10 PI's (figura 11). Esto explica que el periodo de estacionalidad en los autocorrelogramas simples de las series diferenciadas parezca variar entre 8 y 10 PI's. Por ello, al aplicar el operador diferencia a las series diferenciadas, hemos considerado tres retardos correspondientes a los periodos de 8, 9 y 10 PI's respectivamente. El resultado se muestra en la figura 8.

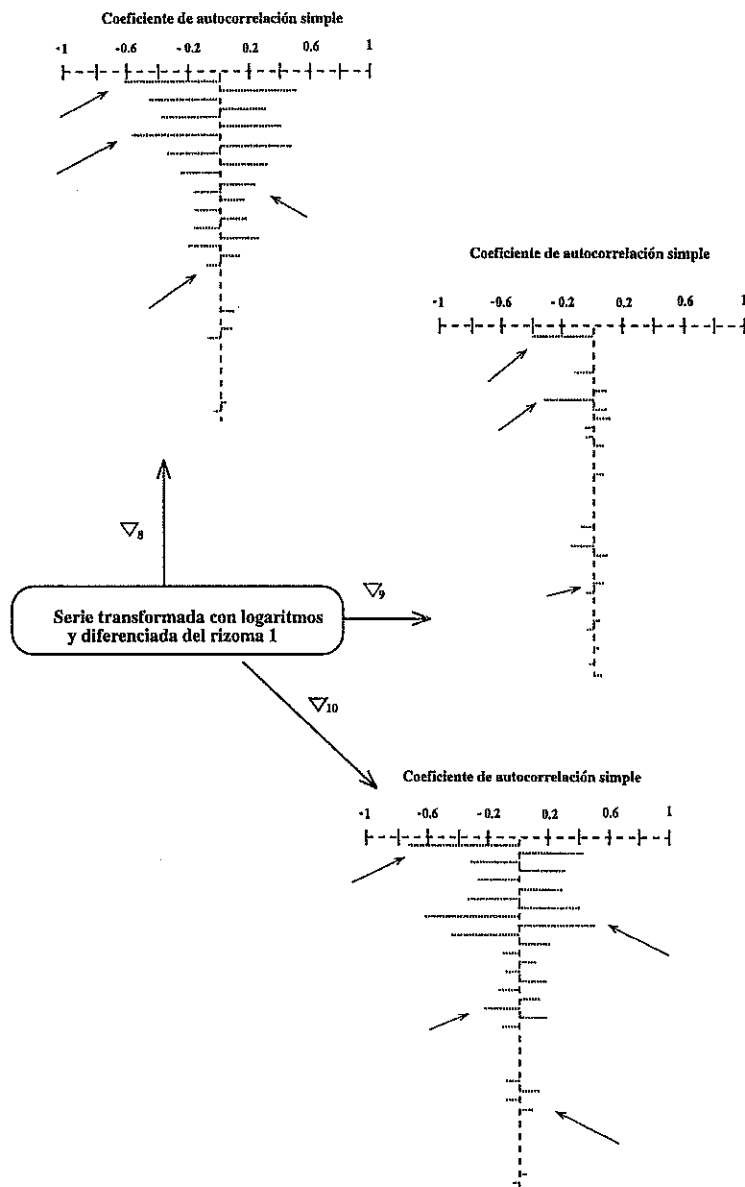


Figura 8. Aplicación del operador diferencia con los retardos estacionales a la serie transformada con logaritmos y diferenciada del rizoma 1. Se ha aplicado el operador diferencia con los retardos 8, 9 y 10 PI's. Se muestra el autocorrelograma simple resultante de cada aplicación, en los que aún son claros los picos estacionales (indicados con flechas). Las líneas

punteadas indican el valor del coeficiente a retardos temporales crecientes (incrementando cada vez un PI) sobre la serie. Los resultados obtenidos con el rizoma 2 son equivalentes.

Ninguno de los operadores parece eliminar totalmente la tendencia estacional, ya que en todos los autocorrelogramas simples finales seguimos observando incrementos en el coeficiente de autocorrelación alrededor de retardos múltiplos de 9. La explicación debemos buscarla en la variación del periodo estacional del crecimiento que encontramos en un mismo rizoma (figura 11). Esto es lógico si tenemos en cuenta que la época que más favorece el crecimiento no es coincidente a lo largo de varios años consecutivos, sino que varía en varias semanas (y a veces incluso meses) de un año a otro. La variación en el periodo estacional del crecimiento del rizoma refleja esta variación medioambiental.

El mayor éxito parece haberse logrado al aplicar el operador diferencia con un retardo de 9 PI's a la serie diferenciada del primer rizoma. De cualquier modo, la variación estacional no se ha eliminado totalmente y por lo tanto el modelo ARMA que intentamos ajustar debe tener una componente estacional.

Ajuste y determinación de los coeficientes del modelo

La técnica de ajuste de un modelo a una serie dada consiste en sugerir varias opciones a partir de la observación de los autocorrelogramas simples y parcial de la serie y estudiar los residuos en cada caso. Un modelo es adecuado cuando los residuos resultantes siguen un proceso de ruido blanco.

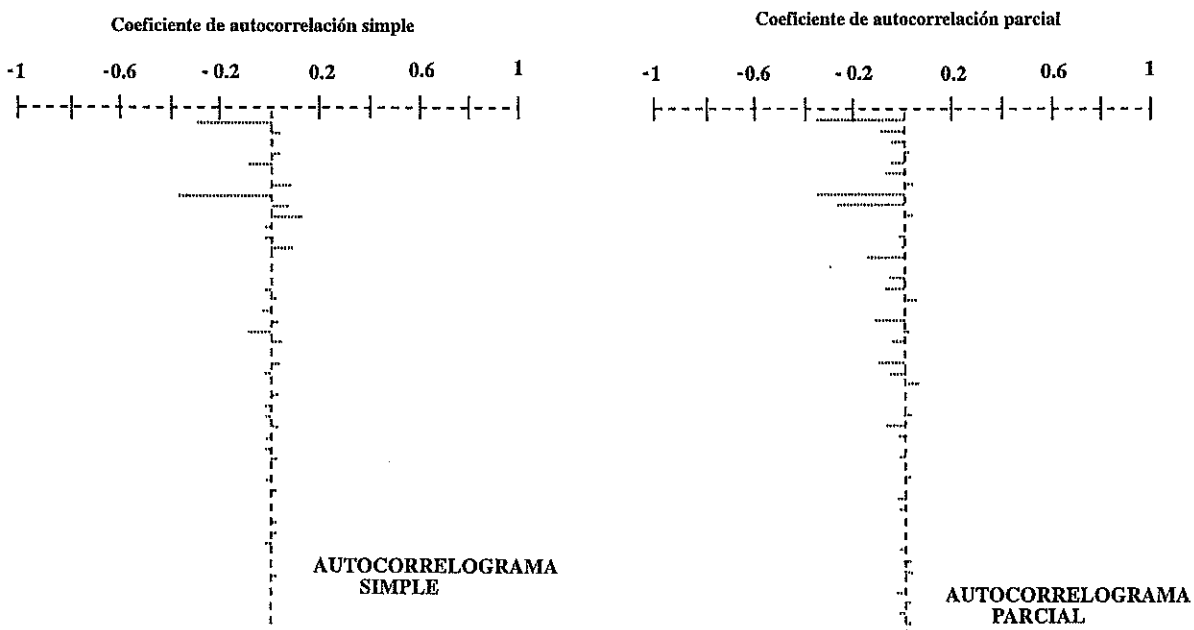


Figura 9. Autocorrelograma simple y parcial de la serie resultante al aplicar el operador diferencia con retardo 9 PI's sobre la serie con transformación logarítmica y diferenciada del primer rizoma. Los resultados son similares con el segundo rizoma. Las líneas punteadas

ANALISIS TEMPORAL EN ECOLOGIA MARINA

indican el valor del coeficiente a retardos temporales crecientes (incrementando cada vez in PI) sobre la serie.

Partimos de la suposición de que el modelo a ajustar posee una componente regular y otra estacional. Por ello consideraremos un modelo $ARMA(p,q)(P,Q)$. La observación atenta de los autocorrelogramas simple y parcial de la serie a modelar (figura 9) sugiere:

(1) La estructura de los primeros retardos en ambos autocorrelogramas hace pensar en una componente regular de media móvil, porque, mientras en el autocorrelograma simple los coeficientes caen bruscamente tras el primer retraso, en el autocorrelograma parcial el descenso es más progresivo. Esta idea es consistente con lo que se observa alrededor de los picos estacionales en el autocorrelograma simple: varios coeficientes no nulo y no un descenso progresivo de los coeficientes a ambos lados del pico estacional, como cabría esperar en el caso de que la componente regular siguiese un comportamiento autoregresivo.

(2) La determinación de la componente estacional no parece tan clara. Sin embargo, si nos fijamos en el hecho de que el pico estacional parece decaer más intensamente en el autocorrelograma parcial al aumentar el retardo, sugiere que la componente estacional sigue una tendencia autoregresiva. Así que la serie debe seguir un modelo $ARMA(0,q)(P,0)$.

(3) Respecto al orden de ambas componentes, la forma de los autocorrelogramas simple y parcial de la serie a modelar (figura 9) parece indicar en los primeros retardos que el orden de la media móvil debe ser 1, ya que el coeficiente de autocorrelación simple pasa de -0,373 (significativo) en el primer retardo a 0,048 en el segundo. Por otra parte, la tendencia decreciente de los picos estacionales en ambos correlogramas sugiere un orden para la componente estacional autoregresiva alrededor de 2 o 3.

Los resultados del análisis de los residuos obtenidos con las pruebas realizadas con combinaciones de coeficientes se pueden resumir en los siguientes puntos:

(1) A pesar de que los autocorrelogramas simple y parcial parecían sugerir un solo coeficiente para la parte regular con media móvil, el modelo que mejor ajusta a la serie considerada es $ARMA(0,3)(3,0)$. Los valores de los coeficientes son:

$$\begin{array}{ll} -1 = 0,638 & -1 = 0,687 \\ -2 = -0,2 & -2 = -0,354 \\ -3 = 0,314 & -3 = -0,241 \end{array}$$

(2) El modelo no mejora al incorporar una componente regular autoregresiva y/o al aumentar el orden de la componente estacional autoregresiva.

(3) El modelo empeora (los residuos dejan de ser un proceso de ruido blanco) al incorporar una componente estacional de media móvil y/o al aumentar el orden de la componente regular de media móvil.

Contraste diagnóstico

Para garantizar que el modelo es adecuado, se ha de comprobar que los residuos resultantes cumplen los siguientes requisitos:

(1) Siguen la distribución normal y están intercorrelacionados. Por lo tanto son independientes. La distribución de frecuencias de los residuos en la figura 10b sugiere una distribución normal que se comprueba con el test de Kolmogorov-Smirnov ($P < 0,005$). Los autocorrelogramas simple y parcial demuestran la intercorrelación.

(2) La media ha de ser cero y la varianza constante. El test t-student ($P < 0,05$) afirma que la media del residuo no es significativamente diferente de 0 ($n=118$, $media=0,04347$, $desviación\ estándar=0,43220$). Si los residuos siguen una distribución normal, por definición la varianza ha de ser constante.

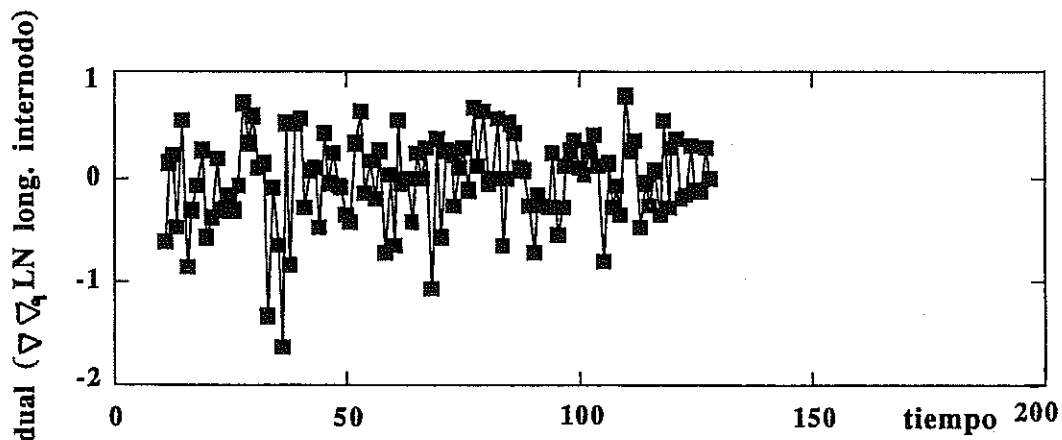


Figura 10a

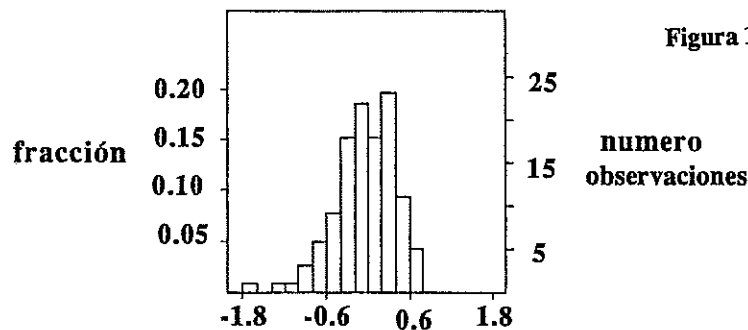


Figura 10. La figura 10a muestra el gráfico de los residuos al ajustar el modelo ARMA (0,3)(3,0) a la serie resultante al aplicar el operador diferencia con retardo 9 PI's sobre la serie con transformación logarítmica y diferenciada del primer rizoma. En la figura 10b se representa el histograma de los residuos.

ANALISIS TEMPORAL EN ECOLOGIA MARINA

En conclusión, el crecimiento del rizoma vertical de *P. oceanica* parece ajustarse bien a un modelo con una componente regular de media móvil y una componente estacional autoregresiva. Esto indica que la longitud de cualquier internodo será el resultado de una función de la longitud(es) del internodo(s) (en este caso internodos, puesto que hemos considerado tres coeficientes autoregresivos estacionales) desplazado(s) un periodo estacional o múltiplo de éste respectivamente, más un error que es, a su vez, función de la varianza de los internodos previos próximos al considerado (en este caso, función de los tres internodos anteriores, ya que la componente regular de la media móvil posee tres coeficientes).

La conclusión anterior se ha obtenido a partir de la serie estacionaria del crecimiento vertical del rizoma, de la cual además se ha intentado eliminar la variación estacional al máximo. Sin embargo, la serie original de datos (figura 2) muestra claramente que existe una variación a mayor escala que la estacional, reflejada en una tendencia ascendente de los ciclos estacionales. Sería necesaria una serie más extensa (esto es, un rizoma más largo) para estudiar esta variación interestacional. También parece haber una variación a una escala menor que la estacional, reflejada en los picos que parecen aleatoriamente distribuidos entre los incrementos estacionales. Así que, en realidad, además de la componente regular de media móvil y de la componente estacional autoregresiva, también hemos de considerar la variabilidad interestacional y a pequeña escala para explicar la longitud de un internodo en el rizoma vertical.

2. Apéndice

2.1. Cálculo de la equivalencia del PI en tiempo cronológico

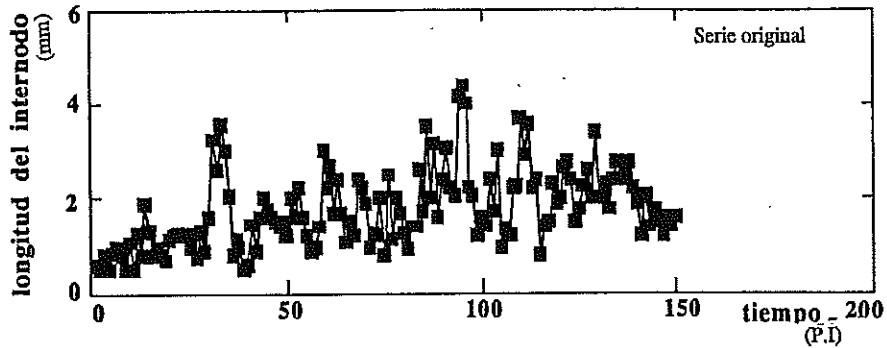
La figura 2 muestra que, junto a la variación estacional del crecimiento vertical del rizoma, también parece existir una marcada variabilidad a escalas mayor y menor que el periodo estacional esperado. En efecto, el crecimiento del rizoma vertical responde a alteraciones medioambientales con periodos diferentes al estacional, como las oscilaciones en el nivel de sedimentos provocados por la dinámica litoral (Gallegos *et al.*, 1993; Marbà *et al.*, 1990a) (figura 1a). Por lo tanto, previamente a la determinación del periodo estacional del crecimiento del rizoma hemos de eliminar esta variabilidad a escalas mayor y menor que la fluctuación estacional.

Para ello filtramos la serie original con dos sucesos de media móvil abarcando respectivamente el 30% y el 150% del número de PI's esperados en la variación estacional. Como el número esperado es de 8 (estimado a partir de experimentos de marcaje y de bibliografía), los procesos de media móvil ponderarán los datos de longitud del internodo en intervalos de 3 y 12 PI's respectivamente. El peso para cada valor en el proceso de filtrado es 1. La oscilación estacional será más clara al restar ambas series suavizadas (serie resultante al aplicar media móvil de 12 valores -serie resultante al aplicar media móvil de 3 valores) (figura 11).

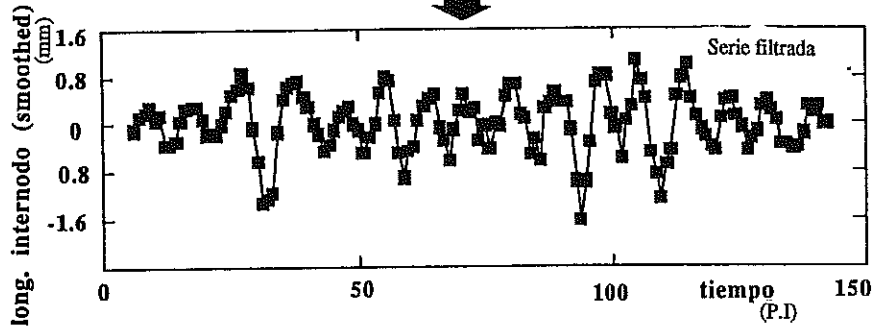
A continuación estimamos visualmente el periodo para todos los ciclos que se observan claramente en la serie, y obtenemos la media. En la población de Cabo Cope es

de 8,56 PI's/ciclo estacional. Duarte *et al.* (1994) han demostrado que para un tamaño muestral elevado (es decir un rizoma suficientemente largo) las estimas del periodo estacional obtenidas mediante este método guardan una relación precisa con las obtenidas mediante métodos de marcaje.

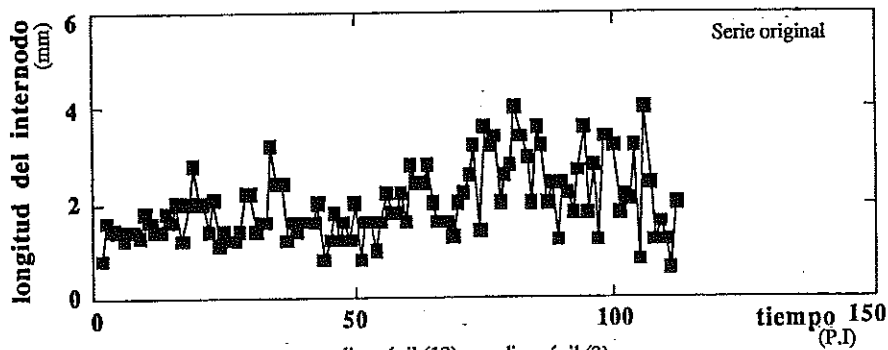
rizoma 1



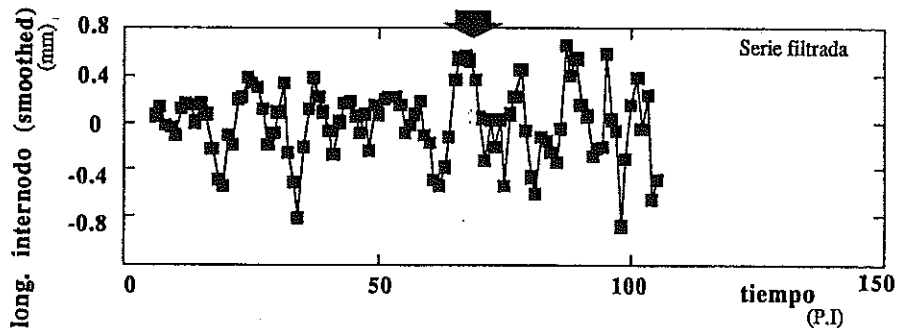
media móvil (12) - media móvil (3)



rizoma 2



media móvil (12) - media móvil (3)



ANÁLISIS TEMPORAL EN ECOLOGÍA MARINA

Figura 11. Suavizado de las series originales mediante la diferencia de dos procesos de media móvil.

La figura 11 también refleja que el periodo de oscilación estacional no es constante en un mismo rizoma. Consideramos que este hecho explica los problemas que hemos tenido al intentar eliminar la estacionalidad en las series estacionarias de los dos rizomas estudiados (ver apartado 1.2 sobre eliminación de la estacionalidad).

2.2. Análisis temporal: procesos bivariantes

Numerosos autores han utilizado la función de autocorrelación cruzada para discernir la transmisión de cambios medioambientales a la dinámica de producción del fitoplancton (Marra & Heimen, 1982; Harris, 1983; Sephton & Harris, 1984). Uno de los estudios más exhaustivos de acoplamiento entre la variación medioambiental y de la comunidad biológica ha sido llevada a cabo por Harris y Trimbee (1986) en el lago Guelph (Ontario, Canadá).

Input x variable	Output x variable	Sign	Lag (days)	r^2	r_2 for $P < 0.05$
N^2 (0-6 M)	Wind ^a	-	1	0.648	0.456
N^2 (0-10 m)	Wind ^a	-	3	0.666	0.456
N^2 (0-6 M)	Int. Chl. a ^h	-	0	0.360	0.195
			3	0.360	0.195
			13	0.215	0.213
N^2 (0-10 m)	Diversity	+	-2	0.246	0.198
			-12	0.260	0.213
			13	0.215	0.213
N^2 (0-10 m)	Comm. Ch. ^c	-	5	0.280	0.200
			8	0.256	0.202
Zeu/Zm	C. erosa	+	9	0.409	0.204
Zeu/Zm	C. ovata	+	10	0.494	0.205
Zeu/Zm	Rhodomonas	+	14	0.418	0.210
N^2 (0-10 m)	Microcystis	-	2	0.324	0.267
N^2 (0-10 m)	Lyngbya	-	-1	0.352	0.267
DO (10 m)	Microcystis	-	11	0.363	0.310
D) (10 m)	Gomphosphaeria	-	4	0.288	0.267

Figura 12. Retraso y coeficiente de las correlaciones cruzadas entre las variables: (X): N^2 (0-6 M) = frecuencia de Brunt-Vaisala entre 0 y 6 m de profundidad (s^{-2}); N^2 (0-10 M) = frecuencia de Brunt-Vaisala entre 0 y 10 m de profundidad; Z_{eu}/Z_m = cociente entre la capa fótica y la capa de mezcla; DO (10m) = oxígeno disuelto en el agua (mg/l), media para los diez primeros metros; (Y): Wind = viento (m/s); Int. Chl. a = clorofila a integrada en la capa fótica ($\mu g m^{-2}$);

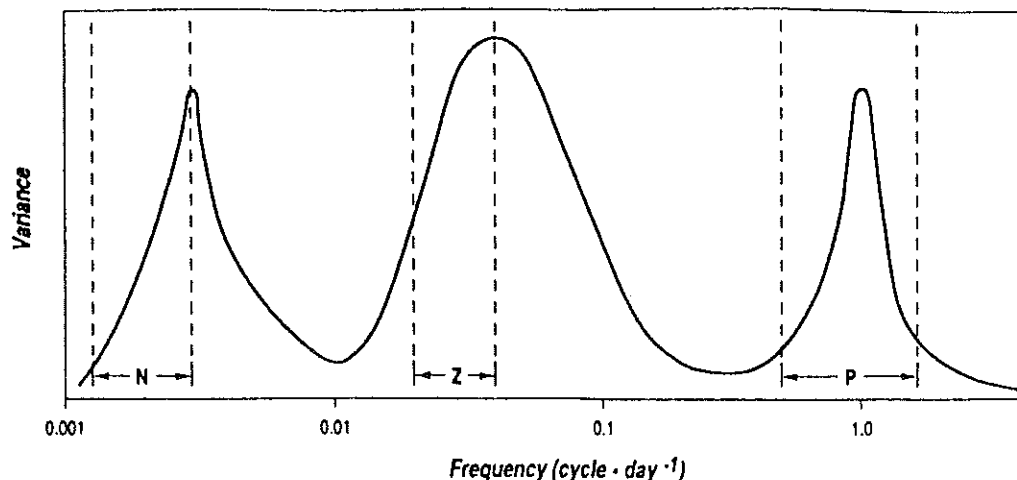
Diversity = diversidad de la comunidad fitoplanctónica medida mediante el índice de diversidad de Shannon-Weaver; *Comm. Ch.* = tasa de cambio de la concentración total de clorofila *a* ($\mu\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$). El resto de las variables hacen referencia a la abundancia de la especie fitoplanctónica cuyo nombre se detalla (células/ml).

En concreto, estos autores relacionan la variación diaria de variables hidrológicas (temperatura y oxígeno disuelto del agua, irradianza, profundidad de la capa eufótica, profundidad de la capa de mezcla y estabilidad de la columna de agua, estimada a partir de la frecuencia de Brunt-Vaisala) con la biomasa y diversidad de la biomasa fitoplanctónica durante un intervalo de muestreo de 105 días. Sus resultados demuestran un acoplamiento hidrológico-biológico a escalas de 1 día y de 15 días (figura 12). Harris y Trimbee interpretan el desfase temporal de 1 día como la advección de la comunidad fitoplanctónica debido a la acción del viento, mientras que el posterior crecimiento fitoplanctónico es responsable del desfase temporal de 15 días.

Harris y Trimbee además alertan sobre la necesidad de transformar las series iniciales a estacionarias mediante un proceso ARIMA ya que la aplicación de correlaciones cruzadas a series no estacionarias puede conducir a conclusiones erróneas, como demuestran con varios ejemplos.

2.3. Análisis frecuencial

El uso del análisis frecuencial en ecología es muy extenso, y ya aparece ampliamente documentado por Platt y Denman (1975). Este se ha centrado principalmente en la identificación de las frecuencias de cambio características de los distintos tipos de organismos. Las técnicas de análisis de la densidad espectral cruzada han permitido explicar las variaciones temporales de la abundancia de muchos organismos a partir de las oscilaciones medioambientales.



ANÁLISIS TEMPORAL EN ECOLOGÍA MARINA

Figura 13. Representación teórica de la función de densidad espectral para tres tipos distintos de organismos: N = *nekton*, organismos que viven flotando en el medio marino y cuyo tamaño sobrepasa 1 mm; Z = *zooplankton*, organismos heterotróficos que viven flotando en el medio marino y cuyo tamaño es menor de 1 mm; P = *phytoplankton*, organismos autotróficos que viven flotando en el medio marino y cuyo tamaño es menor de 1 mm.

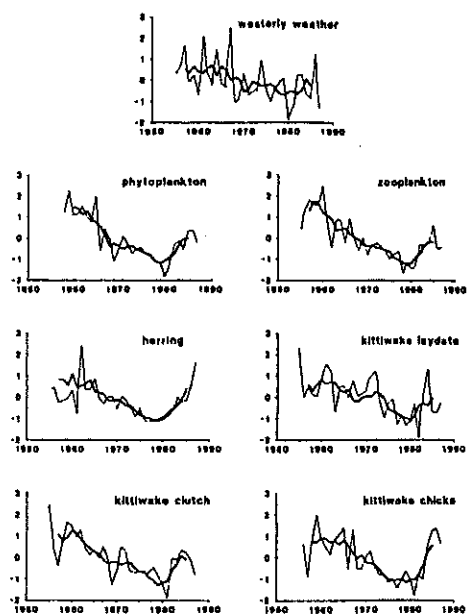


figura 14.a

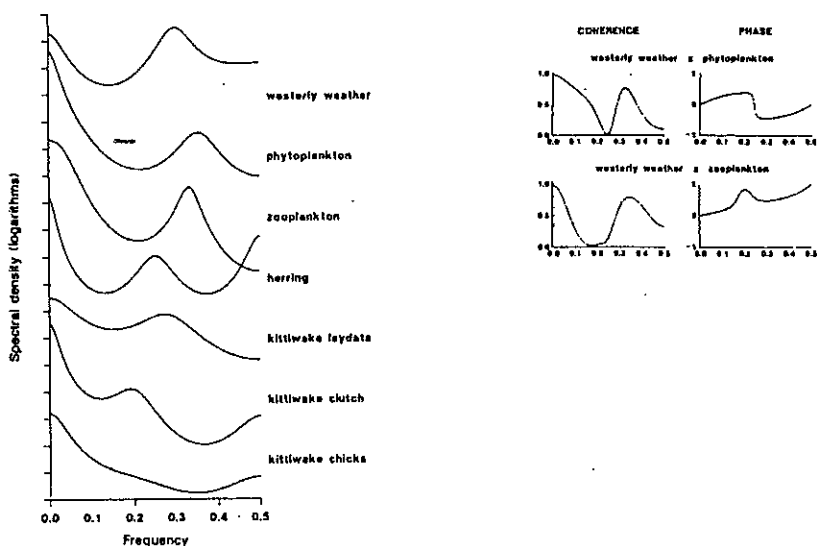


figura 14 b

Figura 14. La figura 14a muestra las series temporales estandarizadas (media 0 y varianza 1) originales. *Westerly weather* = número de días por año en los que se presenta influencia meteorológica del oeste; *phytoplankton* = abundancia de fitoplancton; *zooplankton* = abundancia de zooplancton; *herring* = abundancia de arenque; *kittiwake laydate* = fecha de

nacimiento de los polluelos de gaviota tridáctila; *kittiwake clutch* = número de nidos de gaviota tridáctila; *kittiwake chicks* = número de polluelos de gaviota tridáctila. En la figura 14b se presentan las funciones de densidad espectral para cada una de las variables y la coherencia y fase (desfase de frecuencias a la cual se produce la coherencia significativa) entre funciones de pares seleccionados variables.

Un caso célebre lo constituye el modelo de interacción huésped-parásito desarrollado por Bigger (1973) a partir del análisis espectral de la serie diaria de capturas del escarabajo del café *Leucoptera meyricki* durante seis años. El modelo reveló un componente frecuencial importante que se atribuyó a la recuperación de la población tras la reducción causada por campañas de aplicación de DDT. Este descubrimiento fue de gran valía para acabar con la plaga que constituyó el escarabajo.

Sin embargo, tal como concluye Steele (1989), la variación espectral posible en un organismo está limitada por propiedades inherentes a él, como su tamaño o la tasa de crecimiento, que define la rapidez de respuesta del organismo a variaciones medioambientales (figura 13). Así, organismos con mayores velocidades de crecimiento podrán responder a variaciones ambientales con un menor periodo y por lo tanto presentarán mayor varianza a altas frecuencias que organismos que crezcan más despacio.

Una de las demostraciones más claras del acoplamiento de las perturbaciones medioambientales con la dinámica temporal de diversos organismos a través de la cadena trófica, se ha llevado a cabo por Aebischer *et al.* (1990). El análisis de la función de densidad espectral de las series temporales climatológica y de cuatro componentes de la cadena trófica (fitoplancton, zooplancton, arenque y gaviota) mostró claramente unas frecuencias comunes de cambio de todas las oscilaciones temporales a largo (interdécadas) y a pequeño (3-5 años) término (figuras 14a y 14b). El análisis de la coherencia entre las densidades espectrales demostró la correlación entre las oscilaciones climatológicas y de abundancia de organismos a tales frecuencias (figuras 14a y 14b).

Referencias

- Aebischer, N., Coulson, J. & Colebrook, J. (1990): Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature*, 347: 753-755.
- Bigger, M. (1973): An investigation by Fourier analyses into the interaction between coffee leaf-miners and their larval parasites. *J. Anim. Ecol.*, 42: 417-34.
- Duarte, C.M., Marbà, N., Agawin, N., Cebrián, J., Enríquez, S., Fortes, M.D., Gallegos, M., Merino, M., Olesen, B., Sand-
- Jensen, K., Uri, J. & Vermaat, J. (1994): Reconstruction of seagrass dynamics: age determinations and associated tools for the seagrass ecologist. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 107: 195-209.
- Gallegos, M., Merino, M., Marbà, N. & Duarte, C.M. (1992): Flowering of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: age-dependence and interannual variability. *Aquat. Bot.*, 43: 249-255.

ANALISIS TEMPORAL EN ECOLOGIA MARINA

- Gallegos, M., Marbà, N., Merino, M. & Duarte, C.M. (1993): Biomass and dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rizhorne growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 95: 185-192.
- Harris & Trimbee, A. (1986): Phytoplankton population dynamics of a small reservoir: physical/biological coupling and the time scales of a community change. *J. Plankton Res.*, 8: 1011-1025.
- Marbà, N., Cebrián, J., Enríquez, S. & Duarte, C.M. (1994a): Migration of large-scale subaqueous bedforms measured with seagrasses (*Cymodocea nodosa*) as tracers. *Limnol. Oceanogr.*, 39: 126-133.
- Marbà, N., Cebrián, J., Enríquez, S. & Duarte, C.M. (1994b): Vertical growth of *Thalassia testudinum*: seasonal and interannual variability. *Aquat. Bot.*, 47: 1-12.
- Platt, T. & Denman, K. (1975): Spectral analysis in Ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 189-210.
- Steele, J. (1989): The ocean "landscape". *Lands. Ecol.*, 3: 185-192.