Universidad Politécnica de Madrid
Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes

VIABILIDAD DE LAS POBLACIONES DE TRUCHA
(*Salmo trutta*) DEL CENTRO DE LA PENÍNSULA
IBÉRICA: EL RETO DEL CAMBIO CLIMÁTICO

Tesis Doctoral
José María Santiago Sáez
Biólogo
2017

**PROGRAMA DE DOCTORADO EN
INVESTIGACIÓN FORESTAL AVANZADA
ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR DE INGENIEROS DE MONTES**

**VIABILIDAD DE LAS POBLACIONES DE TRUCHA
(*Salmo trutta*) DEL CENTRO DE LA PENÍNSULA IBÉRICA: EL
RETO DEL CAMBIO CLIMÁTICO**

JOSÉ MARÍA SANTIAGO SÁEZ

Biólogo

DIRECTORES

DIEGO GARCÍA DE JALÓN LASTRA

Doctor Ingeniero de Montes

CARLOS ALONSO GONZÁLEZ

Doctor Ingeniero de Montes

Madrid, 2017

Tribunal nombrado por el Mgfco. y Excmo. Sr. Rector de la Universidad
Politécnica de Madrid, el día de de 20....

Presidente D.

Vocal D.

Vocal D.

Vocal D.

Secretario D.

Realizado del acto de defensa y lectura de la Tesis
el díade de 20.... en Madrid.

Calificación

EL PRESIDENTE

LOS VOCALES

EL SECRETARIO

© Grupo de Investigación de Hidrobiología

Salmo trutta Linnaeus, 1758

Río Cega (Segovia)

PRÓLOGO

El cambio climático es un hecho incontrovertible. Las evidencias son tan numerosas que no se pueden enumerar en una tesis. Por desgracia, se espera que los “problemas” derivados de este cambio se acrecienten más en el futuro aunque aún queda mucho por entender de este fenómeno. No está todo escrito. La ciencia no es una bola de cristal, se nutre de evidencias, de hechos, que apoyan, refutan hipótesis o las convierten en teorías, en reglas, en leyes. Las opiniones, en ciencia, solo caben en una discusión argumentada dentro de los límites de lo conocido para avanzar en el descubrimiento de lo desconocido.

En esta tesis he querido buscar en la biología de la trucha, en la ecología fluvial, en las ciencias de La Tierra, el rastro que nos pueda dirigir a una comprensión mejor de lo que puede ser el futuro del cambio climático y sus efectos en el medio natural. Esta labor tiene algo de elucubración: no sabemos lo que va a ocurrir, pero podemos apoyarnos en el conocimiento científico para mirar hacia el futuro desde la incertidumbre pero también desde una base sólida. He intentado abordar los “¿y si...?” que surgen en ese camino con la diligencia suficiente para trazar las tendencias más probables con el conocimiento científico actual. No pretendo tener la última palabra en este tema, pero sí creo que esta tesis es una aportación sustancial al conocimiento del funcionamiento de los sistemas fluviales desde el enfoque eco-hidrológico y a la comprensión de ese futuro incierto, pero probable, al que se enfrentarán los sistemas hidrobiológicos de aguas frías y, en particular una especie, la trucha común, en la latitud más meridional de su área de distribución natural.

En cuanto a los aspectos formales, esta tesis sigue un esquema estructurado en artículos. Éstos siguen una línea argumental continua, cuentan una historia lineal que va profundizando en la temática de estudio. La estructura del documento tiene a los artículos como núcleo de la tesis, con una introducción, discusión y conclusiones comunes. De este modo he intentado evitar innecesarias redundancias a lo largo del documento y facilitar así su lectura. No obstante, cuando la adecuada comprensión de un capítulo lo ha requerido, he conservado información que, a riesgo de caer en dicha redundancia, ha de preservar la integridad suficiente para que el capítulo pueda ser comprendido de modo autónomo.

La **introducción general** surge de la fusión y síntesis de las correspondientes a los propios artículos que componen esta tesis y la de un trabajo paralelo (Santiago 2017)¹, dejando

¹ Santiago, J. M. (2017). Thermal ecology of brown trout and the climate change challenge. In B. Richardson (Ed.), *Tilapia and Trout: Harvesting, Prevalence and Benefits* (pp. 79–119). New York: Nova Science Publishers, USA.

Santiago, J. M., García de Jalón, D., Alonso, C., et al. (2016). Brown trout thermal niche and climate change: expected changes in the distribution of cold-water fish in central Spain. *Ecohydrology*, 9(3), 514–528. <https://doi.org/10.1002/eco.1653>

Santiago, J. M., Muñoz-Mas, R., Solana, J., et al. (2017). Waning habitats due to climate change: effects of streamflow and temperature changes at the rear edge of the distribution of a cold-water fish, *Hydrology and Earth Systems Science Discuss.*, in review. <https://doi.org/10.5194/hess-2016-606>

Santiago, J.M., Alonso, C., García de Jalón, D., y Solana, J. (en prep.). Perspectives on the effect of the climate change on the different life stages of stream-dwelling brown trout.

para la introducción de los diferentes capítulos la definición de los objetivos de cada uno de ellos, y unos esbozos de sus contenidos.

Sin ánimo de ser exhaustivo, el **primer estudio** está dedicado al nicho térmico de la trucha y a la predicción del efecto del cambio climático en dos poblaciones vecinas en el centro de la Península Ibérica a lo largo del siglo XXI. En el **segundo**, se estudia el efecto del caudal y la geología sobre la temperatura en 14 ríos del centro de la Península y, en escenarios de cambio climático, se hacen predicciones sobre cómo la sinergia entre estos factores afectará a las poblaciones de trucha común. Finalmente, el **tercer estudio** versa sobre cómo los cambios anteriormente predichos podrán afectar a los diferentes estadios de desarrollo de la trucha común en dos de los ríos ya estudiados, atendiendo a los requerimientos de hábitat físico y térmico de dichos estadios. Todo esto se lleva a cabo en un ámbito geográfico que coincide con una parte del límite de retaguardia (en el sentido dado por [Hampe y Petit 2005](#)) de la distribución de dicha especie.

En la **discusión general** he pretendido hacer una interpretación más amplia de los resultados obtenidos, sin volver sobre el argumentario de cada uno de los capítulos previos sino desarrollando un nuevo hilo conductor integrador. Para ello he puesto el foco en el ciclo biológico de la trucha común, en su capacidad de adaptación y en cómo responderá al cambio climático.

Finalmente, se vuelve –ahora sí– sobre las **conclusiones** de la tesis para mostrar en conjunto las principales aportaciones de este trabajo.

RESUMEN

El cambio climático es uno de los procesos globales más importantes que está experimentando la Biosfera, y los peces no son ajenos a ello. Los peces de agua fría, y en particular la trucha común (*Salmo trutta*), son muy sensibles a los cambios de temperatura predichos en los ríos. Los peces son animales poiquilotermos y su temperatura corporal y sus tasas fisiológicas dependen de la temperatura ambiental como factor clave de su nicho ecológico.

Esta tesis trata sobre la viabilidad de las poblaciones de trucha en el borde de retaguardia de su área de distribución nativa ante el cambio climático. Para ello se ha determinado el nicho térmico realizado, se han modelizado las temperaturas fluviales y los caudales, se han relacionado entre sí y con la litología de las cuencas, y se han modelizado los cambios del hábitat térmico y físico en los diferentes estadios vitales de la trucha en una serie de ríos del centro de la Península Ibérica.

Se han estudiado 14 ríos de seis cuencas fluviales del centro peninsular. La modelización de la temperatura se ha llevado a cabo mediante el perfeccionamiento del modelo logístico de O. Mohseni H.G. Stefan y T.R. Eriksson, modificado con funciones que introducen el efecto de la deriva de la temperatura y el caudal. Así mismo, se ha modelizado el caudal mediante técnicas de aprendizaje automático. Ambos modelos trabajan a resolución diaria. A continuación, se han aplicado las predicciones climáticas generadas para los escenarios RCP4.5 y RCP8.5 del 5º Informe de Evaluación del IPCC (siglas en inglés del Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático) a los modelos de temperatura fluvial y de caudal para generar proyecciones de las afecciones que se producirán en el hábitat térmico y físico (hidráulico) de los diferentes estadios vitales de las truchas.

Como resultado de esta tesis, se describe la temperatura media diaria que define el nicho térmico realizado de la trucha común en ríos del centro peninsular, y se predicen reducciones de caudal de hasta el 49% y aumentos de temperatura fluvial de hasta 4°C. También se muestra cómo la sincronía de las reducciones de caudal y los aumentos de temperatura actuarán sinérgicamente afectando a los peces, y como la geología puede constituirse como un factor determinante de la respuesta de las poblaciones de trucha al cambio climático al influir en el régimen térmico de los ríos.

Como consecuencia de los cambios físicos en el medio, se producirá un cuello de botella del hábitat físico y térmico en verano que someterá a un fuerte estrés demográfico a las poblaciones de trucha. También se producirá otra reducción importante de aptitud del hábitat para las fases sésiles (huevos y larvas) al principio y al final de la estación reproductora, y aunque los tiempos de desarrollo embrionario y larvario se acortarán, no compensarán el acortamiento de la estación reproductora.

Como conclusión general, la combinación de factores pondrá contra las cuerdas la viabilidad de muchas poblaciones de trucha, si bien la forma y grado en que se producirán estas limitaciones serán muy particulares de las condiciones de cada río.

Metodológicamente, esta tesis realiza aportaciones en el terreno de la modelización y la resolución espacio-temporal de los modelos climáticos, térmicos y del caudal, lo que redonda

en la calidad de las predicciones de los efectos del cambio climático sobre el hábitat. Aproximaciones como éstas son útiles en la planificación de la prevención y mitigación de los efectos negativos del cambio climático al diferenciar los ríos y zonas sobre la base del nivel de riesgo previsto y la viabilidad de las poblaciones. En las líneas futuras de investigación se debe profundizar en los efectos sobre los parámetros demográficos y biológicos para refinar los modelos predictivos y de gestión, que son la herramienta necesaria para la anticipación a los problemas. Además, el seguimiento de los efectos del cambio climático ha de servir para corregir y refinar las deficiencias de las predicciones.

SUMMARY

Climate change is one of the most important global processes that the Biosphere is experiencing, and fish are not stranger to it. Coldwater fish and, particularly the Brown trout (*Salmo trutta*), are very sensitive to the predicted changes in temperature of rivers and streams. Fish are poikilotherms and their body temperature and physiological rates are dependent on the environmental temperature, as this is a key factor of their ecological niche.

This dissertation addresses the viability of the brown trout populations at the rear edge of its native distribution in the climate change scenario. To do this, realized thermal niche are determined, stream temperatures and flow are modelled, they have been related to each other and with basin lithology, and both thermal and physical habitat changes of the different life stages of brown trout are modelled.

One set of 14 mountain rivers and streams belonging different main basins are studied in Central Spain. Stream temperature modelling is made by improving the time resolution of O. Mohseni, H.G. Stefan and T.R. Eriksson model. It is modified with functions introducing the temperature drift and streamflow. Therefore, streamflow is modelled using machine learning techniques. Both models work at daily resolution. Thereafter, climate predictions built for RCP4.5 and RCP8.5 scenarios of the 5th Assessment Report of the IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) are applied to the stream and flow temperature models made in this thesis to generate projections of the conditions that will occur in the thermal and physical (hydraulic) habitat of the different trout life stages.

The threshold daily mean stream temperature defining the brown trout realized thermal niche is described in streams at Central Iberia, and streamflow reductions up to 49% and stream temperature increases up to 4°C are predicted. It is also shown how the synchronization of flow reductions and temperature increases will act synergistically affecting fish, and how geology can be a main factor in the response of trout populations to climate change by influencing the thermal regime of streams.

As a consequence of the physical changes in the environment, a bottleneck of the physical and thermal habitat will occur in summer, which will put trout populations in a hard demographic stress. There will also be another major reduction in habitat suitability for sessile stages (eggs and larvae) at the beginning and the end of the breeding season, and embryo and larval development times will be shortened but will not compensate the also shortened breeding season.

As a general conclusion, the factors combination will put the viability of many trout stocks on the ropes, although the form and extent of these limitations will be very specific to the conditions of each river.

Methodologically, this thesis makes contributions in the field of modelling and spatial-temporal resolution of the climatic, thermal and flow models, which results in the quality of the predictions of the effects of climate change on the fish habitat. Approaches as showed are useful in planning prevention and mitigation of the negative effects of climate change by differentiating rivers and zones based on the level of predicted risk and the viability of populations. Future

research should go in depth to the climate change effects on the demographic and biological parameters to refine the predictive and management models, which are the necessary tool for anticipation of problems. In addition, monitoring the effects of climate change must serve to correct and refine shortcomings of the predictions.

RESUMEN GRÁFICO / GRAPHICAL ABSTRACT

DEDICATORIA:

A Olga. Sin ella esta tesis no se estaría presentando. Ella ha sido mi aliento e inspiración desde el primer momento e hizo lo imposible para que pudiera dedicarme a sacarla adelante.

*A mi madre, que siempre ha estado para apoyarme en mis decisiones importantes.
Eso es ser madre y yo presumo de ella.*

AGRADECIMIENTOS

A mis directores de tesis, Diego y Carlos, que han sido mucho más que eso: son dos grandes amigos. Gracias por vuestro saber, dedicación, tiempo y ánimo.

A mis compañeros del Grupo de Investigación de Hidrobiología, esa familia que formamos en “nuestro” laboratorio: Dolores Bejarano “Loles”, Vanesa Fernández, Marta González del Tánago, Javier Gortázar “Fa”, Javier Herranz “Javichín”, Miguel Marchamalo, Judit Maroto, Demetrio Meza “Deme”, Claudia Ortiz, Gonzalo Rincón, Joaquín Solana, Óscar Velázquez, ... todos ellos me han servido en algún momento de ayuda ya sea en cuestiones técnicas o simplemente estando ahí, dando su apoyo y amistad todos los días.

A mis coautores de la Fundación para la Investigación del Clima: Javier Pórtoles, Jaime Ribalaygua y Robert Monjo, que hicieron el trabajo de reducción de escala climática; y a Rafael Muñoz-Mas y Paco Martínez-Capel, de la Universidad Politécnica de Valencia, por su inestimable trabajo en la modelización hidrológica.

A los revisores de mis artículos, que han contribuido a hacerlos mejores.

A mis amigos y colegas Ignacio Martín “Balboa”, José Ramón Molina “El Pintor”, Pablo Cobos... por su ayuda en los trabajos de campo. A Juan Diego Alcaraz por facilitarme datos de su tesis para poder utilizarlos en la mía. A Juan Vielva y Ángel Rubio, director y biólogo respectivamente del Centro de Investigación, Seguimiento y Evaluación del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama, por los datos de temperatura del río Lozoya. A Mariano Anchuelo, Jefe de la Sección de Caza y Pesca del Servicio Territorial de Medio Ambiente de Segovia (ahora jubilado) de la Junta de Castilla y León, la guardería forestal del Monte de Navafría y, en especial a Fabián Mateo, por su ayuda y por las ganas con que siempre la han prestado.

A mi suegra, Mari, por tantas cosas... y, especialmente, por las viandas con que nos ha regalado el paladar en nuestras salidas al campo. De solo pensar en el almuerzo, hay tortas en el laboratorio por acompañarme cada vez que voy a hacer trabajo de campo. Y mi suegro... qué decir de mi suegro... pues eso... ¡Gracias, Pepe!

A Olga, mi mujer. Por todo. Ha querido y ha sabido estar siempre, hasta en los peores momentos. Siempre a mi lado. Siempre dando más.

Y como no, a mis padres, Ángel y Pepita. Cuando era solo un mocoso y quería ser biólogo no sólo no ignoraron mi inquietud sino que me tomaron siempre muy en serio. Pocos padres aguantarían armarios llenos de bichos y órganos de animales en formol. Esos eran mis juguetes preferidos. Y nunca pararon de hacerme caso.

Esta tesis contó con apoyo financiero por parte del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente en forma de subvención de un proyecto conjunto con la Fundación para la Investigación del Clima. También se recibieron fondos de la Dirección General de Medio Ambiente de la Unión Europea (Proyecto DURERO C1.3913442). La Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio de la Junta de Castilla y León encargó y financió los muestreos ictiológicos de la cuenca del río Cega. Y, por supuesto, el Grupo de Investigación de Hidrobiología de la Universidad Politécnica de Madrid ha puesto los medios necesarios para el buen desarrollo de esta investigación y para costear la asistencia a congresos internacionales. Gracias a todos.

ÍNDICE

PRÓLOGO	i
RESUMEN	iii
SUMMARY	v
RESUMEN GRÁFICO / GRAPHICAL ABSTRACT	vii
AGRADECIMIENTOS.....	ix
ÍNDICE.....	xi
1 INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1 El nicho térmico de la trucha común	2
1.2 La distribución natural de la trucha común	4
1.3 El régimen térmico de ríos y arroyos	5
1.4 Los modelos de temperatura del agua fluvial	8
1.5 El cambio climático.....	9
1.6 Objetivos de esta tesis	11
2 EL NICHU TÉRMICO DE LA TRUCHA COMÚN Y EL CAMBIO CLIMÁTICO	15
2.1 INTRODUCCIÓN	15
2.2 MATERIAL Y MÉTODO	15
2.2.1 Zona de estudio.....	15
2.2.2 Recolección y verificación de datos	16
2.2.3 Modelización del cambio climático y reducción de la escala (downscaling)	17
2.2.4 Modelización de la temperatura fluvial	19
2.2.5 Determinación del umbral térmico.....	22
2.2.6 Otros rasgos del nicho ecológico.....	22
2.3 RESULTADOS	22
2.3.1 Presencia de truchas	22
2.3.2 Temperatura fluvial	23
2.3.3 Determinación de los umbrales térmicos	23
2.3.4 Otros rasgos del nicho ecológico.....	25
2.3.5 Cambio climático	25
2.4 DISCUSIÓN.....	27
2.4.1 Modelización de la temperatura fluvial	27
2.4.2 Umbrales térmicos y otros rasgos del nicho ecológico	27

2.4.3	Cambio climático	29
3	HÁBITATS MENGUANTES DEBIDO AL CAMBIO CLIMÁTICO: EFECTOS DEL CAUDAL Y LOS CAMBIOS DE TEMPERATURA EN LA RETAGUARDIA DE LA DISTRIBUCIÓN DE UN PEZ DE AGUA FRÍA	33
3.1	INTRODUCCIÓN	33
3.2	MATERIAL Y MÉTODO	33
3.2.1	Zona de estudio	34
3.2.2	Recolección de datos	36
3.2.3	Modelización del cambio climático y reducción de escala (downscaling)	36
3.2.4	Modelización hidrológica	38
3.2.5	Modelización de la temperatura fluvial	39
3.2.6	Cambios en el hábitat térmico	41
3.3	RESULTADOS	42
3.3.1	Cambio climático	42
3.3.2	Régimen hidrológico	43
3.3.3	Temperatura fluvial	47
3.3.4	Efecto del cambio climático sobre el hábitat de la trucha común	52
3.4	DISCUSIÓN	54
3.4.1	Cambio climático	54
3.4.2	Caudal	55
3.4.3	Temperatura fluvial	56
3.4.4	La distribución de la trucha común	59
4	PERSPECTIVAS SOBRE EL EFECTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN DIFERENTES FASES VITALES DE LA TRUCHA COMÚN	61
4.1	INTRODUCCIÓN	61
4.2	MATERIAL Y MÉTODO	62
4.2.1	Zona de estudio	62
4.2.2	Recolección de datos	63
4.2.3	Modelización del cambio climático y reducción de escala (downscaling)	64
4.2.4	Modelización hidrológica	64
4.2.5	Modelización de la temperatura fluvial	64
4.2.6	Umbrales térmicos	65
4.2.7	Duración del periodo de incubación	65
4.2.8	Modelización del hábitat físico	66
4.2.9	Umbrales de hábitat	67

4.3	RESULTADOS	67
4.3.1	Umbralés térmicos	68
4.3.2	Duración del periodo de incubación y emergencia.....	72
4.3.3	El hábitat ponderado útil	74
4.3.4	La anchura ponderada útil	76
4.3.5	Síntesis de resultados.....	78
4.4	DISCUSIÓN.....	81
5	DISCUSIÓN GENERAL.....	85
5.1	EL CAMBIO CLIMÁTICO: LA TEMPERATURA Y EL CAUDAL DE LOS RÍOS	85
5.2	EFFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA DISTRIBUCIÓN NATURAL DE LA TRUCHA COMÚN	85
5.3	CICLO BIOLÓGICO	87
5.4	CAPACIDAD DE ADAPTACIÓN.....	88
6	CONCLUSIONES	91
	REFERENCIAS.....	93
	ANEJO I: Determinación de la unidad y la escala de tiempo apropiada para estudiar los umbrales.....	115
I.1	Objetivos	115
I.2	Metodología	115
I.3	Resultados y Discusión	115
I.4	Conclusiones.....	116
	ANEJO II	117
	ANEJO III	125
	ANEJO IV.....	139

1 INTRODUCCIÓN GENERAL

La temperatura del agua es un factor clave en los procesos físicos, químicos y biológicos en ríos y arroyos (Caissie 2006, Webb *et al.* 2008) y, en consecuencia, ejerce una gran influencia sobre el éxito biológico de los peces y otros organismos acuáticos (Wootton 1990, Jobling 1995, Nukazawa *et al.* 2011). La temperatura es uno de los principales rasgos del nicho ecológico de las especies poiquilothermas (*e.g.*, Angilletta 2009, Finstad *et al.* 2011, Magnuson y Destasio 1997, Santiago *et al.* 2016, Wehrly *et al.* 2003): la temperatura del agua, más allá de ser un mero condicionante fisiológico, es una característica del hábitat, un eje del nicho multidimensional que ocupa una especie en alguna o en todas las fases de su desarrollo (Magnuson *et al.* 1979). La temperatura es clave en el balance energético de los peces, afectando a la tasa de ingesta de alimento, la tasa metabólica y el rendimiento del crecimiento (Forseth y Jonsson 1994, Elliott *et al.* 1995, Elliott y Hurley 1999, 2001, Elliott y Allonby 2013, Forseth *et al.* 2009). La temperatura está también implicada en otras muchas funciones tales como el metabolismo de las proteínas (McCarthy y Houlihan 1997), la osmorregulación (McCormick *et al.* 1997), la maduración reproductiva y la función sanguínea (Jeffries *et al.* 2012), el ciclo reproductivo (Warren *et al.* 2012), la gametogénesis (Lahnsteiner y Leitner 2013), la función cardíaca (Vornanen *et al.* 2014), la expresión génica (Meshcheryakova *et al.* 2016, White *et al.* 2012), la susceptibilidad a los contaminantes (Reid *et al.* 1997), las relaciones ecológicas (Fey y Herren 2014, Hein *et al.* 2013), el comportamiento de los peces (Colchen *et al.* 2016) e incluso su “personalidad” (Frost *et al.* 2013).

Por otra parte, existen evidencias sustanciales en relación con el efecto de la cantidad de agua sobre la disponibilidad de hábitat físico en las especies y comunidades de aguas corrientes. (*e.g.*, Armstrong *et al.* 2003, Belmar *et al.* 2013, Gillette *et al.* 2006, Rolls *et al.* 2013). La cantidad de agua también influye en aspectos puramente biológicos tales como el dimorfismo sexual (tamaño del río, en Jonsson y Jonsson 2015) y el crecimiento (profundidad, en Harvey and Stewart 1991).

Los patrones naturales de la temperatura de agua y el caudal están profundamente ligados a las variables climáticas. La temperatura fluvial está fuertemente correlacionada con la temperatura del aire (Bogan *et al.* 2003, Caissie 2006, Edinger *et al.* 1968, Mohseni y Stefan 1999, Webb *et al.* 2008), mientras el caudal tiene una compleja relación con la precipitación (Gordon *et al.* 2004, McCuen 1998). Además, la temperatura influye en el tipo de precipitación (lluvia o nieve) y en el momento del deshielo, y por otra parte, la descarga fluvial es también un factor explicativo principal de la temperatura del agua en algunos sistemas fluviales (Hague y Patterson 2014, Neumann *et al.* 2003, Toffolon y Piccolroaz 2015, van Vliet *et al.* 2011).

El borde de retaguardia de la distribución (*sensu* Hampe y Petit 2005) de una especie de agua fría es especialmente sensible a los cambios de temperatura además de a las reducciones en el volumen habitable disponible (*i.e.*, caudal). El impacto de la temperatura del agua en la distribución de los salmónidos está bien documentado (*e.g.*, Beer y Anderson 2013, Eby *et al.* 2014, Ruesch *et al.* 2012, Santiago *et al.* 2016); sin embargo, los efectos combinados del aumento de la temperatura y la reducción del caudal aún permanecen relativamente faltos de análisis, con algunas excepciones (*e.g.*, Jonsson y Jonsson 2009, Patterson y Hague 2007, Wenger *et al.* 2011, Muñoz-Mas *et al.* 2016). Jonsson y Jonsson (2009) predijeron que los efectos

esperados del cambio climático en la temperatura del agua y el caudal tendrán implicaciones en la migración, la ontogenia, el crecimiento y los rasgos de los ciclos biológicos del salmón atlántico (*Salmo salar*) y de la trucha común (*Salmo trutta*). Por lo tanto, la investigación de estas variables del hábitat en el contexto de distintos escenarios climáticos debería ayudar a los científicos a evaluar la magnitud de estos cambios sobre el espacio disponible y el ciclo biológico.

1.1 El nicho térmico de la trucha común

En el nicho ecológico se pueden distinguir dos niveles: el nicho fundamental y el nicho realizado. El nicho fundamental es el espacio multidimensional de condiciones ambientales ideales en que una especie es viable (Hutchinson 1957, Spotila *et al.* 1989), y el nicho realizado es el espacio, más reducido, delimitado por la influencia que ejerce la presencia de otras especies sobre el nicho fundamental (Raven *et al.* 2010).

Magnuson y Destasio (1997) definieron el nicho térmico como la temperatura preferida y el intervalo en que el pez gasta la totalidad de su tiempo. Este concepto parece aproximarse al de nicho realizado más que al más amplio concepto de nicho térmico fundamental, y éste último se ajusta mejor al concepto de nicho térmico fisiológico, que es la zona de eficiencia térmica fisiológica en que las truchas tienen un crecimiento somático positivo (3,6°C-19,5°C en Elliott *et al.* 1995, c. 5°C-23,0°C en Forseth *et al.* 2009). El espacio de eficiencia térmica fisiológica es una propiedad de cada especie que puede ser limitada por la acción de otros condicionantes. Por ejemplo, dependiendo de la disponibilidad de alimento, para un espacio de eficiencia térmica dado, los peces podrían perder eficiencia de crecimiento o supervivencia a temperaturas extremas (Figura 1-1).

Figura 1-1. Tasa de crecimiento (G_w) como función de la temperatura del agua. El nicho fisiológico está asociado al espacio de eficiencia térmica en condiciones ideales. El nicho realizado es la respuesta observada en estado salvaje cuando queda expuesta a otro tipo de condicionantes. (modificado de Santiago 2017)

Todo lo anterior implica que el rango térmico al que las truchas podrán existir será igual o más estrecho que el esperado si los peces utilizaran todo el rango de temperaturas en el que es posible sobrevivir. Esto nos permite deducir que otros condicionantes ambientales concomitantes a la temperatura están trabajando junto a ésta para limitar la capacidad de las truchas para ocupar todo el hábitat (Armstrong *et al.* 2003, Ayllón *et al.* 2013). A veces otras características químicas (calidad del agua), físicas (sustrato) y biológicas (comunidad) pueden ser determinantes de los límites de la distribución de la trucha común, aun cuando la temperatura sea adecuada (Power 1997, Tokeshi 1993).

El rango de temperaturas es más amplio para el nicho fisiológico que para el realizado. Esto se debe a que el rendimiento fisiológico no es suficiente para contrarrestar la competencia con otras especies simpátricas, o las zonas límite no son adecuadas debido a la combinación con otros factores físicos. Si las truchas no son competitivas, habrá una zona de amortiguación en que la especie podrá vivir pero sólo si las especies dominantes en esas condiciones están ausentes. Es posible detectar la temperatura máxima a que la trucha puede mantener poblaciones viables sin ser excluida por competencia de otras especies de la comunidad fluvial. Finstad *et al.* (2011) vieron que la trucha común y la trucha ártica (*Salvelinus alpinus*), que comparten nicho espacial y trófico, coexisten o se excluyen en función de la productividad y la temperatura. La temperatura y la competencia también actúan juntas en otras especies de peces (McMahon *et al.* 2007) y grupos de animales ectotermos (DeBach y Sisojević 1960, Barata *et al.* 1996, Buckley y Roughgarden 2006) determinando su área de distribución.

Se ha dicho que la fisiología está controlada en primer término por la temperatura, como ocurre con la gametogénesis, por ejemplo. Lahnsteiner (2012) vio que la motilidad espermática de la trucha común era baja entre 9°C y 15°C, y máxima entre 3°C y 7°C. La maduración del material genético en machos y hembras apunta a su óptimo alrededor de los 7°C, independientemente de la termoestabilidad (Lahnsteiner y Leitner 2013).

Diferentes estadios de desarrollo muestran diferente tolerancia térmica en la trucha común. Los huevos pueden sobrevivir en el rango de 0°C a 13°C (Elliott y Elliott 2010) pero entre 0°C y 1°C se detiene el desarrollo (Maddock 1974) mientras que otros autores establecen el límite inferior del desarrollo de los embriones en los 4°C, con una baja supervivencia a los 2°C (Stonecipher *et al.* 1994). Réalis-Doyelle *et al.* (2016) encontraron la máxima supervivencia y las mínimas malformaciones de embriones y larvas en el rango de 4 a 6°C, cambiando drásticamente la tendencia por encima de los 10°C. A los 12°C la supervivencia apenas alcanza el 1%. Otros autores (Jungwirth y Winkler 1984, Humpesch 1985, Ojanguren y Braña 2003) sitúan la máxima supervivencia de los embriones en el rango de los 7°C a 10°C. Además, Lahnsteiner (2012) vio que los estadios tardíos de desarrollo son menos sensibles a la temperatura que los estadios tempranos.

La tolerancia térmica de los alevines es mayor que la de estadios previos. De este modo, las temperaturas letales críticas (ULT, de las siglas en inglés de *ultimate lethal temperature*) son 0°C y 22-24°C, y la letalidad incipiente (ILT, *incipient lethal temperature*) aparece a 0°C y 20-22°C (Elliott y Elliott 2010). ULT de los alevines y juveniles de trucha son -0,8°C y 26-30°C, ILT 0-0,7 y 22-25°C (Ojanguren *et al.* 2001), y la alimentación se realiza entre 0,4-4°C y 19-26°C (Elliott *et al.*

1995, Ojanguren *et al.* 2001, Forseth *et al.* 2009) pero la eficiencia fisiológica (que establece los límites de crecimiento) puede ser más estrecha.

En trabajos realizados en laboratorio, truchas que fueron alimentadas con invertebrados presentaron crecimiento entre 2,9-3,6°C y 18,2-19,5°C (óptimo 13,1-14,1°C) (Elliott *et al.* 1995, Elliott y Hurley 1999, Elliott y Hurley 2000a), alimentadas con peces desde 2,0°C a 19,5°C (óptimo 16,6-17,4°C) (Forseth y Jonsson 1994, Elliott y Hurley 2000a, b), y con alimento extrudido desde 1,2-6,1°C a 19,4-26,8°C (óptimo 11,6-19,1°C) (Grande y Andersen 1991, Forseth *et al.* 2009).

El concepto de grados-día es utilizado en ictiología para representar el total de la energía térmica necesaria para completar un proceso. La duración de un proceso biológico (*e.g.*, la incubación) puede expresarse como la suma de la temperatura media diaria (°C) del periodo de tiempo necesario (días) para terminar el proceso. El desarrollo embrionario en la trucha común necesita entre 195-220 grados-día hasta la primera pigmentación de los ojos (Gjerdem y Gunnes 1978, Grande y Andersen 1990). Desde la fecundación a la eclosión son necesarios 444 grados-día, y 222 grados-día adicionales para la emergencia (la absorción completa del saco vitelino). No obstante, los grados-día necesarios para el desarrollo embrionario aumentan con la temperatura (Grande y Andersen, 1990) y, como ya se ha visto, el intervalo en que la temperatura puede variar es determinado por la tolerancia térmica del organismo. Elliott y Hurley (1998) modelizaron el tiempo necesario para la eclosión en función de la temperatura:

$$H_{50} = f_H(T) = C_{H_{50}} \cdot \left(\frac{T_1 - T}{T - T_0} \right)$$

donde H_{50} es el tiempo que debe transcurrir entre la fecundación y la eclosión del 50% de los huevos, T_0 y T_1 las temperaturas límite inferior y superior que permiten la eclosión, y $C_{H_{50}}$ es un coeficiente que representa a H_{50} a una temperatura constante $(T_1 + T_0)/2$.

Del mismo modo, el intervalo entre la eclosión y la emergencia del 50% de los alevines (A_i) puede escribirse:

$$A_{50} = C_{A_{50}} \cdot \left(\frac{T_1 - T}{T - T_0} \right)$$

siendo $C_{A_{50}}$ análogo a $C_{H_{50}}$ para el tiempo entre la eclosión y la emergencia.

1.2 La distribución natural de la trucha común

Son varias las características de la trucha común que pueden explicar su rango natural de distribución y, entre ellas, quizás deba destacarse la plasticidad de su ciclo biológico (en particular, la anadromía facultativa), que la ha permitido colonizar nuevas zonas de

reproducción siguiendo las líneas de costa. Otra característica que marca su distribución es su alto metabolismo, que le hace poco tolerante a las aguas poco oxigenadas (Santiago 2017) y define una dieta depredadora altamente energética. Este alto metabolismo estaría ligado a la litofilia ya que en los medios en que predominan los sustratos gruesos hay una mejor circulación del agua intersticial que favorece, junto con la baja temperatura, una adecuada oxigenación de los frezaderos y el desarrollo de sus presas (Armstrong *et al.* 2003). Por otra parte, la gran plasticidad fenotípica de la trucha común también se refleja en su alto grado de diversificación, que ha dado lugar a la descripción de multitud de especies en el borde de su distribución natural, atendiendo a los cambios ambientales ocurridos a largo plazo que han ido aislando poblaciones (véase Kottelat y Freyhoff 2007 para una descripción de las diversas especies del género *Salmo* descritas en Europa).

La trucha común es una especie que se ha extendido ampliamente fuera de su área de distribución natural gracias a la acción del hombre, ocupando aguas frías en Asia, África, Australasia, las Américas e incluso en islas Sub-Antárticas (McIntosh *et al.* 2012).

El área natural de distribución de la trucha común se extiende por el Oeste Paleártico, desde Islandia y la Península Ibérica hasta los Urales (Rusia), y desde la vertiente Norte del Mediterráneo hasta el extremo ártico europeo (Kottelat y Freyhoff 2007). La taxonomía de la especie ha provocado, y sigue provocando, discusión sobre el estatus de varias especies de nueva descripción con distribución muy restringida a lo largo del límite meridional del rango natural de la trucha común. Esta controversia es debida a la alta variación fenotípica, que contrasta con una escasa diferenciación genotípica entre poblaciones (Doadrio *et al.* 2015). No obstante, los más recientes estudios de sistemática, que tienden a integrar ambos enfoques, vendrían a apoyar la existencia de un proceso de especiación en la retaguardia de su distribución como consecuencia de la presión ambiental a que se ven sometidas las poblaciones en esta parte de su rango distributivo. Por el contrario, esta especie de agua fría debió experimentar un momento de expansión hacia el sur durante las últimas glaciaciones (Bernatchez 2001). Es importante hacer notar que las poblaciones marginales, que se encuentran habitualmente en condiciones ecológicas subóptimas, están más sometidas a la deriva genética y a procesos de selección que las diferencian y hacen peores competidoras en las condiciones óptimas o típicas de la especie (Hampe y Petit 2005, Hoffmann y Blows 1994). De este modo, en la periferia del área de distribución se suele encontrar una importante diversidad genética muy valiosa para generar posibles adaptaciones a esas condiciones subóptimas.

En la actualidad, el cambio climático antrópico, por medio del aumento de temperaturas y la alteración de los balances hídricos, está ocasionando cambios en el medio que, de mantenerse, pueden hacer variar la distribución de la trucha, y ésta es una preocupación creciente tanto por sus implicaciones naturales como sociales.

1.3 El régimen térmico de ríos y arroyos

El flujo de energía en la interfase aire/agua es uno de los factores más importantes que determinan la temperatura de la superficie de una masa de agua (Edinger *et al.* 1968). Este flujo de energía es debido a la radiación neta de onda corta (radiación solar) –el componente dominante–, la radiación neta de onda larga, la evaporación, y la convección –frecuentemente inapreciable– (Caissie 2006). Así, la temperatura de un río puede explicarse porque la radiación

calienta el agua y su entorno inmediato (lecho fluvial y aire) estableciéndose una estrecha relación entre la temperatura del aire y del agua (Mohseni y Stefan, 1999). Se ha comprobado empíricamente que la temperatura del aire puede explicar con precisión la variabilidad de la temperatura de un río o arroyo (86-96%) (Crisp y Howson 1982). Otros factores importantes se pueden agrupar en: la topografía, el caudal circulante y las características del lecho fluvial (Caissie 2006). Así mismo, en las zonas de cabecera con descargas subterráneas, la temperatura del agua de un río guarda una estrecha relación con la temperatura del agua del acuífero que lo alimenta (O'Driscoll y DeWalle 2006).

La temperatura del agua no es constante y experimenta variaciones a escala diaria y anual (Figuras 1-2 y 1-3). En condiciones de estabilidad atmosférica, las fluctuaciones diarias suelen tener su mínimo alrededor del amanecer, y el máximo a media tarde. En los tramos fríos de cabecera, las variaciones diarias son generalmente pequeñas, incrementándose a medida que el río va haciéndose más grande y menos dominado por las descargas subterráneas y más por las condiciones meteorológicas (Caissie 2006). Las temperaturas del aire y del agua oscilan en paralelo aunque las fluctuaciones del agua presentan un retardo respecto de las fluctuaciones de la temperatura del aire (Stefan y Preud'Homme 1993, Matuszek y Shuter 1996, Stoneman y Jones 1996, Mohseni *et al.* 1998). La masa de agua también influye sobre su propia estabilidad térmica, ya que la capacidad térmica es función del calor específico y la masa (Stelczer 1987). Esto significa que una masa de agua mayor (un río, un lago mayor) es más termoestable que otra menor. Por debajo de 30°C (temperatura aproximada a la que el calor específico es mínimo), a menor temperatura, mayor calor específico y, consecuentemente, a igual masa, mayor capacidad térmica. Lógicamente, estos efectos están a su vez bajo la influencia de la relación de aumento de superficie expuesta a la atmósfera en relación al aumento de masa (Stefan y Preud'Homme 1993).

En cuanto a las variaciones estacionales, los ríos son generalmente enfriados en verano y calentados en invierno a través de los flujos del lecho fluvial (Caissie y Giberson 2003). Los flujos de calor a través del lecho pueden ser especialmente importantes en otoño debido a un significativo gradiente térmico resultante del calor residual del verano acumulado en el terreno (Alexander *et al.* 2003). El flujo de calor a través del lecho fluvial es principalmente función del calentamiento geotérmico producido por conducción y la transferencia de calor advectivo por la contribución del agua subterránea y el intercambio hiporreico (Lapham 1989). Su importancia es relativa contra el efecto del intercambio con el aire (Evans *et al.* 1998), pero puede ser muy significativa para explicar la reducción del rango de variación de la temperatura de un río frente a lo esperado por la sola acción de los principales factores mencionados anteriormente (especialmente la radiación). Salvo que exista influencia geotérmica, la temperatura media del agua subterránea suele encontrarse alrededor de $\pm 1^\circ\text{C}$ la temperatura media anual del aire (Allan 1995).

En condiciones naturales, la temperatura de las aguas corrientes en la zona templada de la Tierra normalmente varía entre 0°C y 25°C , llegando a los 30°C en ríos tropicales (Lewis 2008), y pudiendo rozar los 40°C en ríos de zonas desérticas cálidas (Matthews y Zimmerman, 1990). Temperaturas por encima de estos valores solo se dan de modo natural en aguas volcánicas y manantiales calientes (Meybeck *et al.* 1996).

Figura 1-2. Oscilación diaria de la temperatura del agua (abril-1997 a julio-1999) alrededor del valor medio diario en el río Gallo (Alto Tajo) en la estación de aforo de Ventosa. Temperatura registrada cada 2 horas. Las mayores variaciones diarias de temperaturas se producen al final de la primavera y principio del verano (alrededor del solsticio de verano), y las mínimas al final del otoño y principio del invierno (alrededor del solsticio de invierno), cuando la incidencia de la radiación solar son máxima y mínima, respectivamente. (Datos propios)

Figura 1-3. Temperatura media diaria del agua (Ts) y temperatura del aire (Ta) en una estación meteorológica próxima a un río de montaña en el centro de la P.I. (latitud 41°N) (abril-1997 a marzo-1999). El régimen térmico del río Cabrillas está muy influido por las descargas subterráneas, que suavizan las oscilaciones de temperatura. (Datos propios excepto la temperatura del aire [Agencia Estatal de Meteorología, AEMET]).

1.4 Los modelos de temperatura del agua fluvial

Los modelos pueden ser clasificados en dos grandes grupos: *deterministas* y *estocásticos*. Los modelos deterministas también se denominan modelos mecanicistas. Un ejemplo de este tipo son los modelos de “balance energético” que explican el comportamiento de la temperatura del agua a partir de los valores registrados de ciertas variables físicas que definen el proceso (e.g., [Theurer et al. 1984](#)). En estos modelos, las mismas entradas producirán invariablemente las mismas salidas, no contemplándose la existencia del azar ni de incertidumbre, ni en las variables del proceso ni en el registro de los datos. Se asume una relación causa-efecto unívoca y exacta. Sus mayores atractivos son la “supuesta” precisión y su sencillez metodológica para reflejar causalidad.

Por otra parte, los modelos estocásticos o probabilísticos se pueden diferenciar en estocásticos puros (por similitud a funciones de distribución predefinidas) y aditivos (por relación directa –regresiva- con otras variables). Un modelo es estocástico cuando al menos una variable del mismo es tomada como un dato y las relaciones entre variables se toman por medio de funciones probabilísticas. En estadística, y específicamente en la teoría de la probabilidad, un proceso estocástico es un concepto matemático que sirve para caracterizar una sucesión de variables aleatorias (estocásticas) que evolucionan en función de otra variable, generalmente el tiempo. Cada una de las variables aleatorias del proceso tiene su propia función de distribución de probabilidad y, entre ellas, pueden estar correlacionadas o no.

El refinamiento de los modelos estocásticos, gracias a la gran capacidad computacional que aporta la tecnología actual, ha dado lugar a los modelos de aprendizaje automático (*machine learning*) ([Hsieh 2009](#)) en sus diferentes versiones (Redes Neuronales, Árboles de Regresión, *Random Forest*...). En otro flanco, los modelos geoestadísticos ([Cressie 1993](#)) han aportado complejas técnicas de asignación y ponderación de errores que son de uso generalizado en análisis geográfico y que cada vez son más frecuentemente aplicadas en la modelización fluvial ([Ruesch et al. 2011](#)). Por otra parte, la gran variedad de modelos y procesos concomitantes en la red fluvial ha hecho que aparezcan modelos conjuntos que funden información de distintas procedencias mediante el paradigma bayesiano. La comentada creciente capacidad de los ordenadores ha facilitado la aplicación de la probabilidad bayesiana a sistemas complejos como los son los sistemas fluviales ([Wagner et al. 2017](#)).

El atractivo de los modelos estocásticos frente a los determinísticos radica en que con los primeros se eliminan muchas variables, por otra parte de frecuente difícil obtención (e.g., radiación solar incidente, intercambio convectivo de calor con el aire...) dentro de la componente estocástica. No obstante, aunque los modelos estocásticos se muevan dentro de la más escrupulosa ortodoxia estadística, pueden resultar rígidos al hacer extrapolaciones a largo plazo, en un entorno como el del cambio climático. La fijeza del patrón subyacente (el componente “a largo plazo”) puede ser más rígida que si se le otorga más peso a la relación con la temperatura del aire. Evidentemente, cualquier modelo estocástico va a estar condicionado por los datos de que se obtienen y que reflejan la relación existente en el momento de las mediciones.

Entre los modelos estocásticos aditivos de temperatura fluvial destaca el de Mohseni *et al.* (1998): este modelo combina la componente estocástica con una componente fija no lineal

de fácil interpretación física y cómoda “granulación” temporal. La modelización de Mohseni *et al.* (1998) ha mostrado una versátil escalabilidad temporal: análisis estacional, mensual, semanal, diario y horario, contrariamente al análisis temporal clásico en el espacio de la frecuencia mediante series trigonométricas, donde la separación en componentes temporales es muy artificiosa y dependiente del día juliano.

Se ha visto en el apartado anterior que existe una fuerte correlación entre la temperatura del aire y la de los ríos. Esto, unido a la abundante información disponible espacial y temporalmente de la temperatura del aire, hace a esta variable muy atractiva para la modelización y para así poder reproducir la evolución pasada de la temperatura del agua y hacer inferencias sobre el futuro de la misma al amparo de los modelos climáticos.

La relación entre la temperatura del aire y la del agua no es necesariamente lineal, mostrándose con modelos de regresión logística un mejor ajuste de los datos e incluso una significación física de los parámetros de cálculo (Mohseni *et al.* 1998). A temperaturas elevadas se produce un enfriamiento por evaporación, mientras que a temperaturas bajas se encuentra una asíntota en la temperatura de congelación (0°C), con frecuencia modificada por la acción de las aportaciones subterráneas (Mohseni y Stefan 1999).

En cuanto a los cambios de temperatura, se requiere menos energía para calentar agua ya caliente que fría y, de modo equivalente, hay que perder menos energía al enfriar agua ya fría que caliente. Si la velocidad a que se gana o pierde energía está limitada por la fuente (principalmente radiación solar), a medida que sea mayor la pérdida o ganancia de energía requerida, mayor será el tiempo que se tarde en alcanzar el equilibrio entre la temperatura del aire y del agua. El agua tiene una alta capacidad térmica, lo que quiere decir que puede absorber una gran cantidad de calor antes de que se produzca un incremento sustancial de temperatura. Así, la capacidad térmica es función de la masa y del calor específico, que es la cantidad de calor necesario para aumentar 1°C la temperatura de 1 g de sustancia (agua, en este caso). El calor específico del agua y su conductividad térmica varían dentro de un margen muy estrecho de valores dentro del espectro de temperaturas del agua líquida, que oscila en el caso del calor específico entre 4,206 y 4,183 kJ/kg·K (Stelczer 1987) y en el de la conductividad térmica entre 0,56 y 0,63 W/m·K (Ramires *et al.* 1995) (en el rango 273-315 K). Es decir, mientras el calor específico es algo mayor a temperaturas bajas (más resistencia a cambiar), la conductividad es menor a esas temperaturas: el agua con mayor calor específico se resiste más a cambiar su estado térmico que la que tiene más temperatura, registrando el mínimo calor específico alrededor de los 30°C (4,176 kJ/kg·K).

Resumiendo, se ha visto que, gracias a su fuerte correlación, las variaciones de temperatura de un río pueden ser explicadas en gran medida a través las variaciones de la temperatura del aire, y que la respuesta de la temperatura del agua a los cambios de energía calorífica estará bajo la influencia de la temperatura previa y de la masa de agua (caudal circulante). De esta manera, si se hace adecuadamente, incluir estas variables en la modelización puede rendir resultados muy precisos.

1.5 El cambio climático

La temperatura del aire mostró en todo el mundo una tendencia ascendente durante el pasado siglo, siendo más pronunciada desde principio de los años setenta (Brunet *et al.* 2007, IPCC

2013). El 5º Informe de Evaluación (*Assessment Report –AR–*) del IPCC (IPCC 2013) predice que los aumentos generalizados de temperatura del aire continuarán durante el siglo XXI, y éstos incluirán las áreas de distribución natural de la trucha común en el Oeste Paleártico. Las predicciones para fin de siglo en el área mediterránea y la mayor parte de Europa, muestran incrementos de la temperatura del aire de 4,5°C (hasta 6,0°C en verano) en el peor de los escenarios (RCP 8.5 [IPCC 2013]) y una reducción media de la precipitación de alrededor del 19% (24% en verano). El aumento de la temperatura media anual del aire desde Polonia hacia el Este y el Norte se predice que sea alrededor de los 6,0°C, y 2,5°C en la fachada Atlántica de Europa. Durante el verano el incremento será menos acusado en el Centro y Este de Europa (3,5°C) y más en el área Atlántica (4,5°C). Los cambios en la precipitación anual se harán progresivamente mayores desde el área Mediterránea hacia el Norte, sin que se prevean cambios significativos en latitudes medias de Europa Central, pero aumentando alrededor del 15% en el área Báltica y del 25% en el Ártico Escandinavo. Van Vliet *et al.* (2013), utilizando el escenario SRES A2 del 4º Informe de Evaluación (AR) del IPCC (Nakicenovic *et al.* 2000, IPCC 2007), predicen que este incremento afectará a la temperatura de los ríos produciendo un aumento de más de 2,5°C en el Sur de Europa, en el rango de 2,0-2,5°C en Europa Central y Sudeste de la Península Escandinava, y entre 1,0°C y 2,0°C en las Islas Británicas y el resto (la mayor parte) de la Península Escandinava.

Como consecuencia de los cambios descritos, los ecosistemas acuáticos ya han sufrido alteraciones de la temperatura del agua a nivel planetario (*e.g.*, Chessman 2009 –Australia-, Kaushal *et al.* 2010 –Norte América-, Orr *et al.* 2015 –Europa-, Chen *et al.* 2016 –Asia-). El calentamiento del agua se verá acentuado por la reducción de caudal en muchos ríos, como ha sido mostrado por varios autores (Moatar y Gailhard 2006, Pekarova *et al.* 2008). Los ríos con caudal base bajo son más sensibles al calentamiento (Carlson *et al.* 2015). Aunque no se espera que aumenten las sequías en un futuro próximo en el área Mediterránea (IPCC 2013), el incremento de la temperatura del aire podría producir un aumento de la evapotranspiración y una reducción del agua disponible en ríos y arroyos. Consecuentemente, el cambio climático incrementará las afecciones a los ecosistemas acuáticos (Webb 1996, Wade 2006, Webb y Nobilis 2007, Woodward *et al.* 2010, Arismendi *et al.* 2012) y a la disponibilidad de hábitat para muchas especies de peces debido al aumento de la temperatura y a la reducción de caudal circulante (Hughes 2000, Parmesan 2006). Van Vliet *et al.* (2013) predicen reducciones del caudal medio en el rango del 25-50% en latitudes del Sur y Centro de Europa (en la parte superior del rango en el Sur, y en la parte inferior del rango en latitudes del Centro, incluidas las Islas Británicas), e incrementos entre el 0% y 25% en la Península Escandinava, que podría incrementarse hasta el 50% en el interior. No obstante, no debe olvidarse que los escenarios climáticos utilizados por van Vliet *et al.* (2013) son más benignos que los más recientes del 5º Informe de Evaluación del IPCC (2013). Estas alteraciones pueden afectar especialmente a los peces de agua fría, que han demostrado ser muy sensibles al calentamiento climático (Williams *et al.* 2015). Por ejemplo, entre los salmónidos, DeWeber y Wagner (2015) encontraron que la temperatura era el determinante más importante de la probabilidad de ocurrencia de la trucha de arroyo (*Salvelinus fontinalis*).

Por otra parte, además de la reducción en la cantidad de agua circulante por los ríos, hay que tener en cuenta el uso consuntivo de agua debido al desarrollo de actividades como la agricultura que, paradójicamente, muestra una tendencia creciente que se reflejará en el

incremento del déficit hídrico en la zona Mediterránea (Iglesias *et al.* 2007) a menos que se adopten medidas técnicas y políticas de adaptación (Iglesias *et al.* 2011).

Como conclusión provisional, ante todos estos indicios y predicciones regionales cabe apuntar a que las poblaciones de trucha común se pueden ver sometidas a condiciones límite de hábitat térmico y físico (hidráulico) durante el presente siglo en la retaguardia de su área de distribución natural, y que esta circunstancia puede originar cambios en sus patrones geográficos de distribución. Esta hipótesis es puesta a prueba en este trabajo.

1.6 Objetivos de esta tesis

En esta tesis doctoral se ha definido un objetivo principal que queda claramente reflejado en su título:

Objetivo principal

Evaluar la viabilidad de las poblaciones de trucha común del centro de la Península Ibérica frente al cambio climático.

Para alcanzar este objetivo general me he fijado una serie de objetivos específicos:

Objetivos específicos: Nº1

Definir el nicho térmico de la trucha (Capítulo 2).

Objetivos específicos: Nº2

Predecir cómo va a afectar el cambio climático al hábitat térmico de dos poblaciones vecinas de trucha en el centro de la Península Ibérica a lo largo del siglo XXI (Capítulo 2).

Objetivos específicos: Nº3

Cuantificar el efecto del caudal sobre la temperatura fluvial (Capítulo 3).

Objetivos específicos: Nº4

Evaluar el efecto de la geología sobre la temperatura fluvial (Capítulo 3).

Objetivos específicos: Nº5

Predecir los cambios en caudal y temperatura en los ríos trucheros del centro de la Península Ibérica durante el siglo XXI (Capítulo 3).

Objetivos específicos: Nº6

Predecir, en los diferentes estadios de desarrollo de la trucha común, los cambios del hábitat físico y térmico por causa del cambio climático a lo largo del siglo XXI (Capítulo 4).

Objetivos específicos: Nº7

Identificar las fases de desarrollo y momentos limitantes en el ciclo vital de la trucha común en escenarios de cambio climático (Capítulo 4).

Objetivos específicos: Nº8

Predecir como afectará el cambio térmico a la duración del desarrollo embrionario y larvario (Capítulo 4).

2 EL NICHU TÉRMICO DE LA TRUCHA COMÚN Y EL CAMBIO CLIMÁTICO

2.1 INTRODUCCIÓN

El propósito de este capítulo es describir cuantitativamente la influencia de la temperatura sobre la distribución de la trucha a lo largo de dos ríos del centro de la Península Ibérica y determinar cómo es afectada por el cambio climático. Para este propósito, se determinó empíricamente el umbral de temperatura que caracteriza los límites de distribución de la trucha en el área de estudio. Previamente se seleccionó el mejor predictor entre diferentes expresiones de la temperatura, a saber: la temperatura media diaria de siete días consecutivos (estudiada como serie, no como promedio), la media móvil semanal de la temperatura media diaria, la temperatura máxima diaria de siete días consecutivos y la media móvil semanal de la temperatura máxima diaria. A continuación, se adoptó el mejor indicador para generar proyecciones basadas en los más recientes escenarios de cambio climático (Taylor *et al.* 2009, adoptados por IPCC 2013). En este estudio, los Modelos de Clima Global (Global Climate Models), que tienen una resolución muy gruesa, fueron transformados a una escala local empleando un método estadístico de reducción de escala. Se modelizó la temperatura del agua a todo lo largo del río con una resolución diaria y, a continuación, se simuló el cambio en el hábitat. La metodología empleada minimiza los pasos necesarios para alcanzar los objetivos y con ello reduce la incertidumbre estadística.

2.2 MATERIAL Y MÉTODO

2.2.1 Zona de estudio

El trabajo de campo se realizó en los ríos Cega y Pirón (provincia de Segovia, coordenadas aproximadas de la cabecera de la cuenca: 40°59'N; 3°50'W), afluentes del río Duero de 135 km y 92 km de longitud, respectivamente. El Pirón es, a su vez, el principal afluente del río Cega. Solo existe una gran presa ubicada en la cabecera del río Pirón (embalse de Torrecaballeros, capacidad: 0,324 hm³; máxima profundidad: 26 m; altitud: 1.390 m sobre el nivel del mar, m s.n.m. en adelante), y no hay embalses en el Cega que alteren de modo significativo el régimen de caudales. La geología granítica meta-detritica domina la cabecera de la cuenca. Existe un cinturón kárstico en la zona de piedemonte que da paso a extensas llanuras arenosas de origen detritico-terciario con importantes depósitos aluviales detritico-cuaternarios.

Para caracterizar el régimen hidrológico se emplearon datos de las estaciones de aforo 2016 y 2714 (códigos de la red foronómica oficial; a 938 m s.n.m. y 838 m s.n.m., respectivamente) en el río Cega, y 2057 (869 m s.n.m.) en el río Pirón. El deshielo y las lluvias de invierno y primavera son importantes para definir el régimen de estas cuencas. Así, el que podría interpretarse como un régimen de “invierno extremo” por el efecto esperado de la pluviometría, es en realidad un régimen de “invierno moderado” extendido por efecto del deshielo, según la clasificación de Haines *et al.* (1988). Los veranos secos y la permeabilidad de las llanuras provocan la aparición de tramos secos en los cauces de los ríos Cega y Pirón. El promedio de las aportaciones de los últimos veinte años (hasta 2011) fue de 88,6 hm³ y 34,3 hm³ en las estaciones de aforo 2016 y 2057, respectivamente. La estación 2714 comenzó a operar en 2004, y el promedio de las aportaciones en 2011 fue de 52 hm³ (MAGRAMA 2014).

2.2.2 Recolección y verificación de datos

Se obtuvieron temperaturas máximas y mínimas del aire de la estación 2516 de la AEMET (Agencia Estatal de Meteorología) en Ataquines. Esta estación meteorológica fue seleccionada porque es la más próxima a los puntos de muestreo de temperatura del agua en los ríos (distancia promedio: 69 km) y contaba con la mejor serie de datos para ajustar los modelos y simular los escenarios de cambio climático. Si se eligen adecuadamente, una distancia relativamente grande (hasta 244 km en [Mohseni et al. 1998](#)) entre las estaciones meteorológicas y los puntos de muestreo de temperatura del agua no afectan negativamente a la fuerza de la relación *agua-aire* ([Pilgrim et al. 1998](#)). Antes de seleccionarlos, los datos de la temperatura del aire fueron sometidos a un control de calidad mediante un test de homogeneidad para evaluar su fiabilidad. Esta prueba está basada en el test de dos muestras de Kolmogorov-Smirnov y marca los años candidatos a contener datos *inhomogéneos*. En una segunda fase, los años marcados se comparan con la distribución de toda la serie para determinar si presentan verdaderos fallos de homogeneidad. Para ello se buscan posibles disimilitudes entre las funciones de distribución empíricas y, consecuentemente, sólo se descartaron los datos anteriores a 1955.

La temperatura del agua se registró cada dos horas utilizando termógrafos Hobo® Water Temperature Pro v2 (Onset®) emplazados en 11 puntos a lo largo del gradiente altitudinal de la distribución de la trucha en ambos ríos (6 puntos en el Cega [Ct1 a Ct6] y 5 puntos en el Pirón [Pt1 a Pt5] [[Figura 2-1](#)]) entre abril de 2011 y octubre de 2012. Los tramos donde se emplazaron los termógrafos Ct4 y Pt5 se encontraron temporalmente secos en 2011.

Figura 2-1. Mapa de localización de los termógrafos (círculos amarillos) y estaciones de electropesca (círculos rojos). Equidistancia entre curvas de nivel (altitud sobre el nivel del mar): 100 m (líneas marrones). Red fluvial en color azul. Los termógrafos y las estaciones de electropesca se numeran en el texto de cabecera a desembocadura.

Se realizó electropesca en 37 puntos (C1 a C25, situados entre 1.610 m s.n.m. y 730 m s.n.m. en el río Cega, y P1 a P12, entre 1.620 m s.n.m. y 786 m s.n.m. en el río Pirón [[Figura 2-1](#), [Tabla 2-1](#)]) en agosto de dos años consecutivos (1997 y 1998) para caracterizar las poblaciones de trucha. La distancia promedio entre puntos de pesca consecutivos fue de 4,45 km (rango: 0,55-12,06 km) en el río Cega y 6,36 km (rango: 2,46-12,30) en el río Pirón. Se obtuvo la densidad de truchas y del resto de especies por medio del método de máxima verosimilitud ponderada ([Carle](#)

y Strub 1978). En 1998 se produjo una sequía severa y, como resultado, los puntos de pesca C7, C11, C14, C22, C23, P3 y los situados aguas abajo de P10 se encontraron secos durante el segundo muestreo de electropesca.

La temperatura del agua en los momentos de las electropescas se reconstruyó por modelización tal y como se explica más adelante (2.2.4 Modelización de la temperatura fluvial). El fuerte estiaje ocurrido en 1998 no afectó negativamente a la fiabilidad del estudio sino más bien lo contrario: la sequía fue una singularidad que introdujo una variabilidad útil para el análisis.

Tabla 2-1. Altitud de las estaciones de electropesca en los ríos Cega (Cn) y Pirón (Pn). n es el número de estación. Unidades: metros sobre el nivel del mar.

Cega		Pirón	
Estación	Altitud	Estación	Altitud
C1	1.610	P1	1.620
C2	1.320	P2	1.337
C3	1.258	P3	969
C4	1.150	P4	908
C5	1.106	P5	879
C6	1.044	P6	858
C7	995	P7	856
C8	966	P8	835
C9	961	P9	822
C10	944	P10	810
C11	934	P11	804
C12	921	P12	786
C13	910		
C14	898		
C15	885		
C16	866		
C17	845		
C18	805		
C19	798		
C20	788		
C21	780		
C22	778		
C23	762		
C24	748		
C25	730		

2.2.3 Modelización del cambio climático y reducción de la escala (downscaling)

Se utilizaron datos de nueve modelos climáticos globales asociados al 5º Proyecto de Intercomparación de Modelos Acoplados (CMIP5, del inglés 5th Coupled Model Intercomparison Project) (Tabla 2-2). Para el control y ajuste de estos modelos se empleó una simulación del siglo XX que se contrastó con series de datos observados en el mismo periodo (simulación histórica). Una vez hecho esto, se llevaron a cabo las proyecciones de cambio climático para dos escenarios que corresponden a las Sendas Representativas de Concentración (Representative Concentration Pathways) RCP4.5 (escenario estable) y RCP8.5 (escenario de mayor incremento de CO₂ entre los modelizados) (Taylor et al. 2009).

Tabla 2-2. Modelos climáticos utilizados en este estudio (más detalles en <http://cmip-pcmdi.llnl.gov/cmip5/>).

Modelo	Institución	País	Resolución (Lon×Lat)
BCC-CSM1-1	Beijing Climate Center (BCC), China Meteorological Administration	China	2.8° × 2.8°
CanESM2	Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis (CC-CMA)	Canadá	2.8° × 2.8°
CNRM-CM5	Centre National de Recherches Meteorologiques / Centre Europeen de Recherche et Formation Avancees en Calcul Scientifique (CNRM- CERFACS)	Francia	1.4° × 1.4°
GFDL -ESM2 M	Geophysical Fluid Dynamics Laboratory (GFDL)	EE.UU.	2° × 2.5°
HADGEM2-CC	Met Office Hadley Centre (MOHC)	Reino Unido	1.87° × 1.25°
MIROC-ESM- CHEM	Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology (JAMSTEC), Atmosphere and Ocean Research Institute (AORI), and National Institute for Environmental Studies (NIES)	Japón	2.8° × 2.8°
MPI-ESM-MR	Max Planck Institute for Meteorology (MPI-M)	Alemania	1.8° × 1.8°
MRI-CGCM3	Meteorological Research Institute (MRI)	Japón	1.2° × 1.2°
NorESM1-M	Norwegian Climate Centre (NCC)	Noruega	2.5° × 1.9°

Para la reducción de escala se empleó un método estadístico análogo de dos pasos desarrollado por Ribalaygua *et al.* (2013). El primer paso es una aproximación análoga (Zorita y von Storch 1999) en la que se selecciona el número (n) de días más similares al día que ha de ser reducido de escala. La similitud entre dos días se midió usando como predictor la distancia pseudo-Euclidea entre cuatro campos de gran escala: (1) la velocidad y (2) dirección del viento geostrófico a 1.000 hPa, y (3) la velocidad y (4) dirección del viento geostrófico a 500 hPa. En un segundo paso, la determinación de la temperatura fue obtenida utilizando un análisis de regresión lineal múltiple empleando los n días análogos seleccionados. Esta labor se llevó a cabo para cada estación meteorológica y día-problema tanto para las temperaturas máximas como mínimas. La regresión lineal emplea etapas de selección de los predictores hacia adelante y hacia atrás para seleccionar sólo las variables de predicción para ese caso en particular.

Como medida de la bondad de la metodología de reducción de escala, la Figura 2-2 muestra el promedio mensual de las temperaturas diarias del aire máximas y mínimas para las series de datos observadas (1958-2002), y para los valores máximos y mínimos simulados al reducir la escala de los datos diarios del Reanálisis ERA-40 del Centro Europeo de Predicciones Meteorológicas de Medio Rango (ECMWF, European Centre for Medium-Range Weather Forecasts) (Uppala *et al.* 2005). El sesgo (BIAS, McBride and Ebert 2000) y el error medio absoluto (mean absolute error, MAE) se emplearon como indicadores de bondad, y las medias de sus promedios mensuales de valores máximos fueron -0,03°C y 1,77°C, respectivamente. Las medias de los promedios mensuales de los valores mínimos fueron -0,05°C y 1,88°C, también

respectivamente para BIAS y MAE. Estos valores son muy buenos, y en particular en el caso del MAE, si se tiene en cuenta que el error atribuible a las estaciones meteorológicas es de aproximadamente 1°C.

Figura 2-2. Media mensual de las temperaturas máximas y mínimas diarias del aire para las serie de observaciones 1985-2002 (gris) y para los valores máximos (rojo) y mínimos (azul) simulados mediante reducción de escala a partir del re-análisis ERA-40.

Cuando se comparan los resultados obtenidos de las simulaciones a partir de los modelos climáticos con los datos observados de la serie temporal de referencia se obtiene un error sistemático inherente a la metodología de reducción de escala y al error interno del modelo climático global que suele introducir un sesgo en los resultados. Para corregir este error sistemático, las proyecciones de clima futuro se corrigieron mediante un método paramétrico cuantil a cuantil (Monjo *et al.* 2014). Esto se realizó comparando las funciones de distribución acumulativa empírica observada y proyectada (ECDFs, de sus siglas en inglés), vinculándolos por la ECDF de la reducción de escala de ERA-40.

Como consecuencia de lo anterior, se obtuvieron las temperaturas máximas y mínimas diarias para la estación meteorológica de Ataquines para cada uno de los escenarios de cambio climático. A partir de estas temperaturas, se obtuvieron las temperaturas medias diarias que se emplearon como datos de partida para simular los efectos de los escenarios de cambio climático sobre los ríos Cega y Pirón. La Figura 2-3 muestra las tendencias estacionales de las simulaciones del incremento de la temperatura media del aire.

2.2.4 Modelización de la temperatura fluvial

Dado que las campañas de recolección de datos de temperatura del agua y de electropesca no coincidieron en el tiempo, fue necesario recurrir a la modelización para reconstruir la serie de temperaturas en el momento de la electropesca.

La temperatura del agua sigue a la del aire con un pequeño retardo. Así, frecuentemente se emplea la media móvil semanal de la temperatura del río para la modelización dado que a este fin suele exhibir una mejor correlación que la media diaria (Stefan y Preud'homme 1993). Por otra parte, el tiempo establecido como referencia de la tolerancia térmica suele ser de 7

días consecutivos (Elliott y Elliott 2010). No obstante, el empleo de la media móvil semanal puede introducir errores tales como la sobreestimación de la importancia de un umbral. En otras palabras, que una media móvil semanal determinada sobrepase un umbral no indica necesariamente que el promedio de cada día que forma esa media móvil sea igual o mayor que ese umbral. En consecuencia, en este estudio se empleó la temperatura media diaria porque refleja mejor las condiciones promedio que la trucha debe experimentar por un periodo prolongado de tiempo. Además, se prefirió estudiar los sucesos de 7 días consecutivos de temperatura media por encima de un umbral porque refleja mejor cuando es rebasado ese umbral. No obstante, para emplear la media diaria era necesario mejorar la correlación entre la temperatura del aire y el agua y para ello se usó una modificación del modelo de Mohseni et al. (1998). Esta versión modificada del modelo incluye la trayectoria de la temperatura, para lo que se añade el producto del incremento de la temperatura media diaria y un parámetro que refleja la resistencia a cambiar de la temperatura del agua.

Figura 2-3. Incrementos estacionales de la temperatura media diaria del aire esperados para el siglo XXI (como medias móviles de 30 años) para los dos escenarios de cambio climático estudiados (RCP4.5 y RCP8.5) con respecto del promedio de referencia del periodo 1971-2000. La línea vertical punteada indica el final del experimento histórico (línea negra) y el comienzo de la aplicación de los escenarios. Las líneas gruesas muestran las medianas del conjunto de modelos, el área sombreada indica el rango entre los percentiles 10 y 90. Las estaciones del año están definidas por los meses: (a) invierno (diciembre, enero y febrero), (b) primavera (marzo, abril y mayo), (c) verano (junio, julio y agosto), y (d) otoño (septiembre, octubre y noviembre).

El modelo original de Mohseni et al. (1998) es:

$$T_s = \mu + \frac{\alpha - \mu}{1 + e^{\gamma(\beta - T_a)}}$$

donde T_s es la temperatura media diaria del agua (*DMST*, de las siglas en inglés de *daily mean stream temperature*), T_a es la temperatura media del aire (*DMAT*, de las siglas en inglés de *daily mean air temperature*), μ es la temperatura mínima estimada del agua, α es la temperatura máxima estimada del agua, β representa la temperatura a la que es máxima la tasa de cambio de la temperatura del agua con respecto a la temperatura del aire, y γ es el valor de dicha tasa de cambio a la temperatura β .

El componente de la trayectoria de la temperatura introducido modifica el modelo del siguiente modo:

$$T_s = \mu + \frac{\alpha - \mu}{1 + e^{\gamma(\beta - T_a)}} + \lambda(\Delta T_a)$$

donde λ es un coeficiente que representa la resistencia de *DMST* a cambiar con respecto a la variación de *DMAT* en un día (ΔT_a).

Los parámetros del modelo se estimaron mediante regresión no-lineal, aplicando técnicas de *bootstrap* en bloques para corregir el efecto de la autocorrelación sobre la significación paramétrica (Freedman y Peters 1984). Los cálculos se realizaron con el software R (R Core Team 2016), calculando un intervalo de confianza del 95%. Para comprobar la idoneidad del modelo modificado se usaron el criterio de información bayesiano (*BIC*), el criterio de información de Akaike (*AIC*) y el error cuadrático medio (*RMSE*).

Se detectó una alta correlación entre el promedio anual de *DMST* y la altitud en ambos ríos ($R^2 = 0,986$ –Cega– y $0,985$ –Pirón–). Así, se llevó a cabo la interpolación altitudinal de los parámetros de los modelos de las estaciones de medición de temperatura del agua para determinar los valores de esos mismos parámetros en cada estación de electropesca. Para las estaciones C23, C24 y C25 del río Cega, y P11 y P12 del Pirón, los valores de los parámetros se calcularon por extrapolación altitudinal. Para modelizar la temperatura fluvial como un continuo se empleó un modelo digital del terreno (DEM de sus siglas en inglés) con una resolución de 5 m (obtenido de LIDAR, IGN [Instituto Geográfico Nacional] <http://centrodedescargas.cnig.es/CentroDescargas/buscadorCatalogo.do?codFamilia=MDT05>). Así, los modelos obtenidos se emplearon para estudiar la temperatura del agua en las estaciones de electropesca en los periodos entre muestreos y en los escenarios de cambio climático. Ello hizo posible reflejar la heterogeneidad térmica, así como determinar la proporción de hábitat térmico perdido de modo continuo a lo largo del río con una alta resolución espacial. Para trabajar con el DEM, se empleó ArcGis® 10.1 (ESRI®).

2.2.5 Determinación del umbral térmico

Se cuantificó el número de días que se excedieron diferentes umbrales de temperatura media diaria en las estaciones de electropesca entre los años 1997 y 1998. Para determinar la temperatura umbral de exclusión de las truchas, se cuantificaron también el número de veces que los umbrales se sobrepasaron durante 7 días consecutivos y el número máximo de días consecutivos acaecidos. Los umbrales fueron analizados con una resolución de $0,1^{\circ}\text{C}$. La capacidad de estos umbrales para predecir la presencia/ausencia de truchas se puso a prueba mediante el criterio de Hanssen-Kuiper (*HK*) (McBride y Ebert 2000). Idealmente, *HK* requiere el mismo número de resultados positivos y negativos, influyendo las desviaciones sobre el valor final. Así, para identificar el mejor predictor del límite de distribución de la trucha, se seleccionó el valor relativo más alto de *HK*. Para evaluar la selección, también se calculó el valor del sesgo (*BIAS*), la tasa de acierto (hit ratio, *hr*) y la desviación estándar (*sd*) como la tasa de aciertos multiplicada por la tasa de fallos.

Para justificar el criterio de elección de umbrales se analizó *DMST*, la temperatura máxima diaria del agua, y sus respectivas medias móviles semanales (ANEJO I).

2.2.6 Otros rasgos del nicho ecológico

Además de la temperatura, hay otras características que definen el nicho realizado de la trucha común (e.g., Armstrong et al. 2003). Por ello, se analizó la capacidad predictiva de una serie de rasgos químicos, físicos, hidrológicos y biológicos mediante tres métodos: t-test, modelos lineales generalizados (*GLM*, nivel de significación 0,1) y curva de eficacia diagnóstica (receiver operating characteristic curve, paquete *pROC* de R [Robin et al. 2015]), empleando en todos los casos el software R (R Core Team 2016). A continuación, estos rasgos fueron comparados con las variables de temperatura (sucesos por encima del umbral durante 7 días o más, y valores de los parámetros de los modelos en cada estación de electropesca) para ordenar su importancia relativa como predictores de la presencia/ausencia de truchas. Las variables analizadas fueron: componentes químicos (oxígeno, fósforo, nitrógeno, conductividad, pH), índice de calidad *BMWP'* (Alba-Tercedor y Sánchez-Ortega 1988), composición del sustrato (frecuencia de clases granulométricas), aportación media del mes previo (hm^3), pendiente y anchura del cauce, y densidad de cada una de las especies de la comunidad de peces (ANEJO II).

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Presencia de truchas

No se detectaron truchas comunes aguas abajo de C24 en el río Cega y de P8 en el río Pirón. Las truchas también estuvieron ausentes en las estaciones intermedias C14 y P3 en el primer año, mientras que en C15 sólo se capturó una trucha cada año. En C24 se capturó una trucha en el primer muestreo y 6 en el segundo. Las capturas en las estaciones de muestreo aguas abajo de C18 no fueron homogéneas entre 1997 y 1998 ya que las capturas se produjeron en una sola de las dos campañas de muestreo en estas estaciones, con la excepción de C20. Aunque el Pirón es un afluente del Cega, las poblaciones de truchas de ambos ríos están actualmente desconectadas.

En los muestreos mediante electropesca, el límite altitudinal inferior de la distribución de la trucha se fijó en el río Cega en los 730 m s.n.m., y en el Pirón en 820 m s.n.m..

2.3.2 Temperatura fluvial

Los termógrafos registraron 544 días de datos (con la excepción de Ct4: 407 días, Ct6: 501 días, Pt2: 483 días, y Pt5: 424 días). Todos los parámetros estimados (α , μ , θ , γ y λ) de los modelos de temperatura de los ríos fueron significativos ($p < 0,025$), y los modelos modificados mostraron mejores valores para los indicadores de desempeño (*AIC*, *RMSE* y *BIC*) que aquéllos obtenidos del modelo original de Mohseni *et al.* (1998) usando *DMST* (Tabla 2-3). El valor promedio de *RMSE* estuvo entre 1,08°C y 1,93°C, Sólo las estaciones Pt2 (1.335 m s.n.m.) y Pt3 (905 m s.n.m.) mostraron un comportamiento térmico anómalo. La presa de Torrecaballeros es responsable de alterar el régimen térmico aguas arriba de la estación Pt2 (Santiago *et al.* 2013), lo que origina dificultades en la modelización. El agua calentada por la radiación solar al comienzo de la primavera es liberada por los aliviaderos de coronación, y se postula como responsable del rápido incremento de temperatura del agua bajo la presa en esa época de año. El deshielo homogeniza de nuevo la temperatura del agua, tras lo cual vuelve a producirse una tendencia al incremento de la temperatura. Cuando desciende el nivel del agua en la transición de primavera a verano, el drenaje se produce por los desagües de fondo y la temperatura del agua en el río disminuye. El embalse de Torrecaballeros es relativamente pequeño y cuando el nivel del agua cae en verano, las capas hipolimnética y epilimnética se mezclan y calientan rápidamente. Entonces los desagües de fondo son mucho más calientes que si no existiera embalse. Por otra parte, en la estación Pt3 se produce otra anomalía térmica que se refleja en el desempeño y los parámetros del modelo en esta estación. Ello se debe a la existencia de un manantial y una captación de agua para abastecimiento urbano de agua potable. Éstas producen una suavización de las oscilaciones de temperatura y alteran el balance térmico en función de la cantidad de agua extraída respecto de lo que cabría esperar.

Tabla 2-3. Valores del criterio de información de Akaike (*AIC*), error cuadrático medio (*RMSE*) y criterio de información Bayesiano (*BIC*) para los modelos de temperatura media diaria del río con cuatro y cinco parámetros (modelo de Mohseni *et al.* 1998 y su modificación en este estudio, respectivamente).

Termógrafo	AIC		RMSE		BIC	
	4 parámetros	5 parámetros	4 parámetros	5 parámetros	4 parámetros	5 parámetros
Ct1	1.867	1.795	1,91	1,29	1.888	1.821
Ct2	1.936	1.849	2,22	1,36	1.957	1.874
Ct3	2.139	2.084	3,51	1,70	2.205	2.110
Ct4	1.436	1.338	2,18	1,30	1.456	1.362
Ct5	1.744	1.606	1,54	1,08	1.765	1.631
Ct6	1.921	1.826	2,94	1,54	1.942	1.851
Pt1	1.771	1.701	1,61	1,18	1.792	1.727
Pt2	1.988	1.965	3,93	1,92	2.009	1.990
Pt3	1.625	1.606	1,22	1,08	1.646	1.632
Pt4	1.768	1.650	1,59	1,13	1.790	1.676
Pt5	1.581	1.092	2,43	1,27	1.602	1.115

2.3.3 Determinación de los umbrales térmicos

Los límites térmicos de la distribución de la trucha fueron determinados por la concurrencia de dos condiciones: la ausencia de truchas y la ocurrencia de sucesos de 7 o más días consecutivos (d.c., en adelante) por encima de 18,7°C *DMST* en el río Cega ($HK=0,524$, $BIAS=0,881$, $hr=0,844$, $sd=0,131$) y por encima de 18,1°C en el Pirón ($HK=0,857$, $BIAS=1,071$, $hr=0,952$, $sd=0,045$) en el momento de los muestreos por electropesca. Los resultados del Pirón muestran un umbral en

una franja entre 17,2°C y 18,1°C, pero se eligió esta última porque la tasa de cambio de la temperatura del río es insignificante por encima de 17,2°C en el borde la distribución observada de la trucha; de otro forma el umbral podría ser subestimado. Estos umbrales son más bajos que la temperatura crítica de alimentación en esta especie (entre 19,4°C y 26,8°C, en [Elliott y Elliott 2010](#)).

En la **Tabla 2-4** se muestran el número de días por año en que se superan los diferentes umbrales (*DAT*), el número de veces por año en que se superan los umbrales durante 7 d.c. o más (*TAT*≥7), y el máximo número de d.c. por año en que se superan los umbrales (*MCDAT*).

Tabla 2-4. Número de días por año por encima del umbral (DAT), veces que se supera al año el umbral durante 7 o más días consecutivos (TAT≥7), y número máximo de días consecutivos por año que se supera el umbral (MCDAT) en cada estación de electropesca en los años 1997 y 1998. Umbrales: 18,7°C en el Cega y 18,1°C en el Pirón.

18.7°C						
Estación	DAT		TAT≥7		MCDAT	
	1997	1998	1997	1998	1997	1998
C1						
C2						
C3						
C4	1	10			1	6
C5	12	14	1	1	7	7
C6	20	25	2	1	10	8
C7	16	20	1	1	9	8
C8	10	14			3	6
C9	8	12			3	6
C10	1	11			1	6
C11	1	8			1	5
C12		4				4
C13						
C14						
C15						
C16						
C17						
C18		4				4
C19		7				5
C20	1	9			1	6
C21	1	11			1	6
C22	1	11			1	6
C23	5	12			3	6
C24	9	15			3	6
C25	16	16	1	1	9	7
18.1°C						
Estación	DAT		TAT≥7		MCDAT	
	1997	1998	1997	1998	1997	1998
P1						
P2						
P3						
P4						
P5						
P6						
P7						
P8						
P9	9	7	1	1	1	5
P10	13	22	3	1	10	7
P11	13	23	3	1	11	13
P12	13	23	3	1	13	22

2.3.4 Otros rasgos del nicho ecológico

El estudio mediante *GLMs* mostró que entre el 73% y el 88% de la desviación de la densidad de truchas (global y estratificada por clases de edad) se explica por modelos lineales empleando como predictores diferentes variables hidrológicas, del sustrato y relativas a la temperatura.

Específicamente, un *GLM* que incluía la estructura de la comunidad explicó el 17% de la desviación (*AIC* 437,98) de la densidad total. Modelos que usaron el caudal medio del mes de julio, variables de temperatura y de sustrato explicaron el 69% (*AIC* 379,09), 78% (*AIC* 367,34) y 81% (*AIC* 361,60), respectivamente. Un *GLM* con todos estos predictores potenciales mostró resultados de *AIC* más bajos (341,51, desviación explicada: 86%) que modelos que incluían un solo tipo de variables. De modo similar, el 44% de la desviación de la densidad de truchas de la clase 3++ se explicó por la estructura de la comunidad (*AIC* 398,68), y el 37% por la temperatura (*AIC* 407,07). Un *GLM* de la clase de edad 3++ usando todo tipo de variables explicó un 68% de la desviación (*AIC* 382,80). La clase 3++ es la más abundante en el tramo bajo de la zona de distribución de la trucha en estos ríos ([Estudios Biológicos 1997](#), [Estudios Territoriales Integrados 1998](#)), y se consideró como la mejor clase de edad para emplearse en la determinación de umbrales.

Los resultados del análisis *ROC* mostró que el único predictor fiable de la presencia/ausencia de truchas es $TAT \geq 7$. Este predictor exhibió un área bajo la curva de 0,84; y cuando se analizó la influencia de la densidad en vez de la presencia/ausencia, el área bajo la curva fue 1,0 (el mejor resultado posible). La densidad de otras especies no resultó tan fiable.

Finalmente, los resultados de los *t*-test (con corrección de Bonferroni) son consistentes con los resultados anteriores, mostrando $TAT \geq 7$ como el único predictor fiable ($p=1,3 \cdot 10^{-5}$).

2.3.5 Cambio climático

Los umbrales observados (18,7°C en el Cega y 18,1°C en el Pirón) se estudiaron en los escenarios de cambio climático. La frecuencia con que *DMST* se encuentra por encima de los umbrales observados aumenta con el tiempo en ambos escenarios. Como era de esperar, esta frecuencia será significativamente mayor en el escenario RCP8.5 que en RCP4.5 ([Figura 2-4](#)). La frecuencia de los sucesos largos (7 d.c. o más, [Figura 2-5](#)) de altas temperaturas se incrementará del mismo modo, alcanzando un máximo de 56 d.c. en C6, C7 y C25 por encima de 18,7°C en RCP8.5. En P11 y P12 el máximo será de 59 d.c. por encima de 18,1°C en el mismo escenario ([Figura 2-6](#)).

Se modelizaron los promedios decenales (2090-2099) de *DAT*, $TAT \geq 7$ y *MCDAT* en cada estación de muestreo para cada escenario de cambio climático ([Tabla 2-5](#)). Los resultados del río Cega demuestran que *DAT* aumentará 4,0 veces (valor promedio) en RCP4.5 y 13,9 veces en RCP8.5. $TAT \geq 7$ aumentará 2,4 veces en RCP4.5 y 2,9 veces en RCP8.5. *MCDAT* aumentará 3,0 veces en RCP4.5 y 9,2 veces en RCP8.5. En el río Pirón los valores promedio serán los siguientes: *DAT*, 5,6 veces en RCP4.5 y 8,5 veces en RCP8.5; $TAT \geq 7$, 1,8 veces en RCP4.5 y 2,0 veces en RCP8.5; *MCDAT*, 4,5 veces en RCP4.5 y 7,3 veces en RCP8.5.

Las predicciones del escenario RCP4.5 muestran que los 7 d.c. por encima del umbral se producirán a 785 m s.n.m. (Cega) y 830 m s.n.m. (Pirón); en el escenario RCP8.5, estas altitudes se situarán en los 830 m s.n.m. y 831 m s.n.m., promediadas sobre las predicciones para el periodo 2090-2099. En el tramo intermedio caracterizado por Ct3 (1.043 m s.n.m.) se podría

abrir una ventana cálida como consecuencia del cambio climático. En este sentido, las aguas demasiado cálidas para las truchas podrían extenderse hasta los 941 m s.n.m. (RCP4.5) o 913 m s.n.m. (RCP8.5) aguas abajo de Ct3. El límite aguas arriba de esta ventana está asociado a una zona de infiltración que comienza a alrededor de 1.050 m s.n.m. y continúa hacia aguas abajo.

Figura 2-4. Predicción de días totales en que se superará el umbral (DAT) en el año 2099 a lo largo del continuo fluvial de los ríos Cega y Pirón para los escenarios de cambio climático RCP4.5 y RCP8.5 (Taylor et al. 2009). Umbrales: 18,7°C en el Cega y 18,1°C en el Pirón. Resolución gráfica: 1 km, 1 año.

Figura 2-5. Predicción de las veces que se superará el umbral durante 7 o más días consecutivos ($TAT \geq 7$) en el año 2099 a lo largo del continuo fluvial de los ríos Cega y Pirón para los escenarios de cambio climático RCP4.5 y RCP8.5 (Taylor et al. 2009). Umbrales: 18,7°C en el Cega y 18,1°C en el Pirón. Resolución gráfica: 1 km, 1 año.

Figura 2-6. Predicción del máximo número de días consecutivos que se superará el umbral (MCDAT) en el año 2099 a lo largo del continuo fluvial de los ríos Cega y Pirón para los escenarios de cambio climático RCP4.5 y RCP8.5 (Taylor et al. 2009). Umbrales: 18,7°C en el Cega y 18,1°C en el Pirón. Resolución gráfica: 1 km, 1 año.

2.4 DISCUSIÓN

2.4.1 Modelización de la temperatura fluvial

Los modelos de temperatura media diaria (DMST) resultaron suficientemente precisos como para ser empleados en la reconstrucción y la predicción de la temperatura del agua a partir de la temperatura del aire. Esto quiere decir que la determinación del comportamiento térmico de los ríos Cega y Pirón fue muy fiable. La existencia de diferencias entre los regímenes de caudales de los años 1997 y 1998 resultó ser útil ya que introdujo variabilidad para el análisis. Por otra parte, la alta densidad espacial de estaciones de muestreo de los que se obtuvieron datos de las poblaciones de peces y de las variables físicas del hábitat, permitió hacer inferencias fiables a pesar de la relativamente corta serie temporal de datos (dos años).

2.4.2 Umbrales térmicos y otros rasgos del nicho ecológico

Los umbrales térmicos de presencia/ausencia pueden ser influidos por la composición de la comunidad, reduciendo el nicho térmico realizado de la trucha en estos ríos. Es conocido el caso de la trucha común y la trucha ártica (*Salvelinus alpinus*), que comparten nicho espacial y trófico, y coexisten o se excluyen en función de otras características ambientales (productividad del sistema, temperatura -Finstad et al. 2011). La combinación de la temperatura y la competencia interespecífica como determinantes de la distribución de una especie se conoce también en otros grupos de animales ectotermos como los lagartos (Buckley y Roughgarden 2006). Las poblaciones de la cuenca del río Cega viven en el borde sur de la distribución natural de la trucha común, compartiendo el espacio con diversas especies de ciprínidos (barbo ibérico *Luciobarbus bocagei*, bordallo *Squalius carolitertii*) que pueden competir con ella por los recursos tróficos y

el espacio en los tramos bajos, donde los ciprínidos son más eficientes que la trucha común. Sánchez-Hernández y Cobo (2011) encontraron un importante solapamiento de dieta en condiciones de simpatria de estas especies. Estos autores sugieren que “*las diferencias en el uso del macrohábitat, el comportamiento de las presas en deriva y el tamaño de las presas son características adaptativas importantes que pueden reducir la competencia interespecífica en la comunidad de peces y permitir la separación trófica que permite la coexistencia*”. No obstante, la estructura de la comunidad es bien conocida como determinante de la abundancia de las especies (e.g., Tokeshi 1993). Otras variables ambientales (e.g., las hidráulicas y la temperatura) también influyen en la capacidad de carga que el medio ofrece a los peces (Ayllón *et al.* 2013).

*Tabla 2-5. Promedios decenales para el periodo 2090-2099 del número de días por año por encima del umbral (DAT), veces que se supera al año el umbral durante 7 o más días consecutivos (TAT $\geq$ 7), y número máximo de días consecutivos por año que se supera el umbral (MCDAT) en cada estación de electropesca, simulados para los escenarios de cambio climático RCP4.5 y RCP8.5 (Taylor *et al.* 2009). Umbrales: 18,7°C en el Cega y 18,1°C en el Pirón.*

18.7°C						
Estación	DAT		TAT $\geq$ 7		MCDAT	
	RCP4.5	RCP8.5	RCP4.5	RCP8.5	RCP4.5	RCP8.5
C1						
C2		0.1				0.1
C3	0.3	33.4		1.4	0.3	10.6
C4	30.0	87.8	1.6	2.9	14.4	40.5
C5	49.0	97.8	2.6	3	21.8	44.8
C6	69.3	108.0	2.6	3.3	30.8	49.7
C7	60.1	103.4	2.5	3.2	28.8	45.7
C8	46.0	96.2	2.3	3.1	18.2	43.7
C9	41.7	93.6	2	3.1	17.1	41.3
C10	25.6	84.1	1	3	10	34.1
C11	15.2	75.0	0.6	2.5	5.2	29.8
C12	5.3	58.0		2.2	1.9	17.6
C13	0.8	30.7		0.2		5.5
C14	0.1	5.9			0.1	1.4
C15		0.1				0.1
C16						
C17		0.1				0.1
C18	8.3	67.1	0.1	2.6	3.2	25.6
C19	12.2	73.4	0.4	2.7	4.4	29.7
C20	20.9	81.7	0.9	2.6	8.2	33.7
C21	27.9	86.4	1.2	3.2	11.2	36.5
C22	29.6	87.0	1.5	3	11.9	38
C23	40.4	94.0	2.1	3.2	16.9	41.8
C24	47.3	97.0	2.3	3	20.4	44.5
C25	52.9	99.1	2.7	3.1	23	44.8
18.1°C						
Estación	DAT		TAT $\geq$ 7		MCDAT	
	RCP4.5	RCP8.5	RCP4.5	RCP8.5	RCP4.5	RCP8.5
P1						
P2						
P3						
P4						
P5						
P6						
P7						
P8	0.1	5.5				
P9	58.9	101.4	2.5	3	23.3	43.5
P10	85.8	123.6	3.2	3.2	37.9	56
P11	89.3	128.2	3.2	3.2	39.2	56.7
P12	90.2	129.8	3.1	3.2	40.7	57.4

El estudio de las variables del hábitat mostró que la temperatura ($TAT \geq 7$ días) fue el predictor más fiable de la presencia/ausencia de la trucha. De acuerdo con esto, los límites observados de la distribución de la trucha común en verano están ligados a umbrales de *DMST* situados entre 18,1°C y 18,7°C. Estos límites son más bajos que la temperatura crítica de alimentación dada por el Elliott *et al.* (1995) (19,4°C) y Forseth *et al.* (2009) (al menos 23°C) para la trucha común, así como que el rango de la temperatura crítica superior (20-30°C, temperatura letal final 29,7°C/10 min, en Elliott 2000) y la temperatura letal incipiente (24,7°C durante 7 días, Elliott 1981). Hari *et al.* (2006), usando regresión sinusoidal, encontró el límite térmico superior de una población en los Alpes suizos en 20,0°C. Las interacciones competitivas se sabe que influyen en los umbrales del nicho realizado (Finstad *et al.* 2011, Fey *et al.* 2014). Así, temperaturas relativamente altas se pueden relacionar con largos periodos de ineficiencia fisiológica, los cuales harían menos competitiva a la trucha en la disputa por el espacio y podrían favorecer su exclusión en aguas cálidas. No obstante, los límites observados pueden verse influidos por otros condicionantes como los bajos caudales de verano, que podrían reducir el hábitat disponible (Wenger *et al.* 2011). En este sentido, se observaron caudales muy bajos aguas abajo de P5 (879 m s.n.m.) en el río Pirón en verano. Al comparar las estaciones de muestreo con- y sin-truchas (Estudios Biológicos 1997), no se encontraron diferencias significativas de los valores de los parámetros físico-químicos ni del índice BMWP' (Alba-Tercedor y Sánchez-Ortega 1988). Consecuentemente, se descartó que la calidad del agua fuera el factor controlador de la distribución.

Además, se detectó la existencia de altas temperaturas (hasta 20°C, pero durante menos de 7 días consecutivos) en la zona de piedemonte, coincidiendo con geología kárstica y donde habita una población saludable de truchas. En este tramo kárstico se produce infiltración subsuperficial, y los caudales bajos favorecen un calentamiento adicional en el río Cega. Es más, la infiltración y la descarga de agua, hacia y desde el acuífero subyacente, se produce en diferentes lugares, particularmente aguas abajo de Ct3 y Ct4. Las descargas de agua subterránea proveen de resistencia al cambio térmico forzado por el balance de energía atmósfera-agua (O'Driscoll y DeWalle 2006), pero la temperatura de descarga también se ve afectada por el calentamiento global (Kurylyk *et al.* 2013). En la cabecera de estos ríos, la trucha puede tolerar temperaturas muy bajas, incluso por debajo del umbral inferior de crecimiento (Borgstrøm *et al.* 2005, Elliott and Elliott 2010), posiblemente debido a que no existe competición con otras especies ni estrés hipóxico.

2.4.3 Cambio climático

Sobre la base de las predicciones de cambio climático y el conocimiento derivado de la distribución de la trucha a partir de los muestreos de 1997 y 1998, se espera que el hábitat térmico se reduzca, y consecuentemente se retraiga la distribución de la trucha en el horizonte del año 2100. En el río Cega, esta reducción afectaría al 24% y 38% de la longitud del río ocupada por la trucha común, según los escenarios RCP4.5 y RCP8.5, respectivamente. Las diferencias entre las comunidades en los tramos bajos y medios del Cega pueden inducir diferencias en el comportamiento de los umbrales y, de este modo, la ventana térmica detectada en la zona de piedemonte podría causar pérdidas adicionales de hasta el 11% y 18% de la longitud para los escenarios RCP4.5 y RCP8.5. La reducción del hábitat térmico del Pirón afectaría al 8% y 11% de la longitud del río en los mismos escenarios, no existiendo diferencias relevantes entre ellos. Esto puede deberse a que el régimen térmico aguas arriba de P8 está bajo la influencia de

descargas subterráneas, y así los efectos de las temperaturas extremas de verano son suavizados. Además, otros factores de estrés, como el caudal bajo, podrían contribuir a rebajar el valor del umbral térmico del Pirón respecto del valor observado en el Cega, atenuando así los efectos aparentes del calentamiento en el Pirón en comparación con el Cega.

Las pérdidas predichas de hábitat térmico son importantes pero no tan dramáticas como se pronostica en otros estudios referidos a latitudes más altas en el noreste de la Península Ibérica (casi toda la longitud de los ríos en [Almodóvar et al. 2011](#); 57% de los tramos estudiados en [Filipe et al. 2013](#)). En el presente estudio se predicen pérdidas de hábitat térmico de hasta el 38% (56% incluyendo la ventana térmica) a pesar de emplear escenarios de emisiones de CO₂ más desfavorables (RCP8.5) ([Rogelj et al. 2012](#)). Las diferencias encontradas al comparar estos resultados con los de otros autores pueden ser debidas a que en este estudio se ha trabajado a una escala más fina (datos espaciales más intensivos) y con modelos climáticos más recientes, así como con métodos más directos para la reducción de escala y la modelización de la temperatura del agua. Además, la mayoría de los trabajos revisados emplearon la media semanal de la temperatura máxima (*i.e.*, [Almodóvar et al. 2011](#), [Roberts et al. 2013](#), [Webb y Walsh 2004](#)), y en este estudio se ha encontrado que el uso de las medias semanales introduce imprecisión al estudio de los umbrales. Además, se ha utilizado la temperatura media diaria en vez de la máxima porque la media representa mejor las condiciones promedio a que las truchas se ven expuestas.

Las altas temperaturas esperadas en verano podrían provocar la desconexión de la población en el tramo medio del Cega por la apertura de la ventana cálida. Esta fragmentación exacerbaría el decrecimiento predicho de la población de truchas de este río. Los efectos acumulativos del cambio climático y otros impactos antrópicos pueden agravar los efectos negativos sobre los salmónidos ([Walters et al. 2013](#)). La combinación de la reducción de caudales y el incremento de temperatura puede recrudecer la reducción del hábitat de agua fría ([Arismendi et al. 2012](#)). Las detracciones y extracciones (pozos) de agua para el riego agrícola son particularmente importantes en las cuencas del Cega y Pirón. Si los usos actuales del agua permanecen estables o se incrementan y si las predicciones de reducción de la precipitación ([IPCC 2013](#)) se cumplen, la reducción de hábitat de la trucha común puede hacerse crítica. Un gran número de especies pueden ver su distribución alterada, y los peces son particularmente sensibles a causa de que la conectividad entre áreas útiles es muy difícil ([Abell et al. 2008](#)). Las implicaciones biogeográficas del calentamiento global podrían ser particularmente dramáticas en el área mediterránea debido a los efectos sinérgicos del calentamiento y la reducción de caudal.

Deben aún realizarse investigaciones adicionales sobre los efectos del cambio climático sobre los peces de agua dulce; no obstante, debe tenerse la precaución de no confundir el nicho fundamental y el realizado ([Pearson y Dawson 2003](#)). La fisiología puede dictar los límites de la tolerancia de los peces, pero estos límites pueden verse constreñidos por restricciones bióticas y abióticas adicionales, tales como la competencia (biótica) o la hidromorfología (abiótica). Las truchas comunes muestran una plasticidad térmica relativa en estadios tempranos de desarrollo, y esto puede promover cierta adaptación si los cambios no son repentinos en el sentido adaptativo ([Jensen et al. 2008](#)); no obstante, esta plasticidad es limitada. Posiblemente,

los eventos más cálidos podrían ser tolerados; no obstante, el nicho realizado parece ser relativamente más estrecho que las limitaciones fisiológicas.

El enfoque metodológico es también un resultado de este estudio. La metodología utilizada permitió un notable aumento en la fiabilidad y la precisión espacio-temporal en el traslado de las predicciones desde los modelos climáticos hasta la escala local, así como una reducción de la incertidumbre. La reducción de escala se entiende a veces como la interpolación directa de los modelos climáticos de entramado grueso originales a los puntos-objetivo. En otros casos, la reducción de escala utiliza cuadrículas construidas a partir de datos observados y no de observaciones locales. Ambas técnicas de reducción de escala dependen demasiado de las características de la técnica de interpolación y de la densidad de estaciones meteorológicas, que no tienen en cuenta el clima local. Por lo tanto, se ha preferido la reducción de escala completa de varios modelos climáticos en la estación meteorológica seleccionada. El método de reducción de escala y la corrección sistemática de errores proporcionan resultados de bajo error, y estos métodos son fácilmente aplicables a estudios similares que necesitan valores absolutos de los cambios futuros esperados. Asimismo, el uso de los últimos escenarios establecidos para los estudios de cambio climático supone una actualización de las previsiones anteriores.

3 HÁBITATS MENGUANTES DEBIDO AL CAMBIO CLIMÁTICO: EFECTOS DEL CAUDAL Y LOS CAMBIOS DE TEMPERATURA EN LA RETAGUARDIA DE LA DISTRIBUCIÓN DE UN PEZ DE AGUA FRÍA

3.1 INTRODUCCIÓN

El objetivo de este capítulo es predecir cómo y en qué medida cambiarán las condiciones del hábitat para una determinada especie íctica ante los nuevos escenarios climáticos a través del estudio de los cambios en el caudal, la temperatura y su interacción. La trucha común es óptima para este estudio ya que se trata de una especie de agua fría muy sensible a los cambios en el caudal y la temperatura. Específicamente, (i) se evalúan los efectos del caudal y la geología sobre la temperatura, (ii) se predicen los cambios de caudal y temperatura a partir de los escenarios de cambio climático del IPCC5 (IPCC 2013); y (iii) se evalúan los efectos esperados de estos cambios sobre la aptitud del hábitat de la trucha. Para ello, se ha llevado a cabo la simulación hidrológica con árboles de regresión M5 junto con modelos no lineales de temperatura de agua con resolución diaria, que fueron en ambos casos alimentados con datos provenientes de la reducción de escala de grano fino de la temperatura del aire y la precipitación prevista para los escenarios de cambio climático más recientes. Finalmente, se evaluaron las alteraciones del hábitat térmico de la trucha mediante el estudio de la violación de los umbrales de tolerancia térmica.

3.2 MATERIAL Y MÉTODO

El marco lógico seguido se resume en la **Figura 3-1**. En primer lugar, se redujo la escala de los modelos climáticos generales más recientes a resolución local. A continuación, se aplicaron los modelos climáticos locales obtenidos para crear modelos de caudal y temperatura. Los

Figura 3-1. Marco lógico del estudio.

resultados son valores diarios que pueden ser útiles para la evaluación de los recursos hidrológicos y los cambios en la calidad del agua y las comunidades acuáticas basados en los cambios en la disponibilidad de recursos. Como se señaló, este estudio se centra en la adecuación y disponibilidad del hábitat de los peces.

El procedimiento dio resultados en forma de series temporales continuas, pero que se presentan para dos horizontes temporales: año 2050 (H2050) y año 2099 (H2099). Los valores para estos horizontes son el promedio de los resultados de las décadas 2041-2050 y 2090-2099, respectivamente.

3.2.1 Zona de estudio

Se estudiaron 31 sitios en 14 ríos y arroyos de montaña habitados por truchas comunes con el objetivo de abarcar una diversidad de condiciones geológicas e hidrológicas en el centro de España (entre las latitudes 39°53 'N y 41°21' N): el río Tormes y sus afluentes Barbellido, Garganta de Gredos y Aravalle (cuenca del Duero), el río Cega, el río Pirón (el Pirón es un afluente del río Cega, en la cuenca del Duero), el río Lozoya, el río Tajo, el río Gallo, el río Cabrillas (Cuenca del Tajo), el río Ebrón, y su afluente el Vallanca (en la cuenca del Tura), el río Palancia y el río Villahermosa (Figura 3-2). Los principales componentes de la geología caracterizan litológicamente los sitios montañosos de las cuencas del Duero y Lozoya como ígneos, los sitios altitudinalmente más bajos de la cuenca del Duero como detríticos (Cenozoico) y las cuencas orientales (Tajo, Gallo, Cabrillas, Ebrón, Vallanca, Palancia y Villahermosa) se caracterizan por ser principalmente carbonatados (Mesozoico). La caracterización geológica fue obtenida del Mapa Litológico de España (IGME 2015) (Tabla 3-1).

Figura 3-2. Red fluvial y localización de los sitios de estudio (ubicación de termógrafos), con detalles acerca de la litología. La retícula sombreada indica la distribución actual de la trucha común en España.

El uso del suelo es principalmente forestal (especies del género *Pinus*, a saber: *P. sylvestris*, *P. nigra*, *P. pinea*, *P. pinaster*) en todas las cuencas de estudio (CORINE Land Cover 2006 [European Environmental Agency 2007]). Sólo en las cuencas bajas de los ríos Cega y Pirón se encuentran mosaicos de bosques y tierras de cultivo, mientras que los tramos más altos de la cuenca del río Tormes (Barbellido y Garganta de Gredos) se hallan por encima de la línea de árboles. Al encontrarse los tramos fluviales en estudio principalmente en zonas de vocación forestal, se ha considerado que los escenarios de cambio de uso del suelo no son probables. Los tramos estudiados no están regulados de manera efectiva (sólo hay barreras pequeñas o existen obstáculos naturales), si bien sí existe una gran presa en el río Pirón (Torrecaballeros, capacidad: 0,324 hm³, profundidad máxima: 26 m y altitud: 1.390 m s.n.m.), pero no altera significativamente el patrón temporal de caudales (Santiago et al. 2013).

HÁBITATS MENGUANTES DEBIDO AL CAMBIO CLIMÁTICO: EFECTOS DEL CAUDAL Y LOS CAMBIOS DE TEMPERATURA EN LA RETAGUARDIA DE LA DISTRIBUCIÓN DE UN PEZ DE AGUA FRÍA

Los datos hidrológicos caracterizaron los regímenes de caudal como invierno extremo/primavera temprana (grupos 13 y 14 en la clasificación de Haines *et al.* 1988). Sin embargo, los hidrogramas muestran un gradiente de suavización de oeste a este (Figura 3-3). El suavizado se asocia con la litología carbonatada, mientras que la mayor estacionalidad se asocia *a priori* con la litología ígnea y detrítica.

Tabla 3-1. Descripción de los sitios de ubicación de los termógrafos, especificando su nombre, coordenadas UTM (Europa WGS89), altitud (m sobre el nivel del mar), código de la estación meteorológica de temperatura más cercana con series temporales adecuadas para este estudio (AEMET: Agencia), la distancia ortogonal entre el registrador de datos y la estación meteorológica, el número de días registrados para la temperatura fluvial y la litología característica del sitio (este último se obtuvo de ITGE, 2000). Las letras en negrita indican sitios asociados a las estaciones de aforo de caudal.

Sitios (termógrafos)	UTM-X	UTM-Y	altitud (m s.n.m.)	código AEMET	distancia a la estación de AEMET (km)	días de registro	litología
Aravalle	283623	4468847	1.010	2440	76,4	1.257	Ígneo
Barbellido	311759	4465519	1.440	2440	52,2	881	Ígneo
G.Gredos	306363	4468087	1.280	2440	55,7	644	Ígneo
Tormes1	308751	4469371	1.270	2440	53,0	421	Ígneo
Tormes2	297543	4467191	1.135	2440	64,0	537	Ígneo
Tormes3	285481	4470750	995	2440	74,1	588	Ígneo
Cega1	427627	4539806	1.600	2516	84,5	544	Ígneo
Cega2	429416	4541728	1.384	2516	85,8	544	Ígneo
Cega3	428892	4549370	1.043	2516	83,9	544	Cuaternario detrítico
Cega4	426932	4559076	943	2516	81,2	407	Cuaternario detrítico
Cega5	408504	4569772	853	2516	63,4	544	Cuaternario detrítico
Cega6	389014	4581160	766	2516	47,9	501	Ígneo
Pirón1	422082	4536456	1.475	2516	80,1	544	Ígneo
Pirón2	420660	4537094	1.348	2516	78,6	483	Ígneo
Pirón3	409935	4549473	908	2516	65,2	544	Cuaternario detrítico
Pirón4	394462	4556823	826	2516	48,9	544	Cuaternario detrítico
Pirón5	388615	4560166	815	2516	42,9	424	Cuaternario detrítico
Lozoya1	422060	4520319	1.452	3104	7,3	2.151	Ígneo
Lozoya2	425445	4522314	1.267	3104	4,6	1.870	Ígneo
Lozoya3	425657	4527327	1.142	3104	0,7	1.776	Ígneo
Lozoya4	430740	4530050	1.090	3104	6,4	2.187	Ígneo
Tajo-Peralejos	590887	4494165	1.149	3013	27,9	964	Carbonatado
Tajo-Poveda	582900	4502160	1.028	3013	22,8	669	Carbonatado
Gallo	583771	4519743	998	3013	10,9	1.019	Carbonatado
Cabrillas	585619	4502986	1.075	3013	20,8	1.070	Carbonatado
Ebrón	643551	4445027	879	8381B	9,5	592	Carbonatado
Vallanca1	644966	4435479	745	8381B	1,8	836	Carbonatado
Vallanca2	645936	4435715	718	8381B	0,8	836	Carbonatado
Palancia1	694348	4421176	760	8434A	10,4	334	Carbonatado
Palancia2	697451	4419477	660	8434A	7,8	334	Carbonatado
Villahermosa	722594	4449436	592	8478	13,5	334	Carbonatado

3.2.2 Recolección de datos

En cada una de las 31 estaciones de muestreo distribuidas a lo largo de los ríos estudiados se registró la temperatura del agua a todo lo largo del año cada dos horas usando termógrafos Hobo® Water Temperature Pro v2 (Onset®) y Vemco® Minilog (Tabla 3-1). Los datos meteorológicos para la modelización de caudales se obtuvieron de 9 estaciones termométricas y 15 pluviométricas de la red de la Agencia Meteorológica Española (AEMET) y de 10 estaciones de aforo de aguas (de la red foronómica oficial). Para la modelización de la temperatura se seleccionaron las estaciones termométricas más cercanas a los termógrafos con al menos 30 años de datos entre 1955 y la actualidad. Las estaciones pluviométricas seleccionadas fueron las ubicadas dentro de la cuenca hidrográfica objetivo y siempre aguas arriba de la estación de medición correspondiente (Tabla 3-2). Los datos obtenidos de AEMET fueron sometidos a un análisis de calidad para verificar su fiabilidad mediante la aplicación de un test de homogeneidad. Esta prueba está basada en el test de dos muestras de Kolmogorov-Smirnov, y marca los años candidatos a inhomogéneos. En una segunda fase, los años marcados son contrastados con la distribución de la serie completa de datos para determinar si la inhomogeneidad es verdadera, buscando posibles disimilitudes entre las funciones de distribución empírica. Solo se han seleccionado series fiables.

Figura 3-3. Patrones del régimen fluvial para las diferentes estaciones de aforo. Los caudales se expresan como porcentajes del caudal medio anual y los meses se ordenan de enero a diciembre.

3.2.3 Modelización del cambio climático y reducción de escala (downscaling)

Se emplearon datos diarios de los nueve modelos climáticos globales especificados en el capítulo 2.2.3, asociados al CMIP5 (BCC-CSM1-1, CanESM2, CNRM-CM5, GFDL-ESM2-M, HADGEM2-CC, MIROC-ESM-CHEM, MPI-ESM-MR, MRI-CGCM3, NorESM1-M) para simular el cambio climático futuro correspondiente a los escenarios RCP4.5 y RCP8.5 (Taylor et al. 2009) (véase capítulo 2.2.3) empleados en el 5th Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC 2013). Se utilizó el conjunto de nueve modelos climáticos globales para evitar el sesgo debido a las suposiciones y características particulares de cada modelo (Kurylyk et al. 2013). Se

utilizaron simulaciones históricas (siglo XX) para controlar la calidad del procedimiento y comparar la magnitud de los cambios predichos.

Pourmokhtarian *et al.* (2016) señalan la importancia de emplear técnicas finas de reducción de escala. Consecuentemente, se utilizó un método estadístico análogo en dos etapas (Ribalaygua *et al.* 2013) para reducir la escala de los datos diarios relativos a las temperaturas máximas y mínimas del aire y a la precipitación para cada estación meteorológica y para cada día. Tanto para la temperatura del aire como para la precipitación, el procedimiento comienza con una estratificación análoga (Zorita y von Storch 1999) en la que se seleccionan los n días más parecidos al día-problema que se pretende reducir de escala utilizando cuatro variables meteorológicas de gran escala. La temperatura del aire se calcula entonces mediante análisis de regresión lineal múltiple usando los n días más análogos seleccionados. Por otra parte, la precipitación se determina utilizando una función de distribución empírica. Se describen más detalles de la metodología en Ribalaygua *et al.* (2013).

Tabla 3-2. Estaciones oficiales utilizadas (meteorológicas e hidrológicas), variables obtenidas de cada estación, longitud de las series temporales utilizadas y posición geográfica. AEMET: Agencia Española de Meteorología; CHD: Confederación Hidrográfica del Duero; CHT: Confederación Hidrográfica del Tago; y CHJ: Confederación Hidrográfica del Júcar.

Institución	código	nombre	variable	longitud de la serie		UTM-X	UTM-Y	altitud
AEMET	2180	Matabuena	pluviometría	1955-	2013	436266	4549752	1.154
AEMET	2186	Turégano	pluviometría	1955-	2013	415346	4556596	935
AEMET	2196	Torreiglesias	pluviometría	1970-	2013	413294	4550606	1.053
AEMET	2199	Cantimpalos	pluviometría	1955-	2013	402524	4547811	906
AEMET	2440	Aldea del Rey Niño	temperatura	1955-	2012	356059	4493201	1.160
AEMET	2462	Puerto de Navacerrada	temperatura y pluviometría	1967-	2012	414745	4516276	1.894
AEMET	2516	Ataquines	temperatura	1970-	2013	345716	4560666	802
AEMET	2813	Navacepeda de Tormes	pluviometría	1965-	2012	308892	4470347	1.340
AEMET	2828	El Barco de Ávila	temperatura y pluviometría	1955-	1983	285643	4470512	1.007
AEMET	3009E	Orihuela del Tremedal	pluviometría	1986-	2000	614383	4489759	1.450
AEMET	3010	Ródenas	pluviometría	1968-	2006	625505	4499963	1.370
AEMET	3013	Molina de Aragón	temperatura y pluviometría	1951-	2010	594513	4521786	1.056
AEMET	3015	Corduente	pluviometría	1961-	2000	584125	4523281	1.120
AEMET	3018E	Aragoncillo	pluviometría	1968-	2010	580519	4531876	1.263
AEMET	3104	Rascafría-El Paular	temperatura y pluviometría	1967-	2012	425165	4526895	1.159
AEMET	8376B	Jabaloyas	pluviometría	1993-	2006	635600	4456215	1.430
AEMET	8381B	Ademuz-Agro	temperatura y pluviometría	1989-	2010	646722	4436034	740
AEMET	8434A	Viver	temperatura	1971-	2006	704704	4422256	562
AEMET	8478	Arañuel	temperatura	1971-	2006	714943	4438277	406
CHD	2006	Tormes-Hoyos del Espino	caudal	1955-	2012	314676	4467908	1.377
CHD	2016	Cega-Pajares de Pedraza	caudal	1955-	2013	428296	4557678	938
CHD	2057	Pirón-Villovela de Pirón	caudal	1972-	2013	405596	4551929	869
CHD	2085	Tormes-El Barco de Ávila	caudal	1955-	2012	285173	4470362	992
CHD	2714	Cega-Lastras de Cuéllar	caudal	2004-	2013	403509	4571682	838
CHT	3001	Tajo-Peralejos de las Truchas	caudal	1946-	2010	590474	4494474	1.143
CHT	3002	Lozoya-Rascafría(El Paular)	caudal	1967-	2013	425321	4522069	1.270
CHT	3030	Gallo-Ventosa	caudal	1946-	2010	587349	4520522	1.016
CHT	3268	Cabrillas-Taravilla	caudal	1982-	2010	587480	4503395	1.107
CHJ	8104	Ebrón-Los Santos	caudal	1989-	2010	645963	4441366	750

Al comparar los datos simulados de los modelos climáticos con los datos observados se obtiene un error sistemático inherente a cada metodología de reducción de escala y a cada modelo climático (normalmente, ambos introducen un sesgo en los datos). Para corregir este error sistemático, las proyecciones climáticas futuras fueron corregidas de acuerdo con un método paramétrico cuantil-cuantil (Monjo *et al.* 2014), comparando las Funciones de Distribución Acumulativa Empírica (ECDF de sus siglas en inglés) observadas y simuladas y vinculándolas con las ECDF de las reducciones de escala de los datos diarios del reanálisis ERA-40 del Centro Europeo de Previsión Meteorológica a Medio Plazo (European Centre for Medium-Range Weather Forecasts) (Uppala *et al.* 2005).

Como resultado, para cada escenario de cambio climático se obtuvieron temperaturas máximas y mínimas diarias (utilizadas para inferir la temperatura media) así como la precipitación para cada modelo climático. Estos nuevos datos se utilizaron como entrada para modelizar los caudales y la temperatura del agua bajo estos escenarios de cambio climático.

3.2.4 Modelización hidrológica

Se realizó la predicción prospectiva de los caudales de cada una de las 10 estaciones de aforo mediante modelos hidrológicos basados en datos, desarrollados con el algoritmo M5 (Quinlan 1992). Este procedimiento ha demostrado ser eficaz para modelizar el caudal diario (Solomatine y Dulal 2003, Taghi Sattari *et al.* 2013), incluso en estudios que involucran al cambio climático (Muñoz-Mas *et al.* 2016). El algoritmo M5 es una técnica de partición recursiva similar a los árboles de clasificación y de regresión (Breiman *et al.* 1984) o *Random Forest* (RF) (Breiman 2001), que divide el espacio de entrada en subespacios más pequeños, normalmente maximizando la homogeneidad de los nodos siguientes, representando el valor medio o la clase más frecuente. Sin embargo, en lugar de asignar un único valor o categoría a cada nodo terminal (es decir, hoja del árbol), M5 ajusta un modelo de regresión multi-lineal (Quinlan 1992). En consecuencia, el árbol final se convierte en un modelo multi-lineal por piezas, que puede ser visto como un conjunto de modelos lineales, con cada miembro especializado en determinadas regiones del espacio de entrada (Taghi Sattari *et al.* 2013). Gracias a los modelos multi-lineales terminales, M5 permite la extrapolación en contraste con otras técnicas de aprendizaje que han demostrado una capacidad muy pobre o nula para hacerlo (Hettiarachchi *et al.* 2005).

Los modelos hidrológicos basados en M5 fueron desarrollados en R (R Core Team 2016) con el paquete *Cubist* (Kuhn *et al.* 2014). Se entrenó un solo árbol M para cada estación de aforo y las predicciones se apoyaron en la observación del vecino más cercano para reducir las predicciones de caudal potencialmente poco fiables. Por último, se permitió a M5 decidir el número final de hojas en el árbol del modelo.

A partir de los estudios previos, los modelos hidrológicos fueron entrenados usando como variables de entrada los datos históricos de lluvia y temperatura, tanto diarios como mensuales y trimestrales (Solomatine y Dulal 2003, Muñoz-Mas *et al.* 2016). Estos tres grupos de variables pretenden reflejar las causas de los caudales punta, normales y base. El estudio implicó a varios ríos con diferentes comportamientos hidrológicos, por lo que el conjunto inicial de variables de entrada fue mayor que el utilizado en otros estudios (Solomatine y Dulal 2003, Taghi Sattari *et al.* 2013, Muñoz-Mas *et al.* 2016). Las variables diarias incluyeron la precipitación y la temperatura desde el día actual hasta el 15º día previo (16 variables en total). Las variables

mensuales se calcularon utilizando el promedio móvil de los 12 meses anteriores (12 variables en total) y los datos trimestrales se calcularon a partir de la media móvil del mes actual al 24º mes previo (8 variables en total). En consecuencia, las variables diarias se superponen con la variable del mes actual y las primeras cuatro variables trimestrales se superponen con los datos mensuales. Así, se utilizaron 72 variables (36 para la temperatura y 36 para la precipitación).

El conjunto completo de variables de entrada puede ser relevante para algunos sistemas fluviales, aunque puede provocar un sobreajuste de los datos en otros. Por lo tanto, a diferencia de los estudios previos que utilizaron conjuntos de variables de entrada más pequeños (Muñoz-Mas *et al.* 2016), el subconjunto variable final se optimizó siguiendo el enfoque progresivo paso a paso (Kittler 1978). Este ambicioso enfoque se basa en la adición iterativa de variables de entrada mientras que el rendimiento mejora y se detiene tan pronto el rendimiento se degrada. Sin embargo, este enfoque puede causar la consideración de conjuntos de variables no relacionadas (es decir, precipitaciones disjuntas y períodos variables de temperatura). Para controlar posibles inconsistencias, la optimización comenzó por probar las variables relacionadas con las precipitaciones y sólo probó las variables de temperatura para los retardos que coinciden con las variables relacionadas con las precipitaciones seleccionadas. No se tomó ninguna precaución con respecto a la correlación entre las variables de entrada (Solomatine, comunicación personal), y el enfoque progresivo por pasos buscó la maximización del índice de Eficiencia de Nash-Sutcliffe (NSE) (rango viable de $-\infty$ a 1, Nash y Sutcliffe 1970) en una validación cruzada con cinco bloques, como se indica en Borra y Di Ciaccio (2010). Siguiendo los estudios previos (Fukuda *et al.* 2013, Muñoz-Mas *et al.* 2016), una vez que se determinó el conjunto óptimo de variables, se desarrollaron árboles M5 individuales para realizar la predicción prospectiva del caudal bajo los escenarios de cambio climático.

En consecuencia, se obtuvieron resultados diarios para cada estación de aforo de caudales, que se analizaron mensual y estacionalmente usando los siguientes estadísticos: caudal mínimo (Q_{min}), caudal del percentil 10 (Q_{10}), caudal medio (Q_{med}) y caudal máximo (Q_{max}). También se examinaron las aportaciones anuales y los días de caudal =0.

Para evaluar la significación de las tendencias del caudal a lo largo del siglo, se utilizó el análisis de la pendiente de Sen (paquete *Trend* de R [Pohlert 2016], p-valor $\leq 0,05$) con los horizontes H2050 y H2099.

Por último, se estudió la variación de los patrones del caudal medio estacional (trimestral) mediante el análisis de agrupamiento (clustering) de la tasa de cambio de dicho caudal normalizado en H2050 y H2099 para los escenarios RCP4.5 y RCP8.5 respecto del año 2015 (Ward Hierarchical Clustering - paquete *Cluster* de R [Maechler 2013]).

3.2.5 Modelización de la temperatura fluvial

La temperatura fluvial fue simulada mediante la ampliamente utilizada aproximación de Mohseni *et al.* (1998), que fue modificada en esta tesis para incorporar el efecto de la temperatura del periodo de tiempo inmediatamente anterior y el caudal. El modelo se nutre con la temperatura media diaria del aire (*DMAT* de sus siglas en inglés) y del caudal medio diario (Q_{med}) para dar como resultado un valor de la temperatura media diaria del río (*DMST* de sus siglas en inglés). Se utilizó *DMST* porque, como ya se indicó en el capítulo 2.2.4, refleja mejor las condiciones

promedio que los peces (la trucha en este caso) experimentarán durante un período prolongado de tiempo así como la fluctuación diaria en los flujos de calor.

El modelo empleado es del tipo regresivo no lineal. Se eligió éste (el modelo logístico de Mohseni *et al.* 1998) frente a modelos de aprendizaje automático como los árboles de clasificación y regresión (De'ath y Fabricius 2000) y *Random Forest* (Breiman 2001) debido a que los parámetros en los primeros tienen significación física y mayor transferibilidad (Wenger y Olden 2012). Así, los modelos describieron el comportamiento de la temperatura ajustando los datos a una curva sigmoide, lo que afecta a la tendencia de las temperaturas más elevadas del agua, las cuales presentan un gradiente atenuado debido al enfriamiento evaporativo, siendo más fiables que las regresiones lineales (Mohseni y Stefan 1999). Al mismo tiempo, cabe esperar que la predicción de la temperatura del aire sobrepasará el rango de temperatura observada, por lo tanto los modelos que aseguran la transferibilidad deberían ser preferidos a los modelos de aprendizaje automático (Wenger y Olden 2012). El modelo de Mohseni *et al.* (1998) fue modificado ya en el capítulo 2 de esta tesis para incluir la trayectoria de la temperatura y así mejorar su rendimiento cuando se modeliza la temperatura diaria (Término 1 en la ecuación).

$$T_s = \underbrace{\mu + \frac{\alpha - \mu}{1 + e^{\gamma(\beta - T_a)}} + \lambda(\Delta T_a)}_{\text{Término 1}} + \underbrace{\frac{\omega}{1 + e^{\delta(\tau - Q)}}}_{\text{Término 2}}$$

Además, el modelo se modificó adicionalmente introduciendo el caudal medio diario (Q) a través de una función logística con tres parámetros (término 2 en la ecuación): ω es la variación máxima observable en la temperatura debido a la diferencia de caudal (dado en °C), τ representa el valor de caudal al que la tasa de cambio de la temperatura del río con respecto al caudal es máxima ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$), y δ es esta tasa máxima en τ .

Se utilizó una regresión *bootstrap* en bloques no paramétrica (Liu y Singh 1992) para estimar los parámetros de los modelos modificados de Mohseni (con y sin caudal) y se comprobó la normalidad y la no autocorrelación de los residuos con las pruebas de Shapiro y de Durbin-Watson, así como la Función de Autocorrelación Parcial (PACF de sus siglas en inglés) de 7 días de retardo. Los cálculos se realizaron utilizando R. Se calculó un intervalo de confianza del 95% para cada parámetro. Se utilizó el criterio de información bayesiano (*BIC*) y el criterio de información de Akaike (*AIC*) para probar los modelos de ocho parámetros contra los de cinco.

Se permitió que el parámetro μ fuera menor que cero en el proceso de modelización aunque ésta sea la temperatura de congelación donde, por tanto, la función debería truncarse en la práctica. Esto se hizo porque mejora el comportamiento del modelo fuera de la zona de congelación. La relación entre la amplitud térmica $\alpha - \mu$ y el indicador de estabilidad térmica λ se estudió utilizando la correlación de Pearson.

La geología es determinante del tiempo de residencia de las aguas subterráneas profundas en el acuífero (Chilton 1996), y el tiempo de residencia influye en la temperatura de descarga. Para explorar las relaciones entre los regímenes térmicos y la geología, se completó un estudio estratificado de los valores de los parámetros en función de las clases litológicas

mediante una prueba t con corrección de Bonferroni ($p < 0,05$). En el mismo sentido, se calcularon y estudiaron los incrementos de las medias anuales de la temperatura media diaria (ΔT_{med}), mínima (ΔT_{min}) y máxima (ΔT_{max}) en función de la litología.

Los cambios en los patrones de la temperatura media mensual fluvial se estudiaron mediante agrupamiento de los incrementos de temperatura en H2050 y H2099 y los escenarios RCP4.5 y RCP8.5 (Ward Hierarchical Clustering – paquete *Cluster* de R [Maechler 2013]).

3.2.6 Cambios en el hábitat térmico

Se han descrito diversas temperaturas de tolerancia y límites de nicho térmico para la trucha común (Tabla 3-3) (Elliott *et al.* 1995, Forseth *et al.* 2009, Elliott y Elliott 2010 –véase capítulo 2 de esta tesis–). El nicho térmico debe reflejar la eficiencia energética: mucho tiempo por encima de un umbral hace a los animales competidores menos eficientes y su rendimiento decrecerá de modo crítico (Magnuson *et al.* 1979; Verberk *et al.* 2016). Así, este estudio se centra en el nicho térmico realizado. El umbral elegido para este estudio fue la ocurrencia de *DMST* por encima de 18,7°C durante siete o más días consecutivos porque se ha mostrado como el valor más adecuado para representar el nicho térmico realizado (capítulo 2 de esta tesis). El período mínimo de 7 días consecutivos suele ser el tiempo establecido para determinar la tolerancia térmica (Elliott y Elliott 2010) de modo que cuando se exceda un umbral durante este período, el riesgo de muerte (exclusión en el caso del nicho térmico) aumente con severidad. El uso de la media diaria en lugar del máximo diario es mejor para reflejar las condiciones promedio que la trucha debe experimentar durante un período prolongado. Además, estudiar *DMST* durante 7 días consecutivos por encima del umbral es la opción más precisa y fiable (capítulo 2 de esta tesis y ANEJO I). Además, el umbral elegido fue determinado en el propio río Cega, objeto también de este capítulo.

Tabla 3-3. Diferentes clases de umbrales térmicos encontrados en la bibliografía para clases emergidas de trucha. El tipo de experimentos diferencia entre experimentos con temperatura controlada (laboratorio) y no controlada (salvaje). Se muestra la latitud de los lugares donde se desarrolló el experimento.

variable	temperatura (°C)	tipo de experimento	latitud	referencia
crecimiento máximo	13,1	laboratorio	54°N	Elliott <i>et al.</i> 1995
crecimiento máximo	16	laboratorio	61°N	Forseth y Jonsson 1994
crecimiento máximo	16,9	laboratorio	43°N	Ojanguren <i>et al.</i> 2001
crecimiento máximo	13,2	salvaje	43°N	Lobón-Cerviá y Rincón 1998
crecimiento máximo	13	salvaje	41°S	Allen 1985
crecimiento máximo	15,4-19,1	laboratorio	59°N	Forseth <i>et al.</i> 2009
óptimo térmico	14,2	salvaje	47°N	Hari <i>et al.</i> 2006
límite superior de crecimiento	19,5	salvaje	41°S	Allen 1985
límite superior del nicho térmico	20	salvaje	47°N	Hari <i>et al.</i> 2006
límite superior del nicho térmico*	18,1	salvaje	41°N	Santiago <i>et al.</i> 2016
límite superior del nicho térmico*	18,7	salvaje	41°N	Santiago <i>et al.</i> 2016
temperatura crítica de alimentación	19,4	laboratorio	54°N	Elliott <i>et al.</i> 1995
temperatura crítica de alimentación	≥ 23	laboratorio	59°N	Forseth <i>et al.</i> 2009
letalidad incipiente*	24,7	laboratorio	54°N	Elliott 1981
letalidad crítica	27,8	laboratorio	Noruega	Grande y Andersen 1991
letalidad crítica**	29,7	laboratorio	54°N	Elliott 2000

*: 7 días; **: 10 min.

Una vez que se modeló *DMST*, se calcularon la frecuencia por año de los eventos de 7 o más días consecutivos por encima del umbral ($TAT \geq 7$), el total de días por año por encima del umbral (*DAT*) y el máximo de días consecutivos por año por encima del umbral (*MCDAT*) para todo el período de 2015 a 2099.

Para evaluar la tendencia general de las alteraciones del hábitat térmico a mediados (H2050) y al final del siglo (H2099), se calcularon $TAT \geq 7$, *DAT* y *MCDAT* en cada punto de muestreo para cada escenario de cambio climático y se compararon con las condiciones actuales. Los puntos de muestreo representaron una amplia gama de condiciones geológicas (Tabla 3-1) e hidrológicas (Figura 3-3) en las tres cuencas principales.

La amplia y regular distribución de los puntos de muestreo en los ríos Cega, Pirón y Lozoya permitió estudiar la relación entre el promedio anual del *DMST* y la altitud, y se detectó una alta correlación ($R^2 = 0,986, 0,985$ y $0,881$, respectivamente). Se llevó a cabo una interpolación altitudinal de los parámetros del modelo y, para su traslado a un sistema de información cartográfica, se utilizó un modelo de elevación digital del terreno (DEM, a una resolución de 5 m, obtenido del LIDAR, IGN [Instituto Geográfico Nacional] <http://centrodedescargas.cnig.es/CentroDescargas/buscadorCatalogo.do?codFamilia=MDT05>). De este modo se determinaron las coordenadas geográficas y la altitud (x, y, z) de los puntos en que se producirá la transgresión del umbral fijado en las simulaciones de los efectos del cambio climático. Con dicha información se puede determinar la altitud y el porcentaje de la longitud de río en las que se han perdido las condiciones térmicas adecuadas para la trucha. Se empleó ArcGis® 10.1 (por ESRI®) para manejar el DEM.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Cambio climático

En los escenarios de cambio climático, todas las estaciones meteorológicas experimentan importantes incrementos de temperatura (*DMAT*) a lo largo del siglo XXI, y esta tendencia resulta ser más pronunciada en el escenario RCP8.5, especialmente en verano y en menor medida en invierno (tendencias anuales en la Figura 3-4, resultados estacionales por ubicación en las Figuras A1 a A22 del ANEJO III). Las variaciones de temperatura son paralelas en ambos escenarios hasta mediados del siglo, cuando el escenario RCP8.5 predice una tendencia similar y los aumentos se hacen más pequeños en el escenario RCP4.5. El cambio de la temperatura media anual para el RCP4.5 fluctúa entre 2°C y 2,5°C a mediados de siglo (3-4°C en verano) y entre 2,5°C y 3,5°C a finales de siglo (3,5-4,5°C en verano). El cambio anual para el RCP8.5 se sitúa entre 2°C y 3°C a mediados de siglo (3,5-4,5°C en verano) y entre 5°C y 7°C a finales del siglo (7-8°C en verano).

El cambio de la precipitación anual ($\text{mm} \cdot \text{año}^{-1}$) fluctúa sin arrojar cambios significativos (Figura 3-4), aunque los valores estacionales sí varían (Figuras A1 a A22). Para el escenario RCP4.5 se predice una ligera disminución de la precipitación total a mediados del siglo (-7%), que volverá a los valores actuales a finales del mismo. En RCP8.5 predice una tendencia estable hasta mediados del siglo, y una ligera disminución (-10%) hacia su final. Los cambios más importantes se prevé que ocurran en otoño.

Figura 3-4. Incrementos de la temperatura media del aire y la precipitación total anual para los nueve modelos climáticos generales y los dos escenarios de cambio climático (todas las estaciones meteorológicas estudiadas): cada línea representa una estación, modelo y escenario.

3.3.2 Régimen hidrológico

En general, las disminuciones de caudal se consolidarán a lo largo del siglo, pero de manera diferente entre diferentes sitios. Las estaciones de aforo situadas en los extremos occidental (Tormes) y oriental (Ebrón) del área de estudio experimentarán un aumento de los caudales en H2099, después de haber disminuido a mediados del siglo XXI. En la estación del Lozoya se producirán las reducciones de caudal más intensas, seguida por las del Pirón y Cega-Lastras, Tajo y Gallo, y Cabrillas. También se predice que los patrones de cambio del régimen de caudal estarán vinculados a un gradiente longitudinal de este a oeste, con un menor impacto del cambio climático en las estaciones occidentales y en el Ebrón (extremo Este).

Los modelos hidrológicos mostraron un buen comportamiento: todos lograron valores de NSE $\geq 0,7$. Cada modelo fue construido con diferentes conjuntos de variables (Tabla A1 del ANEJO IV). La Figura 3-5 muestra los resultados mensuales de Q_{med} para las simulaciones de los escenarios RCP4.5 y RCP8.5 en H2050 y H2099, con los percentiles 10 y 90 (sombreado), resaltando las variaciones significativas.

3.3.2.1 Escenario RCP4.5

Los cambios estadísticamente significativos ($p < 0,05$) son raros en H2050, con la excepción de Cega-Lastras y Lozoya (Tabla 3-4, Figura 3-5). En H2099, en general no se producen cambios importantes respecto de H2050, pero la significación estadística es mayor.

Figura 3-5. Caudal mensual predicho en H2050 y H2099 para los escenarios RCP4.5 y RCP8.5. El área sombreada indica la fluctuación decenal. Los triángulos muestran una tendencia negativa o positiva significativa (pendiente de Sen $p \leq 0,05$) indicada por las marcas debajo de cada gráfico.

HÁBITATS MENGUANTES DEBIDO AL CAMBIO CLIMÁTICO: EFECTOS DEL CAUDAL Y LOS CAMBIOS DE TEMPERATURA EN LA RETAGUARDIA DE LA DISTRIBUCIÓN DE UN PEZ DE AGUA FRÍA

Tabla 3-4 Variaciones estacionales significativas de las variables de caudal en porcentaje (%) (DEF: invierno, MAM: primavera, JJA: verano, SON: otoño) para H2050 y H2099 en los escenarios y RCP4.5 y RCP8.5.

HORIZONTE 2050													HORIZONTE 2099													
escenario	variable	periodo	Tormes-Hoyos	Tormes-Barco	Cega-Pajares	Cega-Lastras	Pirón	Lozoya	Tajo	Gallo	Cabrillas	Ebrón	escenario	variable	periodo	Tormes-Hoyos	Tormes-Barco	Cega-Pajares	Cega-Lastras	Pirón	Lozoya	Tajo	Gallo	Cabrillas	Ebrón	
RCP4.5	Aportación	anual											RCP4.5	Aportación	anual											
	Q=0	anual												Q=0	anual											
		DEF													DEF											
		MAM													MAM											
	Qmin	JJA												Qmin	JJA											
		SON													SON											
		DEF													DEF											
		MAM													MAM											
	Q10	JJA												Q10	JJA											
		SON													SON											
		DEF													DEF											
	MAM												MAM													
Qmed	JJA											Qmed	JJA													
	SON												SON													
	DEF												DEF													
	MAM												MAM													
Qmax	JJA											Qmax	JJA													
	SON												SON													
RCP8.5	Aportación	anual											RCP8.5	Aportación	anual											
	Q=0	anual												Q=0	anual											
		DEF													DEF											
		MAM													MAM											
	Qmin	JJA												Qmin	JJA											
		SON													SON											
		DEF													DEF											
		MAM													MAM											
	Q10	JJA												Q10	JJA											
		SON													SON											
		DEF													DEF											
	MAM												MAM													
Qmed	JJA											Qmed	JJA													
	SON												SON													
	DEF												DEF													
	MAM												MAM													
Qmax	JJA											Qmax	JJA													
	SON												SON													

Las únicas reducciones significativas en las aportaciones anuales en H2050 se predicen en dos estaciones de aforo (Lozoya y Tajo). Los cambios en Q_{med} son menos significativos en invierno, con los cambios más relevantes en la estación de aforo del Lozoya (Tabla 3-4, Figura 3-5). En H2050, las reducciones de Q_{min} y Q_{10} más generales y significativas se producen en Cega-Lastras (durante todo el año). Los cambios significativos en Q_{max} son escasos. No hay aumento significativo de los días de caudal =0 en H2050 (Tabla 3-4).

En H2099 se predicen reducciones significativas de las aportaciones anuales respecto de 2015 en 7 estaciones de aforo, aunque en las que las reducciones eran ya significativas en 2050 (Lozoya y Tajo) el valor de éstas es el mismo. En H2099, Q_{med} , disminuye de modo más general y significativo en las estaciones de la cuenca del Tajo, principalmente (Tabla 3-4, Figura 3-5). Lo mismo ocurre con Q_{min} y Q_{10} , aunque a las estaciones de la cuenca del Tajo hay que añadir Cega-Lastras y Pirón. Los cambios significativos en Q_{max} se concentran también principalmente en la cuenca del Tajo. En H2099, el incremento del número de días con caudal =0 es sólo significativo en las estaciones de Cega-Lastras y Pirón (Tabla 3-4).

3.3.2.2 Escenario RCP8.5

Los resultados más significativos se producen en Cega-Lastras y Lozoya en ambos horizontes, si bien en H2099 se predicen fuertes descensos de los valores de caudal en la mayoría de las estaciones de aforo (Tabla 3-4, Figura 3-5).

En H2050, las reducciones significativas de las aportaciones anuales se producen en 5 estaciones de aforo (las de la cuenca del Tajo y Cega-Lastras). Los cambios en Q_{med} son poco significativos en invierno en H2050 salvo en las estaciones del Cabrillas y el Tajo. Las disminuciones significativas en Q_{min} y Q_{10} en Cega-Lastras en H2050 ocurren durante todo el año. El aumento del número de días de caudal =0 en H2050 es significativo solo en Cega-Lastras.

En H2099, las reducciones de las aportaciones anuales se incrementan y se vuelven significativas en 9 de las 10 estaciones de aforo. Las estaciones de aforo con disminuciones sustanciales en todas las variables en H2099 son Lozoya, Cega-Lastras, Pirón, Tajo, Gallo y Cabrillas, con menores disminuciones en Cega-Pajares y en ambas estaciones del Tormes, donde incluso se pueden dar algunos incrementos estacionales. El aumento del número de días de caudal =0 es significativo en H2099 en Cega-Lastras, Pirón y Gallo.

3.3.2.3 Patrones geográficos

El estudio del agrupamiento (*clustering*) de estaciones de aforo según las variaciones estacionales del régimen de caudal, muestra la importancia de diferenciar la escala local ya que la respuesta hidrológica es consecuencia de las condiciones macroclimáticas, pero también mesoclimáticas.

Es reconocible un patrón geográfico cuando se somete a agrupamiento estacional el régimen de caudal actual (2006-2015) (Figura 3-6, coeficiente de aglomeración, $c.a.= 0,81$). Los resultados de nuevos agrupamientos realizados a partir de las desviaciones que experimentarán estos regímenes en diferentes escenarios y horizontes se muestran en la Figura 3-7a. En el escenario RCP4.5, en H2050 ($c.a.= 0.73$), las estaciones de aforo más diferenciadas del resto por las desviaciones en el régimen de caudal son las localizadas en Cega-Lastras (invierno), Pirón (otoño) y Ebrón (verano). En RCP4.5, en H2099 ($c.a.= 0.56$), son Cega-Pajares (primavera),

Tormes-Hoyos (verano) y Ebrón (otoño) las estaciones más diferenciadas. En RCP8.5, en H2050 (c.a.= 0.61), son Pirón (primavera, verano y otoño), Lozoya y Ebrón (ambos en invierno). En RCP8.5 en H2099 (a.c. = 0.72), son Cega-Pajares (primavera) y Ebrón (verano, otoño e invierno).

Figura 3-6. Estaciones de aforo agrupadas por el régimen de caudales estacional normalizado actual. Las estaciones de aforo están clasificadas por la geología dominante en su cuenca vertiente.

3.3.3 Temperatura fluvial

3.3.3.1 Comportamiento de los parámetros del modelo y tendencias generales

La inclusión del componente del caudal en el modelo mejora su rendimiento en 12 de los 28 casos en que se contó con información de caudales para utilizar en la modelización (Tabla 3-5). Que no mejore en los otros 16 casos se debió en unas ocasiones a la ausencia de convergencia de valores en el proceso de regresión, y en otras a que los valores obtenidos no mejoran los resultados ya que el componente del caudal es virtualmente cero. Consecuentemente, en dichos 16 casos se utilizó el modelo de cinco parámetros, al igual que en los tres que no contaban con información de caudal. Los parámetros calculados se muestran en la Tabla 3-6.

Para la muestra completa ($n = 31$), la correlación de Pearson entre la amplitud térmica ($\alpha - \mu$) y λ es significativa ($-0,832$; $p < 0,0001$). A medida que aumenta la amplitud térmica, λ se vuelve más negativo (menos resistencia). A medida que la amplitud térmica disminuye, λ se aproxima a cero (más resistencia).

Figura 3-7. Sitios de estudio agrupados por las tasas de cambio predichas del caudal medio mensual (estaciones de aforo) y por el aumento predicho de la temperatura media mensual (°C, en las ubicaciones de los termógrafos) para H2050 y H2099 en los escenarios RCP4.5 y RCP8.5. Los ejes muestran la posición geográfica (coordenadas UTM). Los colores y números muestran los grupos (clusters).

Tabla 3-5. Criterio de información Bayesiano (BIC) y de Akaike (AIC) para los modelos de temperatura fluvial con cinco y ocho parámetros.

sitio	BIC 5	BIC 8	AIC 5	AIC 8
Tormes2	2.076	1.912	2.109	1.838
Tormes3	2.347	2.275	2.347	2.235
Cega1	1.815	1.732	1.790	1.694
Pirón1	1.726	1.531	1.700	1.492
Lozoya1	5.097	4.925	5.065	4.876
Lozoya2	3.979	3.928	3.947	3.882
Lozoya3	3.842	3.674	3.812	3.629
Lozoya4	5.077	4.736	5.049	4.688
Cabrillas	2.553	2.173	2.523	2.127
Ebrón	625	170	599	130
Vallanca1	1.439	1.360	1.411	1.317
Vallanca2	1.323	1.280	1.294	1.237

Tabla 3-6. Valores de los parámetros de los modelos de la temperatura fluvial en cada sitio.

Sitio	μ (°C)	α (°C)	$\alpha-\mu$ (°C)	γ (°C ⁻¹)	β (°C)	λ	ω (°C)	δ (m ³ s)	τ (m ³ s ⁻¹)
Aravalle	0,1	23,3	23,2	0,14	10,79	-0,31			
Barbellido	1,1	19,2	18,1	0,23	12,19	-0,30			
Garganta de Gredos	2,4	19,0	16,6	0,18	14,06	-0,29			
Tormes1	-1,1	20,8	21,9	0,16	11,00	-0,35			
Tormes2	3,4	24,6	21,3	0,14	11,82	-0,31	-3,98	61,43	0,37
Tormes3	-0,1	30,5	30,6	0,12	12,61	-0,39	-2,85	223,69	0,22
Pirón1	-1,4	19,1	20,5	0,09	14,33	-0,18	-2,08	72,82	0,15
Pirón2	0,6	15,5	14,9	0,22	12,11	-0,23			
Pirón3	7,2	14,0	6,8	0,29	10,17	-0,10			
Pirón4	-0,6	18,3	18,9	0,15	8,20	-0,29			
Pirón5	-4,6	21,7	26,3	0,13	8,92	-0,40			
Cega1	1,4	15,6	14,2	0,19	15,92	-0,22	-1,53	112,98	0,27
Cega2	-0,6	18,0	18,6	0,17	16,03	-0,31			
Cega3	-2,0	24,7	26,6	0,14	15,35	-0,41			
Cega4	-0,3	19,9	20,2	0,16	12,21	-0,35			
Cega5	-2,4	18,1	20,5	0,13	7,85	-0,31			
Cega6	0,7	22,4	21,7	0,13	13,84	-0,38			
Lozoya1	0,4	19,5	19,1	0,18	11,90	-0,24	-1,33	11,93	0,41
Lozoya2	0,3	20,2	20,0	0,19	11,63	-0,28	-1,27	13,16	0,38
Lozoya3	1,1	21,0	19,9	0,19	10,62	-0,29	-1,74	23,44	0,49
Lozoya4	1,7	22,0	20,2	0,17	10,29	-0,27	-2,19	17,04	0,48
Tajo-Peralejos	1,1	21,0	19,9	0,11	11,01	-0,17			
Tajo-Poveda	1,3	20,4	19,2	0,15	9,95	-0,38			
Gallo	0,4	20,2	19,8	0,13	7,76	-0,18			
Cabrillas	8,3	15,3	7,0	0,21	9,23	-0,04	-1,38	13,56	1,25
Ebrón	5,5	17,0	11,4	0,07	6,58	-0,06	1,73	-1,78	3,16
Vallanca1	-0,5	16,9	17,4	0,09	4,70	-0,12	1,95	-5,21	4,85
Vallanca2	1,4	16,8	15,4	0,10	5,36	-0,11	1,54	-11,29	5,29
Palancia1	11,7	15,3	3,6	0,19	13,92	-0,03			
Palancia2	9,3	16,1	6,8	0,27	12,73	-0,11			
Villahermosa	7,8	18,0	10,2	0,27	16,46	-0,20			

3.3.3.2 Temperatura y litología

Los valores de los parámetros del modelo mostraron diferente comportamiento en función con la litología, y esto tendrá influencia sobre la respuesta térmica al cambio climático.

La amplitud térmica es más alta en los sitios caracterizados como ígneos ($\bar{\alpha} - \bar{\mu} = 20,4^{\circ}\text{C}$) que en los carbonatados ($\bar{\alpha} - \bar{\mu} = 13,1^{\circ}\text{C}$). Los valores de β fueron más altos en sitios ígneos ($\bar{\beta} = 12,7^{\circ}\text{C}$) que en los carbonatados ($\bar{\beta} = 7,8^{\circ}\text{C}$), y λ fue significativamente mayor ($\bar{\lambda} = -0,140$) en los sitios carbonatados que en los ígneos ($\bar{\lambda} = -0,292$) y los cuaternario-detríticos ($\bar{\lambda} = -0,305$) (Figura 3-8). Todas estas diferencias son significativas (test de la t de Student con corrección de Bonferroni, $p < 0,001$).

Entre los modelos de 8 parámetros ($n = 12$), también se encuentran diferencias significativas entre las clases litológicas para ω y τ (test de la t de Student con corrección de Bonferroni, $p < 0,001$). En ambos casos, los valores ω y τ fueron más altos en los sitios carbonatados ($\bar{\omega} = 0,96^{\circ}\text{C}$; $\bar{\tau} = 3,640 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) que en los ígneos ($\bar{\omega} = -2,12^{\circ}\text{C}$; $\bar{\tau} = 0,345 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). Las diferencias de δ entre clases litológicas fueron menos significativas ($\bar{\delta} = -1,18 \text{ m}^3 \cdot \text{s}$, sitios carbonatados; $\bar{\delta} = 67,06 \text{ m}^3 \cdot \text{s}$, sitios ígneos; $p < 0,10$).

Figura 3-8. Distribución de los valores de los parámetros del modelo de temperatura fluvial ($\alpha - \mu$, β , γ y λ) en relación con la litología. La significación estadística de las diferencias fue comprobada por medio de la prueba de la t de Student con corrección de Bonferroni ($p < 0,05$).

En el escenario RCP4.5, ΔT_{min} se comporta de modo significativamente diferente en sitios detrítico-cuaternarios que en sitios carbonatados e ígneos. En el escenario RCP8.5, esta diferencia sólo se encuentra entre los sitios detrítico-cuaternarios y carbonatados. ΔT_{med} muestra diferencias significativas entre los sitios carbonatados e ígneos y detrítico-cuaternarios, en ambos escenarios. Todos estos resultados son comunes a ambos horizontes, H2050 y H2099.

Finalmente, en H2050, se encuentran diferencias significativas entre $\Delta T_{\max}$ en sitios carbonatados e ígneos en ambos escenarios y, si bien esto ocurre del mismo modo en H2099 en el escenario RCP4.5, las diferencias también son significativas entre sitios carbonatados y cuaternarios-detríticos en el escenario RCP8.5 (Figura 3-9).

Figura 3-9. Distribuciones de $\Delta T_{\min}$, ΔT_{med} y $\Delta T_{\max}$ en relación con la litología en los escenarios de cambio climático RCP4.5 y RCP8.5 para H2050 y H2099. Tiempo de referencia: período simulado 2010-2019.

Los resultados del análisis de la agrupación de las estaciones de muestreo en función de la temperatura media mensual del agua muestran grupos muy homogéneos entre las diferentes combinaciones de horizontes y escenarios, estando la respuesta térmica de los ríos y arroyos muy vinculados a la geología (Figura 3-7b). Las estaciones carbonatadas de Cabrillas (al este) y Pirón 3 (bajo la fuerte influencia de manantiales) forman un conjunto de ubicaciones que muestran baja amplitud térmica y en los que λ es la más cercana a cero. En el otro extremo, un grupo formado principalmente por estaciones graníticas (cuencas del Lozoya y Tormes) y varias estaciones en la cuenca detrítica de la cuenca Cega-Pirón, muestra mayor amplitud térmica y valores más negativos de λ que el anterior. Todas las demás estaciones presentan valores intermedios tanto de amplitud como de resistencia térmica.

3.3.3.3 Efectos de la reducción de caudal sobre la temperatura fluvial

Se ha visto cómo la disminución de caudal se traduce en aumentos de temperatura.

El efecto de la variación del caudal en la temperatura se analizó en las siguientes estaciones: Tormes 2, Tormes 3, Pirón 1, Cega 1, Lozoya 1 a 4, Cabrillas, Ebrón 1 y Vallanca 1 y 2. Estos son los sitios en los que el modelo de 8 parámetros mejora al modelo de 5 parámetros. En todos estos casos se encontraron diferencias de temperatura del agua entre los modelos de 5 y 8 parámetros, y la reducción del caudal de verano condujo a un aumento adicional en la temperatura del agua, aumentando DAT , $TAT \geq 7$ y $MCDAT$. Entre estos casos, el umbral de $18,7^{\circ}\text{C}$ sólo se supera en el Lozoya y el Tormes, aumentando la pérdida de hábitat térmico. En Cega 1,

Cabrillas y Ebrón, α está por debajo del umbral térmico, y en Pirón 1, el aumento de temperatura no es suficiente para superar el umbral.

Para evaluar cómo el modelo de 8 parámetros mejora al de 5 parámetros en capacidad para detectar las violaciones de los umbrales, se han calculado la diferencia entre el valor máximo anual de *DMST* estimado por uno y otro modelo. En todas las estaciones de muestreo, el modelo de 8 parámetros arrojó valores hasta 3,6°C más altos de *DMST* (en Tormes 2). Esta diferencia no es tan grande en otras estaciones, que muestran un mínimo desacuerdo de 0,01°C (en Ebrón y Cabrillas). En general, las mayores divergencias entre ambos modelos se encuentran en las cuencas de litología ígnea, mientras que en las carbonatadas las diferencias son mínimas. Dado que *DMST* es una variable relevante para detectar desviaciones del nicho térmico, se concluye que el empleo del modelo más complejo, de 8 parámetros, es mejor para predecir los efectos del cambio climático, especialmente en cuencas ígneas.

3.3.4 Efecto del cambio climático sobre el hábitat de la trucha común

La longitud del hábitat térmico de la trucha sufrirá importantes reducciones a causa de la elevación de la temperatura del agua y a la mayor duración de los periodos cálidos.

En las predicciones para H2050, el umbral de 18,7°C ($TAT \geq 7$) es violado en 8 sitios en el escenario RCP4.5 y en 6 sitios en el escenario RCP8.5. En las simulaciones de cambio climático para H2099, el umbral es violado en 8 sitios en el escenario RCP4.5 y en 13 en el escenario RCP8.5. Estas violaciones implican la pérdida de hábitat térmico para la trucha común.

A finales del siglo (H2099), los aumentos más importantes en $TAT \geq 7$ (Figura 3-10) se producirán en Cega 6, Pirón 5 y Lozoya 3 en el escenario RCP4.5 y en Tormes 1, Cega 4, Cega 6, Lozoya 2, Gallo y Tajo-Poveda en el escenario RCP8.5. Los aumentos más significativos en *MCDAT* (Figura 3-10) ocurrirán en estaciones bajas de naturaleza ígnea y detrítica. De modo general, las temperaturas más altas se prevén en las zonas bajas de las cuencas ígneas y detríticas, alcanzándose un máximo de 24,5°C (Tabla 3-7). En las cuencas carbonatadas solo se predice el rebasado del umbral en dos estaciones de muestreo.

A mediados de siglo (H2050), los principales cambios en el escenario RCP8.5 son comparables a los del RCP4.5 a finales del siglo (H2099). La tendencia en el escenario RCP4.5 es a un calentamiento más lento a partir de mediados de siglo, mientras que el calentamiento se acelera en RCP8.5.

La modelización de la temperatura del agua a lo largo del continuo fluvial mediante interpolación de los parámetros de los modelos de temperatura a lo largo de los cursos de los ríos Cega, Pirón y Lozoya, en combinación con el DEM, predice importantes pérdidas de hábitat térmico, afectando hasta un 56%, un 11% y un 66% de la longitud del río, respectivamente. En los ríos Cega y Pirón, la pérdida se refiere a la proporción de la longitud total del cauce principal habitada por la trucha (98 y 77 km en Cega y Pirón, respectivamente). En Lozoya, la pérdida (20 km) se produce en el tramo situado aguas arriba del embalse de Pinilla, que desconecta los tramos del Lozoya aguas arriba y aguas abajo de la presa. Las máximas pérdidas de hábitat útil suponen el ascenso de la cota de distribución de la trucha en los citados ríos desde los 730 m s.n.m. hasta los 830 m s.n.m. en el Cega, desde los 820 m s.n.m. hasta los 831 m s.n.m. en el Pirón, y desde los 1.090 m s.n.m. hasta los 1.276 m s.n.m. en el Lozoya. En el caso del Cega se

predice, además, la formación de una ventana térmica aguas arriba del citado límite que iría de los 913 m s.n.m. hasta los 1.050 m s.n.m. (Santiago *et al.* 2016).

Figura 3-10. Incremento de TAT ≥ 7 (veces por encima del umbral durante 7 o más días consecutivos por año), MCDAT (máximo número de días consecutivos por encima del umbral por año) y DAT (días totales – por año – por encima del umbral) para H2050 y H2099, y RCP4.5 y RCP8.5 con referencia al periodo inicial simulado 2010-2019.

Tabla 3-7. Valor máximo de la temperatura media diaria del río (°C) en cada estación de muestreo en el momento actual (2015) y los horizontes H2050 y H2099, en los escenarios RCP4.5 y RCP8.5.

estación	valor máximo de la temperatura media diaria del río (°C)					
	RCP4.5			RCP8.5		
	2015	H2050	H2099	2015	H2050	H2099
Aravalle	19,8	20,4	21,0	19,8	20,7	22,0
Barbellido	17,9	18,4	18,7	17,9	18,6	19,3
Garganta de Gredos	16,5	17,1	17,6	16,5	17,4	18,5
Tormes1	18,1	18,6	19,1	18,0	18,9	20,1
Tormes2	20,5	21,2	21,4	20,7	21,1	22,1
Tormes3	21,8	22,7	23,1	22,4	22,4	24,5
Cega1	12,4	13,1	13,6	12,5	13,3	14,0
Cega2	15,2	15,9	16,3	15,2	16,1	17,3
Cega3	19,8	20,7	21,4	19,8	21,0	22,8
Cega4	18,1	18,5	18,9	18,1	18,7	19,7
Cega5	16,6	16,9	17,3	16,6	17,1	17,8
Cega6	18,7	19,5	19,9	18,8	19,6	21,0
Pirón1	12,9	13,8	14,2	13,2	13,9	15,6
Pirón2	14,9	15,1	15,4	14,9	15,3	15,7
Pirón3	14,1	14,1	14,2	14,0	14,2	14,3
Pirón4	17,2	17,5	17,8	17,2	17,7	18,3
Pirón5	19,3	19,8	20,2	19,3	20,0	21,1
Lozoya1	16,8	17,4	17,8	16,8	17,6	18,8
Lozoya2	17,6	18,1	18,6	17,5	18,4	19,6
Lozoya3	19,0	19,5	19,9	18,9	19,7	20,8
Lozoya4	19,5	20,0	20,5	19,5	20,3	21,4
Tajo-Peralejos	16,7	17,2	17,6	16,6	17,4	18,6
Tajo-Poveda	18,1	18,6	19,0	18,1	18,8	19,9
Gallo	17,9	18,3	18,6	17,9	18,4	19,3
Cabrillas	14,9	15,0	15,1	14,9	15,1	15,2
Ebrón	16,2	16,5	16,5	16,2	16,5	17,0
Vallanca1	16,8	17,1	17,3	16,8	17,2	17,9
Vallanca2	16,5	16,8	17,0	16,5	16,9	17,5
Palancia1	15,0	15,1	15,1	15,0	15,1	15,3
Palancia2	16,0	16,1	16,1	16,0	16,1	16,4
Vistahermosa	16,0	16,1	16,1	16,0	16,1	16,5

3.4 DISCUSIÓN

3.4.1 Cambio climático

Los resultados obtenidos en este estudio predicen mayores incrementos de temperatura que los recogidos en IPCC (2013) en los que se basan, lo cual puede producir consecuencias ecológicas más relevantes (Magnuson y Destasio 1997, Angilletta 2009). Los resultados del AR5 del IPCC y su Atlas de Proyecciones Climáticas Globales y Regionales (IPCC 2013) para el área mediterránea sugieren que las sequías probablemente no aumentarán en un futuro próximo. Sin embargo, se espera que la temperatura del aire aumente, aumentando subsiguientemente la evapotranspiración. En el área mediterránea, los estudios regionales han utilizado una resolución más gruesa que en esta tesis, que puede ser apropiada para sus objetivos (e.g., Thuiller et al. 2006); sin embargo, puede ser insuficiente cuando se necesitan predicciones locales como es el caso de esta tesis, en la que se estudian poblaciones de peces

geográficamente confinadas. Por lo tanto, las técnicas finas de reducción de escala, como las empleadas en esta tesis, deben utilizarse cuando se necesita una mayor resolución espacial en las predicciones.

3.4.2 Caudal

Este estudio predice reducciones de caudal significativas para el presente siglo, aunque diferentes entre sí. Existe información abundante sobre el impacto del cambio climático reciente en los regímenes de caudal por todo el mundo (e.g., [Luce y Holden 2009](#), [Leppi et al. 2012](#)) y, más específicamente, en el área de este estudio (e.g., [Ceballos-Barbancho et al. 2008](#), [Morán-Tejeda et al. 2014](#)), pero las predicciones detalladas son poco comunes (e.g., [Thodsen 2007](#)). A nivel regional, se espera una reducción de los recursos hídricos en el área mediterránea ([IPCC 2013](#)). [Milly et al. \(2005\)](#) predijeron una disminución del 10-30% en las aportaciones en el sur de Europa en 2050. En otro estudio a escala global, [van Vliet et al. \(2013\)](#) predijeron una disminución de los caudales medios >25% en la Península Ibérica a finales del siglo (2071-2100), utilizando promedios de los escenarios SRES A2 y B1 ([Nakicenovic et al. 2000](#)). Los resultados del presente estudio predicen que el caudal medio será similar a ese valor (-23%, rango: 0-49%), aunque los escenarios de emisiones empleados aquí son más severos (mayor incremento de CO₂) que en estudios previos.

Las predicciones para el escenario RCP4.5 muestran cambios que van desde reducciones de caudal no significativas hasta reducciones significativas de hasta el 17% ($p < 0,05$). En el escenario RCP8.5, las predicciones de reducción de caudal significativas fueron más generalizadas, alcanzando hasta el 49% de las pérdidas anuales. Los resultados de este estudio también sugieren un incremento relevante en el número de días con caudal=0 para algunas estaciones en el área detrítica en este escenario (RCP8.5). Los cambios predichos son compatibles con los obtenidos en estudios anteriores (como los citados [Milly et al. 2005](#), [van Vliet et al. 2013](#)). Las diferencias aparentes entre las reducciones de caudal obtenidas en este estudio y los anteriores (con menores reducciones de caudal en el presente estudio) podrían deberse a que las predicciones anteriores eran para toda la región (Península Ibérica), mientras que aquí se enfocan a ríos de montaña, mostrándose que la escala de aproximación también es importante.

Primero el clima y luego las características geológicas son determinantes de la respuesta hidrológica ([Raghunath 2006](#)). Las variaciones de las agrupaciones obtenidas respecto de los patrones hidrológicos iniciales parecen muy locales: las agregaciones más fuertes entre los cambios en los regímenes de caudales predichos aún reflejan los componentes geológicos y geográficos. La posición geográfica y el clima están relacionados, siendo más cálido y seco cuanto más al este.

La trucha común es una especie sensible a los cambios en los patrones de caudal debido a que las inundaciones de alta intensidad durante los períodos de incubación y emergencia pueden limitar el reclutamiento ([Lobón-Cerviá y Rincón 2004](#), [Junker et al. 2014](#)). En la Península Ibérica se prevé un aumento de los caudales extremos durante el invierno ([Rojas et al. 2012](#)), lo que afectará negativamente al reclutamiento de truchas. Así, los cambios previstos en el régimen hidrológico pueden someter a las poblaciones de trucha común a una mayor estocasticidad, que ocasionalmente puede llevar a algunas poblaciones a cuellos de botella

insuperables. La trucha es una especie politípica y podría tener una fenología adaptable y una variabilidad intra-poblacional bastante alta en los rasgos de su ciclo biológico. Esto podría permitir una respuesta resistente a la variación en las características del hábitat (Larios-López *et al.* 2015), especialmente en las zonas marginales de distribución. Sin embargo, a pesar de estas fuertes respuestas evolutivas, la combinación actual de escenarios de calentamiento y reducción de caudal excede la capacidad de muchas poblaciones para adaptarse a las nuevas condiciones (Ayllón *et al.* 2016). De acuerdo con las predicciones regionales (Rojas *et al.* 2012, Garner *et al.* 2015), para finales de siglo se esperan reducciones significativas del caudal durante el verano en la mayoría de los ríos y arroyos estudiados, lo que puede significar a su vez la reducción del hábitat disponible para la trucha. El aumento de las sequías extremas que implican el agotamiento absoluto del agua en ciertos tramos de ríos o arroyos será crítico para algunas poblaciones de truchas.

3.4.3 Temperatura fluvial

El modelo desarrollado en este trabajo muestra un buen rendimiento. Bustillo *et al.* (2013) recomendaron la evaluación de los impactos del cambio climático en las temperaturas de los ríos utilizando métodos basados en la regresión que emplean aproximaciones logísticas de las temperaturas de equilibrio (Edinger *et al.* 1968). Estos modelos son, al menos, tan robustos como los modelos más refinados basados en el balance térmico clásico. Debido a que los modelos utilizados en este estudio se basan en este argumento, los modelos de temperatura fluvial desarrollados resultan robustos.

No obstante, también se buscó la relación entre el régimen térmico y otras variables ambientales, además de la temperatura del aire y el caudal, como la geología. Bogan *et al.* (2003) mostraron que las temperaturas del agua fueron controladas únicamente por el clima en sólo el 26% de los 596 tramos fluviales estudiados. Las descargas de agua subterránea, las aguas residuales y los embalses influyeron en la temperatura del agua en el 74% restante de los casos. Loinaz *et al.* (2013) cuantificaron la influencia de la descarga de agua subterránea en las variaciones de temperatura en la cuenca de Silver Creek (Idaho, EE.UU.) y concluyeron que una reducción del 10% en el flujo de agua subterránea puede causar un aumento de más de 0,3°C y 1,5°C en las temperaturas media y máxima, respectivamente. Los tramos estudiados en el presente trabajo no sufrieron influencias de descargas de aguas residuales o embalses (a excepción de la presa de Torrecaballeros en el río Pirón). Kurylyk *et al.* (2015) mostraron que la temperatura de las aguas subterráneas poco profundas influye en los regímenes térmicos de los ríos y arroyos dominados por dichas aguas subterráneas. Dado que el agua subterránea está bajo una fuerte influencia de la geología, podemos esperar que sea un buen indicador de la respuesta térmica, como se muestra aquí. Los parámetros de los modelos describieron con precisión el rendimiento térmico de los lugares de estudio, y se encontraron relaciones significativas entre los parámetros, la litología y la respuesta hidrológica. La amplitud térmica ($\alpha-\mu$) y la temperatura a la tasa máxima de cambio (β) fueron menores y el parámetro de resistencia (λ) fue más cercano a cero, en cuencas con acuíferos altamente amortiguados térmicamente (principalmente carbonatados) que en los otros, especialmente que en las cuencas ígneas.

La bibliografía muestra una amplia diversidad de modelos, cada uno con sus fortalezas y debilidades. Arismendi *et al.* (2014) concluyeron que los modelos de regresión basados en la

temperatura del aire pueden ser inadecuados para proyectar las temperaturas fluviales futuras porque son sólo subrogaciones de la temperatura del aire. En este estudio se muestra que los parámetros, tanto del modelo de Mohseni *et al.* (1998) como de la modificación aquí desarrollada, integran la información de otras variables como la geología o el régimen de caudales. Los valores de los parámetros podrían cambiar con los cambios en la geología (por ejemplo), pero estos cambios podrían modelizarse estudiando el comportamiento de los parámetros. La dinámica de los parámetros es un nuevo frente de investigación, especialmente su comportamiento asintótico, ya que estos modelos podrían predecir con menos exactitud los eventos de temperatura extrema (Arismendi *et al.* 2014). Sin embargo, esto puede afectar a este trabajo sólo si el valor de la asíntota se encuentra por debajo de los umbrales probados de la tolerancia de los peces. Esto puede ocurrir en regímenes térmicos muy amortiguados, como en ríos muy dependientes del agua subterránea. Por lo tanto, no se debe ignorar el efecto del calentamiento climático sobre las aguas subterráneas (subsuperficiales y profundas). La sensibilidad térmica del agua subterránea más superficial es diferente entre el corto plazo (*e.g.*, estacional) y el largo plazo (*e.g.*, multi-decenal), y la relación entre el aire y la temperatura del agua no es necesariamente representativa de esa sensibilidad. Esta variabilidad debe tenerse en cuenta para no subestimar los efectos del calentamiento climático (Kurylyk *et al.* 2015). Así, resulta necesario desarrollar nuevas investigaciones para resolver esta limitación del modelo utilizado integrando este criterio en la parametrización. Puesto que una solución fina podría necesitar métodos prohibitivos (Kurylyk *et al.* 2015), perdiendo las ventajas que hacen atractivo el modelo (los datos de entrada son fáciles de obtener), se debe alcanzar un compromiso entre la precisión mejorada y el aumento del costo.

Los modelos regresivos son sustancialmente específicos del sitio en comparación con los enfoques deterministas (Arismendi *et al.* 2014). Sin embargo, los parámetros de las aproximaciones regresivas utilizadas son físicamente significativos, y necesitan una menor cantidad de variables que pueden limitar la viabilidad de los modelos en áreas donde esos datos son escasos. Por lo tanto, el valor de este tipo de modelo es su aplicabilidad a un gran número de lugares donde los únicos datos disponibles son las temperaturas del aire (y la precipitación y el caudal en menor medida). Los resultados presentados muestran que las predicciones pueden mejorar cuando se incluye el caudal en el modelo de temperatura del agua, especialmente en los períodos en que el flujo bajo y las altas temperaturas coinciden, como sucede a menudo en los ríos y arroyos templados (Arismendi *et al.* 2012). Algunos ríos no muestran sensibilidad a la introducción del caudal en el modelo, lo que no tiene por qué deberse necesariamente a la falta de influencia del caudal sobre la temperatura del agua sino a su menor importancia en comparación con otras fuentes de “ruido”.

En el grupo de ríos que mostraron sensibilidad a la introducción del caudal en el modelo de temperatura, las diferencias entre las temperaturas estimadas del agua para los dos modelos (con y sin caudal) fueron importantes en las cuencas graníticas y las reducciones del caudal de verano aumentaron aún más la temperatura fluvial. Otros estudios ponen de relieve la influencia del caudal sobre la temperatura del agua (*e.g.*, los ríos regulados: Sinokrot y Gulliver 2000; la influencia de la descarga de aguas subterráneas: Loinaz *et al.* 2013; y los ríos naturales, regulados y alimentados por el deshielo: Toffolon y Piccolroaz 2015). Cuando esto ocurre, los picos de caudal deben ser modelizados por separado (Toth *et al.* 2000, Solomatine y Xue 2004).

Por lo tanto, el desarrollo futuro del modelo diseñado en esta tesis debe incluir el efecto de estos eventos de avenida ligados a precipitación extraordinaria.

Las predicciones muestran que el aumento de la temperatura del agua será importante en la mayoría de los sitios de estudio. Las tasas anuales de variación media aumentarán con el tiempo. Stewart *et al.* (2015) predicen un aumento de 1-2°C a mediados de siglo en el 80% de la longitud de los cursos fluviales en Wisconsin y de 1-3°C a finales de siglo en el 99%, con una pérdida significativa de tramos adecuados para los peces de agua fría. Los resultados de Stewart *et al.* (2015) no son diferentes de los de esta tesis excepto en que en presente estudio se esperan aumentos mayores al final del período (hasta 4°C). Los resultados aquí presentados son también compatibles con los de van Vliet *et al.* (2013), que predijeron un aumento de la temperatura >2°C en la Península Ibérica a finales del siglo; sin embargo, los resultados de esta tesis son más específicos y precisos. En este sentido, Muñoz-Mas *et al.* (2016) también obtuvieron resultados similares en un río del centro de España en simulaciones para mediados de este siglo (reducciones de caudal medio diarias entre 20-29% y subidas diarias de temperatura media hasta 0,8°C). No obstante, en esta tesis se predice que los mínimos son más sensibles al calentamiento climático que los máximos.

El aumento previsto de las temperaturas de invierno puede afectar las fases sésiles de la trucha; *i.e.*, los huevos y las larvas. Estas fases son muy sensibles a los cambios de temperatura porque afecta a su fisiología y porque sus duraciones son dependientes de la temperatura (*e.g.*, Lobón-Cerviá y Mortensen 2005, Lahnsteiner y Leitner 2013). Así, los cambios en la duración de la incubación y la absorción del saco vitelino pueden afectar al momento de emergencia y, a su vez, a la sensibilidad a alteraciones del régimen hidrológico (Sánchez-Hernández y Nunn 2016). Un aumento en la temperatura también puede reducir la supervivencia de las truchas recién nacidas (Elliott y Elliott 2010). De acuerdo con los resultados aquí presentados, las reducciones del caudal y el aumento de la temperatura del agua pronosticadas causarán pérdidas sustanciales de hábitat adecuado para los peces, especialmente en especies de agua fría como la trucha común (Muñoz-Mas *et al.*, 2016).

Los aumentos en las violaciones de umbral fueron importantes en las simulaciones. La duración de los eventos cálidos (temperatura por encima del umbral) aumentó hasta los tres meses a finales del siglo en el escenario más pesimista (RCP8.5). Debe realizarse un análisis continuo de la respuesta del conjunto del río para permitir una predicción espacialmente explícita e identificar los tramos en los que es probable que se mantengan los refugios térmicos. Sin embargo, los resultados de esta tesis sugieren que la trucha no sobrevivirá en estos tramos porque la existencia de refugios térmicos será improbable o insuficiente. En los ríos Cega, Pirón y Lozoya, las pérdidas de hábitat térmico serán importantes y podrían poner en peligro la viabilidad de la población de truchas. Las tácticas de comportamiento termorregulador son comunes en los peces (Reynolds y Casterlin 1979, Goyer *et al.* 2014). Por ejemplo, algunas especies realizan excursiones cortas (*e.g.*, <60 min en experimentos con la trucha de arroyo) que podrían ser un comportamiento común de termorregulación adoptado por especies de peces de agua fría para mantener su temperatura corporal por debajo de un umbral crítico de temperatura, permitiéndoles explotar los recursos de un entorno térmico desfavorable (Pépin *et al.* 2015). La trucha común puede usar el fondo de las pozas durante el día para evitar las aguas superficiales más cálidas y menos oxigenadas en los refugios térmicos (Elliott 2000). Sin

embargo, si los eventos cálidos se hicieran demasiado largos, los refugios térmicos podrían llegar a ser completamente insuficientes, comprometiendo así la supervivencia de los peces (Brewitt y Danner 2014, Daigle *et al.* 2015).

3.4.4 La distribución de la trucha común

De acuerdo con los resultados obtenidos, las reducciones de caudal contribuirán sinérgicamente a la pérdida de hábitat térmico aumentando la temperatura media diaria del agua. Esto es especialmente relevante en verano en el área mediterránea, cuando generalmente concurren las temperaturas más altas y los caudales mínimos. La existencia de refugios térmicos es una alternativa para la supervivencia de los peces y la probabilidad de que una masa de agua se convierta en un refugio térmico es altamente dependiente de la geología. En las simulaciones, los sitios dependientes de los acuíferos más profundos (cuencas mesozoico-calcáreas) resisten mejor el calentamiento. En consecuencia, de este trabajo se deduce que la retracción del hábitat en el borde de retaguardia de la distribución real de la trucha común estará influida por la geología.

Las montañas del centro y sureste de España constituyen el borde de retaguardia de la distribución nativa de la trucha común (Kottelat y Freyhof 2007). La fragmentación y desconexión de las poblaciones por las barreras térmicas recién formadas puede agravar las ya significativas pérdidas de hábitat térmico reduciendo la viabilidad de las poblaciones y aumentando el riesgo de extinción. Así, el borde meridional de la distribución de la trucha común en la Península Ibérica podría ser desplazado a las montañas del norte en diferentes formas dependiendo de características mesológicas relevantes, como la geología. Las montañas calcáreas del norte de España podrían ser un refugio para la trucha combinando ambas condiciones: la geología y un clima relativamente más húmedo. A causa de esta respuesta diferencial, la parte occidental del Sistema Central (plutónica, menos tamponada térmicamente) podrá experimentar eventualmente extinciones locales más frecuentes, produciendo así un desplazamiento mayor hacia el norte que en el extremo Sistema Ibérico (calcáreo, altamente tamponado), que seguirá siendo más resiliente a estos eventos de extinción local. Sin embargo, las reducciones de caudal predichas pueden actuar sinérgicamente, reduciendo el espacio físico, y esto puede poner en peligro incluso a poblaciones menos expuestas térmicamente. En la Península Ibérica, las temperaturas fluviales subirán menos en las montañas centrales y septentrionales que en la submeseta norte, y menos en las montañas kársticas que en las graníticas. Al mismo tiempo, se espera que la fachada mediterránea sea más sensible al calentamiento y a las reducciones de caudal que la fachada atlántica. Así, las poblaciones de truchas en las montañas kársticas del norte de España (montañas cantábricas y partes calcáreas de los Pirineos) serían más capaces de resistir el calentamiento climático que las poblaciones orientales de la parte granítica de los Pirineos. Lo mismo puede ocurrir en otras partes del sur de Europa. Probablemente, la respuesta térmica menos pronunciada de los ríos y arroyos en las áreas kársticas permitirá una mejor persistencia de la población de trucha común, aunque también estaría vinculada a cambios en los regímenes de caudal.

Al estudiar las grandes cuencas europeas, Lassalle y Rochard (2009) predijeron que la trucha común "*perderá todas sus cuencas habitables en la parte sur de su área de distribución (mar Negro, Mediterráneo, la Península Ibérica y el sur de Francia), pero es probable que siga siendo abundante en las cuencas del norte*". Almodóvar *et al.* (2011) estimaron que la trucha

común se extinguirá de casi toda la longitud fluvial de las cuencas estudiadas en el norte de España, y Filipe *et al.* (2013) estimaron en el 57% la pérdida de tramos de entre los estudiados en la cuenca del Ebro (Nordeste de España). Esta tesis muestra una importante reducción del hábitat térmico, aunque no tan dramática, de las poblaciones ibéricas de trucha común en las zonas montañosas: el número de modelos climáticos generales utilizados, la fiabilidad del procedimiento de reducción de escala, la resolución de los modelos de caudal y temperatura, y el método para estudiar el umbral térmico implican una mejora sustancial del nivel de detalle respecto a trabajos previos. Es razonable inferir que muchos arroyos de montaña se constituyan en refugios para la biodiversidad de agua fría durante este siglo (Isaak *et al.* 2016), en particular en las áreas con mayor influencia de descargas de agua profunda como son las zonas kársticas.

Enfoques como el aquí mostrado deberían ser útiles en la planificación de la prevención y mitigación de los efectos negativos del cambio climático en las especies de peces de agua dulce en el borde de su distribución. Es necesaria una diferenciación de áreas basada en el nivel de riesgo y de viabilidad de las poblaciones para establecer objetivos de gestión. Los resultados obtenidos demuestran que la conservación de la trucha común requiere de un estudio de la dinámica de la temperatura y del caudal a escalas espacial y temporalmente finas. Los gestores necesitan herramientas fáciles de usar para simular los impactos esperados y las opciones de gestión para abordarlas, y los métodos y resultados que se proporcionan podrían ser una forma fiable de hacerlo.

4 PERSPECTIVAS SOBRE EL EFECTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN DIFERENTES FASES VITALES DE LA TRUCHA COMÚN

4.1 INTRODUCCIÓN

En este punto de esta tesis, ya es patente que las poblaciones nativas de trucha común son susceptibles de sufrir las consecuencias del cambio climático, especialmente en el borde de retaguardia ([Hampe y Petit 2005](#)) de su distribución natural. Para predecir dichas consecuencias se necesita un conocimiento profundo de los cambios que el calentamiento global pueda provocar en la disponibilidad espacial del hábitat térmico, así como otras limitaciones en el hábitat físico (hidráulico) y en la comunidad que puedan interactuar para limitar la respuesta al régimen térmico en las diferentes fases vitales de la trucha.

La reproducción es una fase especialmente sensible en el ciclo biológico de los salmónidos, hasta el punto de que fenómenos climáticos con influencia en la hidrología pueden resultar devastadores para el reclutamiento de nuevas cohortes ([Jensen y Johnsen 1999](#), [Unfer et al. 2011](#), [Spina 2001](#), [Milner et al. 2003](#)). Las fases sésiles del ciclo biológico de la trucha (i.e, huevos y larvas) son especialmente sensibles a los cambios de temperatura, los cuales pueden afectar al rendimiento ontogénico y a la duración de estos estadios (e.g., [Lobón-Cerviá y Mortensen 2005](#), [Lahnsteiner y Leitner 2013](#)). Cambios en los tiempos y momentos de incubación y absorción del saco vitelino pueden provocar desplazamientos de la fecha de emergencia y, en consecuencia, alterar la exposición a eventos hidrológicamente significativos ([Sánchez-Hernández y Nunn 2016](#)). La supervivencia en el momento de la eclosión puede también verse afectada por un incremento térmico ([Elliott y Elliott 2010](#), [Réalis-Doyelle et al. 2016](#)). La coincidencia del calentamiento del hábitat y la reducción de caudales puede endurecer las condiciones para la persistencia de las poblaciones de trucha afectadas ([Wenger et al. 2011](#), [Muñoz-Mas et al. 2016](#)). [Santiago et al. \(2017\)](#) también mostraron que los efectos sinérgicos de cambios hidrológicos y térmicos (concretamente el incremento de temperatura y la reducción de caudales) exacerbaría la pérdida de hábitat apropiado para una especie de agua fría como la trucha común: es conocido que la reducción de caudal puede influir en la sensibilidad térmica de un río, pero la combinación de la reducción de hábitat físico y térmico de las fases emergidas y sésiles de las truchas han contado con menos atención hasta ahora.

La cantidad de agua es el factor primario limitante de la presencia de peces. En los ríos, esta disponibilidad de espacio está directamente relacionada con el caudal circulante, de modo que las condiciones del hábitat físico “no-térmico” de los peces se puede caracterizar por una serie de variables hidráulicas (velocidad de la corriente, profundidad) y morfológicas (tipo de sustrato, cobertura vegetal) sobre la base del nicho ecológico específico (e.g., [Heggenes et al. 1999](#), [Vismara et al. 2001](#), [Papadaki et al. 2016](#)) y que permiten diferenciar entre los requerimientos de las distintas fases vitales ([Hampton 1988](#)).

El hábitat de freza es complejo, estando condicionado por la granulometría, la posición del frezadero en el río, el caudal y la temperatura. Variaciones en solo uno de estos factores de una localización puede constituir la diferencia entre ser o no ser apto para la freza. La circulación hiporreica debe dominar en los frezaderos, donde suele comenzar en el principio del frezadero

y terminar al final del mismo. Así parece que lo seleccionan las hembras para que estén bien aireados porque el agua que viene del subsuelo tiene poca carga de oxígeno (Tonina y Buffington 2009). Larios-López *et al.* (2015) sugieren que las variaciones en las temperaturas del agua, la impredecibilidad de los factores climáticos y las tácticas vitales de una población dada deberían considerarse como los principales determinantes de los periodos reproductivos de la trucha común.

Por otra parte, es conocido que el reclutamiento en las poblaciones de trucha común depende del régimen hidrológico en el periodo de emergencia de los alevines (Lobón-Cerviá y Rincón 2004, Sánchez-Hernández y Nunn 2016, Bergerot y Cattaneo 2017), y que la capacidad de carga del medio guarda relación con su estructura física y, de modo inseparable, con el caudal (*e.g.*, Crisp 1993, Armstrong *et al.* 2003). La literatura científica es prolija en trabajos sobre dicha estructura física, aunque sólo recientemente se ha comenzado a ligar el efecto de caudal y temperatura (*e.g.*, Wenger *et al.* 2011, Muñoz-Mas *et al.* 2016, Santiago *et al.* 2017).

Este capítulo tiene como objetivo predecir cuantitativamente la pérdida de hábitat térmico y físico de las diferentes fases vitales, tanto sésiles como emergidas, de la trucha común por causa del cambio climático en dos ríos de montaña situados en el borde de retaguardia de su distribución natural. Para ello se realizaron simulaciones del hábitat térmico y del hábitat ponderado útil (HPU) con alta resolución espacio-temporal en ambos ríos. Como datos de entrada, se emplearon los resultados de los capítulos 2 y 3 de esta tesis relativos a las predicciones de temperatura del agua y caudal. Así mismo, se emplearon herramientas de simulación hidráulica (River2D) para simular los cambios del hábitat de la trucha ante los caudales predichos en el capítulo 3. Se contrastaron los resultados con la sensibilidad térmica de las diferentes fases vitales de la trucha común y se estimó la variación del HPU en cada una de dichas fases. Con el análisis de los resultados obtenidos se determinaron las fases vitales y momentos limitantes para la viabilidad de las poblaciones de trucha común en la zona de estudio.

4.2 MATERIAL Y MÉTODO

4.2.1 Zona de estudio

Se estudiaron 10 estaciones de muestreo en dos ríos de montaña del Sistema Central de la Península Ibérica, habitados por poblaciones estables de trucha común: el río Cega (cuenca del Duero) y el río Lozoya (cuenca del Tajo) (Figura 4-1). En toda la extensión de ambos tramos en estudio se produce la reproducción de las truchas. La zona de estudio del río Cega comprende todo el tramo habitado por la trucha común (Santiago *et al.* 2016), y en el caso del Lozoya hasta la cola del embalse de Pinilla. La litología predominante en el Lozoya y en las dos estaciones del Cega situadas a mayor altitud es ígnea (granitos y gneises, Sistema: Carbonífero, Era: Proterozoico), y detrítica (Sistema: Neógeno, Era: Cenozoico) en las estaciones de llanura del Cega. Las estaciones Ct3 y Ct4 del Cega se encuentran bajo la influencia de un cinturón carbonatado (Sistema: Cretácico, Era: Mesozoico) situado en el piedemonte de la sierra, aunque la cuenca por encima de esta franja es de origen ígneo (IGME 2015).

El uso del suelo es forestal salvo en la cuenca media y baja del Cega en que forma un mosaico agrícola-forestal (CORINE Land Cover 2006 [European Environmental Agency 2007]). El

régimen hidrológico se caracteriza como pluvionival, de régimen entre de invierno extremo a primavera temprana (clases 13-14 de Hainess *et al.* 1988).

Figura 4-1. Zona de estudio: red fluvial y localización de las estaciones de muestreo (puntos rojos: localización de los termógrafos; triángulos amarillos: estaciones de aforo de caudal). La retícula gris del mapa inferior izquierdo representa la distribución actual de la trucha en España. La escala de color muestra la altitud (m sobre el nivel del mar [m s.n.m.]).

4.2.2 Recolección de datos

En el río Cega se dispusieron 6 termógrafos a todo lo largo del tramo truchero (Santiago *et al.* 2016), y en el río Lozoya otros 4 termógrafos en el tramo comprendido desde su nacimiento hasta el embalse de Pinilla. Los registradores de temperatura, de la marca Hobo® Water Temperature Pro v2 (Onset®), fueron programados para registrar la temperatura cada 2 horas (los tiempos de registro de muestra en la Tabla 3.1). Los datos meteorológicos se obtuvieron de 3 estaciones con información de temperatura (máxima y mínima diaria, códigos de estación 2462, 2516 y 3104), y de 6 estaciones con datos pluviométricos (precipitación diaria, códigos 2180, 2186, 2196, 2199, 2462 y 3104), todas ellas pertenecientes a la red oficial de la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET). Los datos de caudal se obtuvieron de tres estaciones de aforo en el Cega (códigos 2016, 2714 y 2518) y tres en el Lozoya (códigos 3002, 3004 y 3154), pertenecientes a la red oficial de la Confederación Hidrográfica del Duero y del Tago, respectivamente (MAGRAMA 2014). Todas las estaciones meteorológicas cumplieron el criterio de ser las más próximas a los ríos y de contar al menos con 30 años de datos entre 1955 y la actualidad. Las estaciones de pluviometría están ubicadas dentro de las cuencas de las estaciones de aforo seleccionadas (en la Tabla 3-2 se muestra la información de las estaciones).

La información hidráulica del río Lozoya (sustrato, topografía y caudales de calibración) se obtuvo de García-Rodríguez (2004), y la del Cega fue facilitada por D. Baeza (2010). El tramo caracterizado en el río Lozoya coincide con el termógrafo Lt4, y tiene 609 m de longitud. El tramo

del río Cega se encontró anejo a la localización del termógrafo Ct5 y tiene 75 m de longitud. Ambos tramos han sido elegidos por ser representativos de los segmentos fluviales estudiados.

4.2.3 Modelización del cambio climático y reducción de escala (*downscaling*)

Se utilizaron 9 modelos climáticos generales (*global climate models*) asociados con el 5º Coupled Model Intercomparison Project (CMIP5), denominados: BCC-CSM1-1; CanESM2; CNRM-CM5; GFDL -ESM2 M; HADGEM2-CC; MIROC-ESM-CHEM; MPI-ESM-MR; MRI-CGCM3; NorESM1-M (Santiago *et al.* 2016) que aportaron simulaciones diarias de cambio climático futuro correspondientes a los escenarios RCP4.5 (escenario estable) y RCP8.5 (escenario de mayor incremento de CO₂) establecidos en Taylor *et al.* (2009) y adoptados en el 5º Informe de Evaluación (Assessment Report, AR5) del IPCC (2013) (RCP: Representative Concentration Pathway). El empleo de un conjunto de 9 modelos permitió minimizar el sesgo debido a las características y asunciones de cada modelo en particular (Kurylyk *et al.* 2013). Se realizaron simulaciones históricas para el control de calidad del procedimiento y como referencia para comparar la magnitud de los cambios predichos. La reducción a la escala local se llevó a cabo mediante un método estadístico de análogos de dos pasos (Ribalaygua *et al.* 2013) y se realizó un control y reajuste de resultados mediante el método descrito en Monjo *et al.* (2014) mediante la comparación con los datos diarios de reanálisis ERA-40 (Uppala *et al.* 2005). Los resultados diarios de esta modelización a escala local se recogen en Santiago *et al.* (2017).

4.2.4 Modelización hidrológica

Los modelos hidrológicos se han obtenido de Santiago *et al.* (2017). Estos datos proceden de la modelización de caudales medios diarios mediante algoritmos M5 (Quinlan 1992, Solomantine y Dulal 2003, Taghi Sattari *et al.* 2013) a partir de datos meteorológicos diarios de temperatura media y precipitación absoluta. Se trata de un método de árboles de regresión en el que a cada nodo de un árbol de regresión múltiple se ajusta un modelo de regresión multilíneal. El árbol generado es un modelo a trozos, que puede verse como un conjunto de modelos lineales con cada miembro especializado en un subconjunto de los datos de entrada (Taghi Sattari *et al.* 2013). La ventaja de los modelos M5 en la simulación de caudales es que permite la extrapolación fuera del rango de entrenamiento, en contraste a otras técnicas de aprendizaje automático (Hettiarachchi *et al.* 2005). Siguiendo la línea de estudios previos (Fukuda *et al.* 2013, Muñoz-Mas *et al.* 2016), una vez que se determinó el grupo óptimo de variables para la modelización, se realizaron las predicciones de caudal bajo los escenarios de cambio climático.

Los caudales diarios fueron analizados construyendo resúmenes mensuales de caudal mínimo (Q_{min}) y caudal medio (Q_{med}) ya que se consideró que estas variables serían las más representativas de las condiciones limitantes. Se usó la pendiente de Sen para evaluar la significación de la tendencia de las variables de caudal a lo largo del siglo XXI (*Trend package of R*, Pohlert 2016; $p\text{-value} \leq 0.05$) para los horizontes de los años 2050 y 2099.

Los caudales diarios también se utilizaron como datos de entrada para la modelización de la temperatura de los ríos en los casos en que mejoraron la predicción (Santiago *et al.* 2017).

4.2.5 Modelización de la temperatura fluvial

En este estudio se ha trabajado con la media diaria de la temperatura fluvial, que ha sido modelizada a partir de la temperatura del aire utilizando una versión del modelo de Mohseni *et al.* (1998) modificada por Santiago *et al.* (2016, 2017), y cuyos resultados se expusieron en la citada publicación. En dicho modelo se tomaba en consideración la trayectoria anterior de la temperatura y el caudal circulante, cuando se detectó que éste era relevante en la modelización, que se llevó a cabo con resolución diaria. Así, entre Ct2 y Ct6 el efecto del caudal fue inapreciable

y, por ello, el componente del caudal del modelo fue ignorado (se hizo =0) en la modelización de estas estaciones de muestreo.

4.2.6 *Umbrales térmicos*

Se han empleado diferentes umbrales de temperatura media diaria para reflejar los límites del nicho térmico: (i) para los alevines de trucha, los juveniles y adultos se ha elegido el umbral situado en 18,7°C durante 7 o más días consecutivos, descrito en Santiago *et al.* (2017) para el propio río Cega como limitante de la distribución de la trucha; y (ii) para los embriones y larvas se ha utilizado el valor de 10°C. En acuicultura de la trucha común, la temperatura de 10°C se emplea habitualmente para la incubación porque acorta el tiempo de desarrollo, pero, también es un umbral a partir del cual la supervivencia empieza caer de modo muy acusado comprometiendo la viabilidad de las puestas, que prácticamente desaparece en los 12°C (supervivencia <1%) (Réalis-Doyelle *et al.* 2016). Hay que recordar que se trata de temperaturas medias diarias, no extremas, que en condiciones no controladas en el medio natural pueden ser rebasadas durante cortos periodos de tiempo a lo largo del día. No se analizan los extremos térmicos inferiores al no considerarse que se constituya como limitante en las condiciones ambientales predichas por los modelos de cambio climático.

En cuanto a la duración de los eventos en que se superaron los umbrales térmicos fijados, se han generado dos indicadores: (i) para las fases emergidas de trucha se ha estudiado el número máximo de días consecutivos en que se supera el umbral de 18,7°C, (ii) para las fases sésiles se ha generado un índice que toma en consideración el período de tiempo en que la supervivencia de huevos y larvas es térmicamente probable, para lo que se ha cuantificado el tiempo que no se supera el umbral de 10°C respecto de la duración del periodo en que potencialmente se pueden encontrar individuos en fase sésil (noviembre-mayo).

La distribución de las estaciones de temperatura, tanto en el Cega como en el Lozoya, permitió el estudio de la relación entre DMST y la altitud, encontrándose una alta correlación entre ellas ($R^2 = 0,986$ y $0,881$, respectivamente). Se empleó un modelo digital de la elevación de terreno (DEM, con resolución de 5 m, obtenido de LIDAR, IGN [Instituto Geográfico Nacional] <http://centrodedescargas.cnig.es/CentroDescargas/buscadorCatalogo.do?codFamilia=MDT05>) para llevar a cabo la interpolación de las temperaturas a lo largo del continuo fluvial, conocida la ausencia de irregularidades térmicas relevantes, y a continuación simular los efectos del escenario de cambio climático. De este modo, se obtiene la predicción del porcentaje de la longitud del río que perderá su capacidad para albergar truchas en las diferentes fases de su ciclo biológico. Para manejar el DEM se empleó ArcGis® 10.1 (ESRI®).

4.2.7 *Duración del periodo de incubación*

En el capítulo 1.1 (El nicho térmico de la trucha común) se ha tratado ampliamente el efecto de la temperatura sobre el desarrollo de las truchas. Consecuentemente, para este estudio se han adoptado los 220 grados-día como referencia para alcanzar la primera pigmentación de los ojos respecto al momento de la puesta, los 444 grados-día hasta la eclosión, y 220 grados-día adicionales para la absorción total del saco vitelino y la emergencia.

A partir de la información obtenida en el campo y la bibliografía acerca de poblaciones ibéricas de trucha común del borde de su área de distribución (*e.g.*, Gortázar *et al.* 2007, Larios *et al.* 2015), se ha establecido el inicio de las puestas a mediados de diciembre aunque puedan producirse puestas más tempranas. A continuación, se ha calculado el tiempo de incubación para puestas realizadas el 15 de diciembre, 1 de enero, 15 de enero y 1 de febrero, cuando se

ha considerado que la mayor parte de la población reproductora deberá haber frezado (Gortázar *et al.* 2007, Larios *et al.* 2015).

4.2.8 Modelización del hábitat físico

Para el estudio del hábitat físico (hidráulico), se ha empleado la metodología IFIM (Instream Flows Incremental Methodology), desarrollada por Stalnaker (1979) y Bovee (1982) que modeliza la variación del hábitat en función de los caudales circulantes con los requerimientos físicos de las especies ícticas. Para su implementación se ha utilizado el programa River2D v0.95a, desarrollado en la Universidad de Alberta (Canadá) (<http://www.river2d.ualberta.ca/>) (Steffler y Blackburn 2002). Mediante este procedimiento se calcula el *hábitat potencial útil* (HPU), que es la cantidad de hábitat, expresado como superficie del cauce inundado o como anchura por unidad de longitud de río (anchura ponderada útil, APU), que puede ser potencialmente utilizado con una preferencia máxima por una población fluvial (García de Jalón y González del Tánago 1995). Para definir qué parte del hábitat es potencialmente aprovechable hay que apoyarse en el concepto de *preferencia*, que es el grado de tolerancia que presenta una especie a una serie de condiciones del hábitat (sustrato, velocidad, profundidad) producidas en función del caudal circulante (Mayo 2000). La preferencia se representa en forma de funciones específicas. Los requerimientos representados en las funciones de preferencia no son fijos tan siquiera a nivel de fase de desarrollo: los peces también pueden cambiar sus preferencias según la época del año (Mäki-Petäys *et al.* 1997, Heggenes *et al.* 1999). Por otra parte, la competencia interespecífica puede hacer cambiar los patrones observados de uso, aunque las preferencias sean las mismas (Gatz *et al.* 1987, Brodersen *et al.* 2012), lo que puede ser importante en los límites del nicho realizado. No obstante, es habitual asumir la continuidad de las preferencias de cada clase a lo largo del año. Por otra parte, también se asume que las características geomorfológicas del lecho no cambiarán con el cambio de régimen de caudales.

4.2.8.1 Curvas de HPU-caudal

La relación entre el caudal circulante y las condiciones hidráulicas se puede representar en forma de curvas HPU-caudal, que son específicas de cada especie y fase de desarrollo. Las curvas HPU-caudal empleadas en esta tesis se ha obtenido de García-Rodríguez *et al.* (2009), en el caso del río Lozoya, y de Baeza (2010), en el del río Cega, a partir de las curvas de preferencia de García de Jalón y González del Tánago (1995).

4.2.8.2 Simulación del HPU futuro

Se han aplicado las curvas HPU-caudal a los caudales medios diarios predichos en los escenarios de cambio climático RCP4.5 y RCP8.5 para establecer la cantidad de hábitat físico inicial (HPU actual) y el predicho hasta final de siglo. A partir de los resultados diarios, se ha calculado el valor de HPU_{med} anual y mensual y de HPU_{min} mensual para obtener la variación temporal del hábitat disponible en los horizontes de los años 2050 y 2099, y se ha predicho la pérdida potencial de curso fluvial (longitud) viable para las truchas en épocas limitantes.

En el caso del río Lozoya, la ubicación de la estación de aforo para la que se han hecho las predicciones no coincide con la estación donde se ha construido el modelo de hábitat físico. Así, para estimar los caudales que circularían por la estación del modelo hidráulico se ha procedido a confeccionar un modelo que relacione el caudal circulante en tres estaciones de aforo del río Lozoya (una dentro del área de estudio y dos situadas aguas abajo) en función de la distancia al nacimiento del río, el modelo obtenido fue ($n=11$; $p<0,001$)

$$f_c = 0,609 \cdot e^{0,053 \cdot d}$$

siendo f_c el factor de corrección que hay que aplicar al caudal ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) de la estación de aforo de referencia en este estudio (Rascafría-El Poular) para obtener el caudal circulante por un punto dado del río (en km).

Dado que el interés en esta tesis radica en el cambio relativo de hábitat más que en la superficie absoluta disponible, se han relativizado los valores de *HPU* de modo que tanto la superficie media y mínima mensual de hábitat potencial útil (*HPU*) como los cambios en el mismo se presentan como porcentajes. Para mostrar el patrón temporal (anual) del *HPU* se ha asignado el valor del 100% al mes de mayor valor de *HPU* del ciclo anual y los demás meses se han representado como un porcentaje de dicho valor. Las variaciones de *HPU* en los diferentes horizontes se refieren a cambios respecto del mismo mes del periodo de referencia (inicial).

Para estudiar la variación del hábitat disponible a lo largo del río se ha utilizado la anchura ponderada útil (*APU*) media por kilómetro. Para establecer su valor se ha asumido la hipótesis de que la anchura del cauce y la *APU* siguen el mismo patrón de cambio. Para establecer dicho patrón se han medido la anchura media del cauce del río en una serie de puntos a lo largo de su curso (15 estaciones de medición en campo en el Cega y 24 puntos medidos en el Lozoya mediante modelo digital del terreno –DEM–) y se ha calculado la relación entre dicha *APU* y la distancia al nacimiento de cada punto del río mediante regresión no lineal (se ha utilizado la función *nls* de R, [R Core Team 2016](#)) para un caudal dado:

$$APU_d(Q) = a \cdot APU_{ref}(Q) \cdot d^b$$

siendo $APU_d(Q)$ la anchura ponderada útil del río en un punto situado a una distancia d del nacimiento cuando el caudal Q genera una anchura en la estación de referencia $APU_{ref}(Q)$, y a y b dos coeficientes característicos de cada río. Los resultados de estos modelos han sido significativos para ambos ríos (Lozoya: $a=0,138$; $b=0,657$; $p<0,01$; $n=24$; Cega: $a=0,386$; $b=0,231$; $p<0,001$; $n=15$).

4.2.9 Umbrales de hábitat

Con el objeto de determinar los tramos de río en que las truchas podrían ser excluidas en los periodos limitantes, se han fijado umbrales mínimos de viabilidad de *HPU* en función de la anchura ponderada útil (*APU*) para cada fase del desarrollo de las truchas. Así, se ha fijado un valor mínimo de *APU* para los adultos y se han aplicado los factores de correspondencia de Bovee (1982) para el resto de clases. Un criterio utilizado habitualmente en la fijación de caudales mínimos absolutos en el caso de aguas trucheras en España y que ha sido aplicado en este estudio, es la adopción de 1,0 m de anchura mínima para las truchas adultas ([García de Jalón y González del Tánago 1995](#)). A esta *APU* de adultos le corresponden 0,10 m para las fases sésiles (freza), 0,30 m para los alevines y 0,80 para los juveniles.

4.3 RESULTADOS

Aunque los resultados se han obtenido como continuos a lo largo de todo el periodo de modelización hasta 2099, se han fijado dos horizontes temporales con el objeto de facilitar el

seguimiento y análisis de los resultados. Los valores de los horizontes temporales, H2050 y H2099, son el resultado de promediar los resultados de las décadas 2041-2050 y 2090-2099, respectivamente.

4.3.1 *Umbrales térmicos*

En las **figuras 4-2 a 4-5** se representa, por escenarios de cambio climático, el periodo en que es posible encontrar huevos o larvas de trucha común en los ríos estudiados en función de los umbrales de referencia: la representación espacial corresponde a las filas y la temporal a las columnas. Los *box-plots* muestran la tendencia central y dispersión de los días que se supera cada mes la temperatura umbral de 10°C. La línea de referencia marca otro umbral: el de 10 días mensuales por encima de los 10°C. Las barras horizontales representan la duración de las diferentes fases sésiles (huevo sin pigmentar, huevo con el ojo pigmentado, larva -con saco vitelino-) respecto de cuatro fechas de puesta diferentes.

4.3.1.1 *Lozoya RCP4.5*

En relación con las condiciones de freza (**Figura 4-2**), se parte de un periodo apto para la incubación extendido por debajo del umbral de los 10°C que va de noviembre a abril en todas las estaciones de muestreo y la mayor parte del mes de mayo en la estación situada a mayor altitud (Lt1). En la estación Lt1 se produce un aumento progresivo de los días en que se supera el umbral de 10°C durante el mes de mayo, rebasándose los 10 días ya en el H2050. En Lt2 y Lt3 no se producen cambios significativos en H2050 y H2099 en lo relativo a la extensión del periodo apto para la supervivencia de huevos y alevines. En Lt4 el periodo de aptitud se restringe a diciembre a marzo en H2099.

En cuanto al hábitat térmico de las fases ya emergidas, en H2050 el umbral se superará durante 7 o más días consecutivos a partir de los 1.164 m s.n.m. lo que supone una reducción del 43% de la longitud actual de río ocupada por la trucha hasta el embalse de Pinilla. En H2099 la cota se elevará a los 1.196 m s.n.m., lo que implica que la reducción será del 52%.

4.3.1.2 *Cega RCP4.5*

Para la freza (**Figura 4-3**), se parte de un periodo extendido por debajo del umbral de los 10°C que va de noviembre a mayo en las estaciones de muestreo situadas a mayor altitud (Ct1 y Ct2), de noviembre a abril en las estaciones Ct3 y Ct4, y de noviembre a marzo (con algunos días de abril) en Ct5 y Ct6. En H2050 se pierden días de mayo en Ct2, incrementándose los días sobre el umbral en el mes de abril en todas las estaciones situadas aguas abajo, de modo que en Ct5 y Ct6 ya es un mes perdido para la viabilidad de las puestas, además de comenzar a perderse significativamente días viables en el mes de noviembre en estas dos estaciones. En H2099 no se producen cambios significativos en las estaciones Ct1 a Ct4 respecto al horizonte anterior, en Ct5 y Ct6 el periodo de viabilidad térmica de las puestas se concentra en el periodo diciembre-marzo.

En relación con las fases emergidas (alevines, juveniles y adultos), en H2050 la predicción indica que se superarán los 7 días consecutivos por encima del umbral a una altitud de 758 m s.n.m.. En la zona del curso del río que transcurre por la zona de piedemonte de la Sierra de Guadarrama, como consecuencia de la elevación de temperatura provocada por el cambio climático se abrirá una ventana térmica que también superará el umbral, caracterizada por el régimen térmico de la estación Ct3 (1.043 m s.n.m.). Esta ventana cálida se extenderá

aguas abajo hasta los 963 m s.n.m.. El límite superior de esta ventana se asocia con una zona de infiltración que comienza aproximadamente a los 1.050 m s.n.m. y continúa hacia aguas abajo. En H2099, el umbral de 7 días consecutivos sobre la temperatura de referencia se alcanzará a 785 m s.n.m.. La ventana térmica se extenderá aguas abajo hasta los 941 m s.n.m.. La pérdida de longitud neta de río térmicamente habitable en H2050 es de un 11% en el tramo de aguas abajo y de un 8% adicional en la ventana térmica. En H-2099 se pierde un 24% de longitud de río en el tramo de aguas abajo y un 11% adicional en la ventana térmica.

Figura 4-2. Duración del periodo apto para la supervivencia de las fases sésiles de la trucha. Río Lozoya, RCP4.5 En las filas: las estaciones Lt1 a Lt4. En las columnas: 2015, H2050 y H2099. En color aguamarina: meses aptos. La línea horizontal señala los 10 días, tomado como umbral para considerar el mes como apto. Box-plot (eje vertical izquierdo): número de días sobre el umbral de 10°C. Barras horizontales (eje vertical derecho indica la fecha de puesta): duración del periodo de desarrollo sésil de las truchas. Amarillo: incubación hasta la pigmentación de los ojos; rojo: continuación de la incubación hasta la eclosión; azul: desarrollo larvario desde la eclosión hasta la emergencia (absorción completa del saco vitelino).

4.3.1.3 Lozoya RCP8.5

Para las fases sésiles (Figura 4-4), con un escenario de partida similar al anterior, la situación se repite en H2050 con la salvedad del aumento significativo de días sobre el umbral en el mes de mayo en Lt1 y Lt2, que se sitúan sobre el mismo prácticamente todo el mes. En H2099 se produce un acortamiento del periodo apto para la incubación y supervivencia de larvas a diciembre-marzo en Lt1 a Lt3. En Lt4 el periodo apto se restringe a enero y febrero y algunos días de diciembre y marzo.

Figura 4-3. Duración del periodo apto para la supervivencia de las fases sésiles de la trucha. Río Cega, RCP4.5 En las filas: las estaciones Ct1 a Ct6. En las columnas: 2015, H2050 y H2099. En color aguamarina: meses aptos. La línea horizontal señala los 10 días, tomado como umbral para considerar el mes como apto. Box-plot (eje vertical izquierdo): número de días sobre el umbral de 10°C. Barras horizontales (eje vertical derecho indica la fecha de puesta): duración del periodo de desarrollo sésil de las truchas. Amarillo: incubación hasta la pigmentación de los ojos; rojo: continuación de la incubación hasta la eclosión; azul: desarrollo larvario desde la eclosión hasta la emergencia (absorción completa del saco vitelino).

En H2050, el umbral para las fases emergidas se superará durante 7 o más días consecutivos a partir de los 1.194 m s.n.m. lo que supone una reducción del 51% de la longitud actual de río ocupada por la trucha hasta el embalse de Pinilla. En H2099 la cota se elevará a los 1.276 m s.n.m., lo que implica que la reducción será del 66%.

4.3.1.4 Cega RCP8.5

En relación a las fases sésiles (Figura 4-5) en H2050 no hay cambios respecto del escenario anterior en la mayor parte de las estaciones excepto Ct5 y Ct6 en que el periodo apto se reduce a diciembre-marzo y parte de noviembre. En H2099 no se producen cambios de aptitud para la reproducción en la estación Ct1, mientras en Ct2 el mes de mayo se pierde para esta función. Según se descende por el río, el hábitat térmico para la incubación y el desarrollo larvario se sigue contrayendo en el tiempo: diciembre a marzo en Ct3, diciembre a febrero en Ct4 y Ct6, y diciembre-enero en Ct5.

Figura 4-4. Duración del periodo apto para la supervivencia de las fases sésiles de la trucha. Río Lozoya, RCP8.5 En las filas: las estaciones Lt1 a Lt4. En las columnas: 2015, H2050 y H2099. En color aguamarina: meses aptos. La línea horizontal señala los 10 días, tomado como umbral para considerar el mes como apto. Box-plot (eje vertical izquierdo): número de días sobre el umbral de 10°C. Barras horizontales (eje vertical derecho indica la fecha de puesta): duración del periodo de desarrollo sésil de las truchas. Amarillo: incubación hasta la pigmentación de los ojos; rojo: continuación de la incubación hasta la eclosión; azul: desarrollo larvario desde la eclosión hasta la emergencia (absorción completa del saco vitelino).

En cuanto a las fases emergidas, en H2050, para el escenario RCP8.5 se predice que los 7 días consecutivos por encima del umbral se alcanzarán a los 764 m s.n.m.. La ventana térmica del tramo intermedio podría extenderse aguas abajo hasta los 954 m s.n.m.. En H2099, las predicciones sitúan el umbral térmico en 830 m s.n.m., y la ventana térmica se extenderá hasta los 913 m s.n.m. aguas abajo. Las pérdidas predichas de longitud de río habitable en H2050 son de un 12% de longitud de río en el tramo de aguas abajo y un 9% adicional en la ventana térmica. En H2099 se perderá un 38% de longitud de río en el tramo de aguas abajo y un 18% adicional en la ventana térmica.

Figura 4-5. Duración del periodo apto para la supervivencia de las fases sésiles de la trucha. Río Cega, RCP8.5 En las filas: las estaciones Ct1 a Ct6. En las columnas: 2015, H2050 y H2099. En color aguamarina: meses aptos. La línea horizontal señala los 10 días, tomado como umbral para considerar el mes como apto. Box-plot (eje vertical izquierdo): número de días sobre el umbral de 10°C. Barras horizontales (eje vertical derecho indica la fecha de puesta): duración del periodo de desarrollo sésil de las truchas. Amarillo: incubación hasta la pigmentación de los ojos; rojo: continuación de la incubación hasta la eclosión; azul: desarrollo larvario desde la eclosión hasta la emergencia (absorción completa del saco vitelino).

4.3.2 Duración del periodo de incubación y emergencia

En las simulaciones, el tiempo necesario para alcanzar la pigmentación, eclosión y emergencia se ve acortado progresivamente con el avance del siglo (Figuras 4-2 a 4-5). El acortamiento del tiempo es muy similar en los dos escenarios contemplados en H2050, haciéndose muy patentes las diferencias entre escenarios en H2099. En la cabecera del Cega la diferencia en el periodo de desarrollo se acorta de media hasta 23 días entre escenarios en H2099, 24 días en la estación superior del Lozoya (Lt1), 18 días en la más baja del Lozoya, y 12 días en el tramo bajo del Cega.

En RCP8.5 el acortamiento total desde el inicio hasta H2099 es de un mes de promedio (32 días), y en RCP4.5 de 13 días. En H2050 el acortamiento es de promedio de una semana (8 días) en RCP4.5 y de 10 días en RCP8.5. Los resultados detallados se encuentran en la [Tabla 4-1](#).

Tabla 4-1. Duración media (días) del desarrollo de las fases sésiles (hasta la pigmentación, eclosión y emergencia) en la actualidad (2015), H2050 y H2099, en los escenarios de cambio climático RCP4.5 y RCP8.5.

escenario	estación	tiempo acumulado (días) desde la puesta								
		hasta la pigmentación			hasta la eclosión			hasta la emergencia		
		actual (2015)	H2050	H2099	actual (2015)	H2050	H2099	actual (2015)	H2050	H2099
RCP4.5	Ct1	96	87	81	138	129	124	163	154	150
	Ct2	78	71	65	121	112	106	147	138	133
	Ct3	55	48	44	91	84	78	118	109	104
	Ct4	42	37	35	75	69	65	102	94	90
	Ct5	34	31	29	64	59	56	89	83	79
	Ct6	34	31	29	64	59	56	89	83	79
	Lt1	66	58	53	108	99	92	135	126	121
	Lt2	59	52	48	100	91	86	128	119	113
	Lt3	51	45	41	89	82	76	117	109	103
	Lt4	43	38	36	78	73	68	106	99	93
RCP8.5	Ct1	97	86	60	137	126	101	163	152	127
	Ct2	79	70	47	121	110	84	147	136	111
	Ct3	55	47	32	92	83	60	118	108	84
	Ct4	42	37	26	76	68	52	102	94	74
	Ct5	34	30	23	64	58	46	89	82	67
	Ct6	34	30	23	64	58	46	89	82	67
	Lt1	66	56	37	108	97	70	135	123	97
	Lt2	60	50	33	101	90	65	128	117	91
	Lt3	51	43	29	89	80	57	117	106	81
	Lt4	43	37	26	78	71	52	106	97	75

4.3.2.1 Lozoya RCP4.5

El desarrollo hasta la pigmentación se acortará de promedio en 6 días en H2050 y 10 en H2099 respecto a la situación inicial (2015). La eclosión se producirá 8 y 14 días antes en H2050 y H2099, respectivamente.

La emergencia se producirá en H2050 entre 8 y 10 días (-7% y -7%) antes de lo que lo hace en la actualidad en Lt1, y entre 5 y 8 días (-5% y -7%) en Lt4. En H2099 este acortamiento será de entre 12 y 18 días (-10% y -12%) en Lt1 y entre 10 y 15 días (-11% a -13%) en Lt4.

4.3.2.2 Cega RCP4.5

La pigmentación se alcanzará en 5 y 9 días menos de promedio en H2050 y H2099. La eclosión se producirá 8 y 14 días antes en H2050 y H2099.

En conjunto, la emergencia se producirá en H2050 entre 8 y 10 días (-6% y -5%) antes de lo que lo hace en la actualidad en las zonas de cabecera, y entre 5 y 7 días (-6% y -7%) en los tramos más bajos. En H2099 este acortamiento será de entre 11 y 15 días (-8% y -8%) en cabecera y entre 7 y 12 (-9% y -12%) en los tramos más bajos.

4.3.2.3 Lozoya RCP8.5

De promedio, el desarrollo hasta la pigmentación se acortará en 8 y 24 días en H2050 y H2099. La eclosión se producirá 10 y 33 días antes en H2050 y H2099.

La emergencia se producirá en H2050 entre 9 y 14 días (-8% y -9%) antes de lo que lo hace en la actualidad en Lt1, y entre 7 y 11 días (-7% y -9%) en Lt4. En H2099 este acortamiento será de entre 30 y 46 días (-26% y -30%) en Lt1 y entre 24 y 38 días (-26% a -32%) en Lt4.

4.3.2.4 Cega RCP8.5

La pigmentación se alcanzará de promedio en 5 y 9 días menos en H2050 y H2099. La eclosión se producirá 8 y 27 días antes en H2050 y H2099.

La emergencia se producirá en H2050 entre 10 y 12 días (-7% y -7%) antes de lo que lo hace en la actualidad en las zonas de cabecera, y entre 5 y 9 días (-6% y -9%) en los tramos más bajos. En H2099 este acortamiento será de entre 32 y 41 días (-23% y -22%) en cabecera y entre 17 y 27 días (-22% a -28%) en los tramos más bajos.

4.3.3 El hábitat ponderado útil

A continuación se destacan los cambios estadísticamente significativos de HPU_{med} (Figuras 4-6 y 4-7) y HPU_{min} mensual de cada fase de desarrollo por río, escenario climático y horizonte temporal.

4.3.3.1 Lozoya RCP4.5

Con relación al hábitat de freza, en H2050, el HPU_{med} decrece significativamente en noviembre y diciembre (-25% y -12%). En H2099 no se incrementa la reducción en noviembre (-27%), haciéndose ahora significativa en abril (-13%) y mayo (-27%).

Los alevines sufrirán reducciones significativas del HPU_{med} de junio a septiembre (entre -14% y -29%) en H2050. En H2099 se las reducciones significativas del HPU_{med} se extienden de mayo a noviembre (entre -4% y -35%).

Figura 4-6. Variación del HPU-medio mensual en los ríos Cega y Lozoya en H2099, escenario RCP4.5. Verde: situación inicial (año 2015). Azul: situación en H2099, Rojo: % de cambio entre 2015 y H2099. HPU medio mensual-2015 se representa como el porcentaje de HPU relativo al del mes de mayor valor (100%). El HPU medio mensual (H2099) se representa como el porcentaje de HPU relativo al mes de mayor valor inicial en 2015. El cambio de HPU mensual se representa como el porcentaje de cambio (+ o -) entre 2015 y H2099 de cada mes sobre sí mismo. Los asteriscos indican los meses en que el cambio es estadísticamente significativo (pendiente de Sen $p < 0.05$).

El HPU_{med} para los adultos disminuye significativamente entre junio y septiembre (-7% a -14%). En H2099, HPU_{med} disminuye casi todo el año, excepto en invierno (entre -1% y -15%), con las reducciones más importantes en los meses de verano.

La fase juvenil sufre reducciones significativas del HPU_{med} en H2050 también de junio a septiembre (entre -7% y -13%), que es cuando además, como en el caso de los alevines, la proporción de HPU es menor a lo largo del año. En H2099 se producen reducciones significativas importantes (de -3% a -14%) de mayo a noviembre.

4.3.3.2 Cega RCP4.5

En H2050, HPU_{med} del hábitat de freza no sufre cambios significativos excepto en enero (-2%). En H2099, sin embargo, HPU_{med} se reduce significativamente en noviembre (-10%) y aumenta en enero (5%).

Para los alevines, en H2050, HPU_{med} se contrae de julio a octubre (entre -13% y -23%). En H2099, HPU_{med} se reduce en verano (entre -7% y -24%) y noviembre (-7%).

En H2050, el HPU_{med} de los juveniles se reduce de julio a octubre (entre -12% y -20%). En H2099, HPU_{med} se reduce de junio a agosto (entre -7% y -21%) y en noviembre (-7%).

En H2050, HPU_{med} de los adultos disminuye entre julio y septiembre (entre -15% y -20%) y diciembre (-6%). En H2099 HPU_{med} disminuye de mayo a agosto (-2% a -21%) y en noviembre (-7%), y aumenta en enero (2%).

4.3.3.3 Lozoya RCP8.5

Hacia mediados de siglo (H2050), el HPU_{med} para la freza se reduce significativamente en abril (-13%) y mayo (-41%). En H2099 la reducción del HPU_{med} se extiende significativamente a toda la estación potencial de freza, con mayores reducciones al inicio y final del periodo (-55% y -70%) y mínimas en el centro del mismo (febrero, -20%).

En H2050, entre mayo y octubre se producen reducciones significativas de HPU_{med} de los alevines (de -5% a -31%). En H2099, HPU_{med} sufre descensos significativos (-2% a -51%) durante casi todo el año excepto en los meses de enero a marzo, con máximas reducciones entre verano y otoño.

Para el hábitat de los juveniles, en H2050, los periodos de reducción significativa de HPU_{med} van de mayo a octubre (entre -4% y -13%). En H2099 las reducciones de HPU_{med} (-1% a -25%) son significativas todo el año.

En H2050, HPU_{med} de los adultos disminuye de mayo a octubre (-5% a -13%). En H2099, las pérdidas de hábitat (ΔHPU_{med}) son significativas todo el año, oscilando entre -3% y -28%, si bien el valor mínimo absoluto anual casi no presenta variación.

4.3.3.4 Cega RCP8.5

El HPU_{med} de freza en H2050 se reduce significativamente en noviembre (-13%), y en H2099, se reduce significativamente en noviembre (-35%), diciembre (-11%), y mayo (-6%).

El HPU_{med} de los alevines se reduce junio y diciembre (-5% a -32%) en H2050, y en H2099 entre junio y diciembre (-5% a -38%), aumentando de enero a abril (entre 3% y 6%).

El HPU_{med} de los juveniles, en H2050 decrece de junio a noviembre (-8% a -18%). En H2099 se contrae entre junio y diciembre (-8% a -34%).

El hábitat de los adultos, HPU_{med} , disminuye entre junio y diciembre (-5% a -18%) en H2050. En H2099, HPU_{med} disminuye de mayo a agosto (-2% a -21%) y en noviembre (-7%). En enero se produce un ligero aumento del 2%.

Figura 4-7. Variación del HPU-medio mensual en los ríos Cega y Lozoya en H2099, escenario RCP8.5. Verde: situación inicial (año 2015). Azul: situación en H2099, Rojo: % de cambio entre 2015 y H2099. HPU medio mensual-2015 se representa como el porcentaje de HPU relativo al del mes de mayor valor (100%). El HPU medio mensual (H2099) se representa como el porcentaje de HPU relativo al mes de mayor valor inicial en 2015. El cambio de HPU mensual se representa como el porcentaje de cambio (+ o -) entre 2015 y H2099 de cada mes sobre sí mismo. Los asteriscos indican los meses en que el cambio es estadísticamente significativo (pendiente de $\text{Sen } p < 0.05$).

4.3.4 La anchura ponderada útil

A continuación se destacan los cambios estadísticamente significativos de APU_{med} y APU_{min} anual de cada fase de desarrollo por río, escenario climático y horizonte temporal. Los valores de cambio que se presentan se refieren a la disponibilidad total de hábitat en los tramos de estudio. En las Figuras 4-8 y 4-9 se muestran los resultados espacio-temporales de APU_{med} para las fases sésiles y adulta en los escenarios RCP4.5 y RCP8.5 respectivamente marcando, en su caso, la línea en que se alcanza el umbral de viabilidad fijado en la metodología.

4.3.4.1 Lozoya RCP4.5

La APU_{min} de las fases sésiles no sufre cambios apreciables en H2050, cayendo el 32% en H2099. La APU_{med} cae el 15% en H2050 y hasta el 17% en H2099.

La APU_{min} de los alevines se reduce el 7% en H2050 y el 11% en H2099. La APU_{med} lo hace el 4% en H2050 y el 7% en H2099.

La APU_{min} y APU_{med} de los juveniles y los adultos no sufre cambios significativos en todo el periodo de modelización.

4.3.4.2 Cega RCP4.5

La APU_{min} de las fases sésiles se reduce el 12% en H2050, y el 16% en H2099.

La APU_{min} de los alevines se reduce el 19% en H2050 y el 22% en H2099.

La APU_{min} de juveniles y adultos disminuye el 15% y el 17% en H2050 y H2099, respectivamente.

Figura 4-8. Ríos Lozoya y Cega, escenario RCP4.5. a) Adultos; b) Freza. Columna izquierda: APU relativo; columna central: aptitud térmica (adultos: número de días consecutivos por encima del umbral de 18.7°C; freza: tiempo relativo apto para la supervivencia de las fases sésiles); columna derecha: umbrales combinados de APU y aptitud térmica. Las etiquetas rojas corresponden a la ubicación de los termógrafos. Las flechas indican la dirección del flujo. Resolución gráfica: 1 km, 1 año.

La APU_{med} no sufre cambios significativos en ninguna fase de desarrollo, en todo el periodo de modelización en este escenario.

La APU_{min} de juveniles disminuye el 15% y el 17% en H2050 y H2099, respectivamente. La APU_{med} no sufre cambios significativos en todo el periodo de modelización.

4.3.4.3 Lozoya RCP8.5

La APU_{min} de las fases sésiles se reduce el 19% en H2050, cayendo el 73% en H2099. La APU_{med} no cambia en H2050 si bien en H2099 se reduce el 35%.

La APU_{min} de los alevines no cambia significativamente a lo largo del periodo de simulación. La APU_{med} se reduce el 4% en H2050 y el 17% en H2099.

La APU_{min} y APU_{med} de los juveniles y los adultos no sufre cambios significativos en H2050, y solo se reduce APU_{med} el 10% (juveniles) y el 12% (adultos) en H2099.

4.3.4.4 Cega RCP8.5

Las condiciones del hábitat hidráulico para las fases sésiles mejoran en primer término, con un aumento de APU_{min} del 17% en H2050, que luego se convierte en una reducción respecto a 2015 del 23% en H2099. APU_{med} disminuye el 7% en H2099.

La APU_{min} de los alevines se reduce el 15% en H2050 y el 39% en H2099. APU_{med} disminuye el 9% en H2099.

La APU_{min} de juveniles disminuye el 12% y el 31% en H2050 y H2099, respectivamente. APU_{med} disminuye el 9% en H2099.

La APU_{min} de adultos disminuye el 10% y el 29% en H2050 y H2099, respectivamente. APU_{med} disminuye el 14% en H2099.

4.3.5 Síntesis de resultados

Se han de producir importantes pérdidas de aptitud del medio por causa del cambio climático y sus repercusiones sobre la temperatura fluvial y el caudal. No obstante, de entre estos casos de estudio, sólo en el río Lozoya se producirán reducciones en la cantidad de hábitat físico que violen el umbral fijado de viabilidad, afectando exclusivamente a la fase adulta (Figuras 4-8 y 4-9). Sin embargo, las pérdidas de hábitat térmico afectarán a todas las fases vitales.

En las Figuras 4-8 y 4-9 no se han incluido las fases de alevín y juvenil por varios motivos: i) difieren cuantitativamente muy poco de los adultos en cuanto a hábitat físico, ii) no se viola el umbral de cantidad de hábitat físico en alevines ni juveniles, y iii) el indicador de aptitud térmica del medio es el mismo que para los adultos. De este modo, se evita presentar figuras que serían redundantes.

4.3.5.1 Lozoya

En RCP4.5, en las fases emergidas los cambios significativos se extienden por la mayor parte del año alcanzando la mayor importancia en el centro del verano. En las fases sésiles tan solo hay reducciones significativas en noviembre, abril y mayo, al principio y fin de la época de reproducción.

Figura 4-9. Ríos Lozoya y Cega, escenario RCP8.5. a) Adultos; b) Freza. Columna izquierda: APU relativo; columna central: aptitud térmica (adultos: número de días consecutivos por encima del umbral de 18.7°C; freza: tiempo relativo apto para la supervivencia de las fases sésiles); columna derecha: umbrales combinados de APU y aptitud térmica. Las etiquetas rojas corresponden a la ubicación de los termógrafos. Las flechas indican la dirección del flujo. Resolución gráfica: 1 km, 1 año.

En el escenario RCP4.5 (Figura 4-8) la reducción de APU_{med} a lo largo del siglo es pequeña en todas las fases vitales de la trucha, mientras que la viabilidad del hábitat térmico de las fases

emergidas sufre una importante reducción por el aumento de días consecutivos por encima del umbral de viabilidad ($18,7^{\circ}\text{C}$) que aumentan de modo significativo especialmente durante la segunda mitad del siglo, situando el umbral de viabilidad de verano para las fases emergidas hacia la mitad del tramo en estudio. Esto implica que, en H2099, para los adultos, en los periodos limitantes de menor caudal y mayor temperatura el tramo de río habitable sería de alrededor del 40% del total aunque, en superficie, la disponibilidad sería menor: alrededor del 25% del *HPU*. El *HPU* de cabecera tendrá menos de un metro de anchura útil (2% del *HPU* total, por encima de 1.469 m s.n.m.), y por debajo de los 1.196 m s.n.m. se estará por encima del umbral que determina el nicho térmico realizado (73% de *HPU*, que no estaría al alcance de las truchas por las condiciones térmicas). En cuanto a las fases sésiles, las reducciones de *APU_{med}* y del periodo de viabilidad de huevos y larvas no bajan de los umbrales de viabilidad fijados en este estudio.

El *HPU_{med}* mensual en RCP8.5 sufre reducciones significativas durante todo el año en todas las clases emergidas (alevines, juveniles y adultos) si bien son más importantes en los meses más cálidos. Las pérdidas de hábitat son mayores en el caso de las fases sésiles que en las emergidas, y más importantes al principio y final del periodo de reproducción (noviembre a mayo).

En el escenario RCP8.5 (Figura 4-9) la reducción de *APU_{med}* toma más importancia a partir de mediados de siglo aunque el desplazamiento del umbral de la cabecera hacia aguas abajo no supone una gran pérdida de *HPU* neto, y es más importante en el hábitat de las fases sésiles que en las emergidas. La pérdida de hábitat térmico de los adultos es, sin embargo, claramente creciente a lo largo del siglo, sobrepasándose más de 100 días consecutivos por año el umbral térmico en H2099. Al combinar la pérdida de *HPU* y hábitat térmico, solo el 10% del *HPU* para los adultos resulta utilizable en periodos limitantes de verano en dicho horizonte. El periodo de viabilidad de las fases sésiles cae por debajo del umbral del 50% en gran parte del río (por debajo de los 1.110 m s.n.m.): se pierde el 20% de la longitud del curso fluvial que supone, sin embargo, la pérdida del 55% del *HPU* total.

4.3.5.2 Cega

En RCP4.5, en las fases emergidas los principales cambios significativos corresponden a la reducción de hábitat en verano, y en las sésiles tan solo en noviembre, al principio de la época de reproducción.

En el escenario RCP4.5 (Figura 4-8) no se aprecia cambio significativo de la *APU_{med}* a lo largo del siglo en ninguna de las fases vitales de la trucha, mientras que la viabilidad del hábitat térmico de las fases emergidas sufre una progresiva reducción por el aumento de días consecutivos por encima del umbral de viabilidad ($18,7^{\circ}\text{C}$). Esto implica que, para los adultos, y debido a la pérdida de hábitat térmico, en los periodos limitantes de menor caudal y mayor temperatura el tramo de río habitable tendría alrededor del 35% de la longitud inicial aunque, en superficie, la disponibilidad sería menor: alrededor del 56% del *HPU* que habría si no hubiera reducción por causa de la reducción del hábitat térmico. En cuanto a las fases sésiles, las reducciones de *APU_{med}* y del periodo de viabilidad de huevos y larvas no bajan significativamente de los umbrales de viabilidad fijados en este estudio.

En RCP8.5, el HPU_{med} mensual sufre cambios significativos durante prácticamente todo el año en todas las clases emergidas (alevines, juveniles y adultos), incluidos pequeños aumentos durante el invierno y primavera temprana, si bien son más importantes en los meses más cálidos. En el caso de las fases sésiles, estas pérdidas de hábitat son muy importantes al principio de la estación de reproducción (noviembre y diciembre).

En el escenario RCP8.5 (Figura 4-9) la reducción de APU_{med} toma más importancia a partir de mediados de siglo aunque el desplazamiento del umbral de la cabecera hacia aguas abajo no supone una gran pérdida de HPU neto, y es más importante en el hábitat de las fases sésiles que en las emergidas. La pérdida de hábitat térmico de los adultos es, sin embargo, claramente creciente a lo largo del siglo, sobrepasándose hasta 50 días consecutivos por año el umbral térmico, con una reducción neta de hábitat térmico del 56% de la longitud actual. Al combinar la pérdida de HPU y hábitat térmico, solo el 34% del HPU inicial para los adultos resulta utilizable en periodos limitantes de verano. El periodo de viabilidad de las fases sésiles cae por debajo del umbral del 50% en gran parte del río (por debajo de los 996 m s.n.m.): se pierde el 80% de la longitud del curso fluvial que supone, sin embargo, la pérdida del 88% del HPU total.

4.4 DISCUSIÓN

El cambio climático puede actuar sobre el éxito de la freza por varias vías: afectando a la supervivencia de huevos y larvas por causa de temperaturas excesivas para el desarrollo de los mismos (Réalís-Doyelle *et al.* 2016), y cambiando el régimen de caudales y alterando en consecuencia la dinámica geomorfológica del lecho del río (cambios en la disponibilidad de espacios adecuados para la freza) (Junker *et al.* 2015a, b).

Las predicciones del presente estudio sugieren una tendencia a la contracción del hábitat apto para los frezaderos tanto por arriba (por la pérdida de hábitat físico en la cabecera) como por abajo (por pérdida de hábitat térmico). Parry *et al.* (2017), en un estudio sobre el salmón atlántico en el Reino Unido, vieron que la disminución de caudal provocó la concentración de frezaderos en el tramo intermedio, lo que se achaca a dos posibles causas: (i) menor capacidad para franquear obstáculos con bajo caudal (no pueden remontar), o (ii) disminución de la cantidad de hábitat adecuado para los reproductores en los tramos más altos. La concentración de frezaderos provocada por la reducción de espacio apto disponible puede tener como consecuencia negativa la competencia de los adultos por los mismos, el solapamiento de frezaderos (Gortázar *et al.* 2011) y la competencia densodependiente de los peces emergidos (Crisp 2000), afectando a su supervivencia y reclutamiento. Por el lado contrario, de modo general, los caudales altos antes y durante la freza son beneficiosos para la reproducción al limpiar de materiales finos los intersticios de las gravas (Unfer *et al.* 2011, Schindler Wildhaber *et al.* 2014), favoreciendo la oxigenación de los huevos y abriendo espacio para las larvas emergentes. En cuanto a la capacidad del agua para contener oxígeno, ésta disminuye con el aumento de la temperatura, y la limitación de oxígeno no solo afecta negativamente a la supervivencia en situaciones térmicas extremas sino que también limita la abundancia de las especies por debajo de los límites fisiológicos en ectotermos (Verberk *et al.* 2016).

Schmidt *et al.* (2006) han visto que en verano la temperatura a 20 cm de profundidad en el subálveo llega a ser entre 4°C y 5°C más baja que en superficie en un tramo con fuerte descarga desde el acuífero subyacente (aproximándose rápidamente a la temperatura del

acuífero), entre 1°C y 2,0°C en un tramo con descarga media, 1°C o menos en un tramo con baja descarga, y casi inapreciable en condiciones de recarga del acuífero, aunque la tendencia es a enfriarse. Esta transferencia de calor se ve muy atenuada en tramos con intensa circulación hiporreica pero con mínima descarga subterránea (Arrigoni *et al.* 2008). En el río Lozoya y en la cabecera y piedemonte del río Cega la circulación hiporreica es importante, mientras que en la llanura detrítica del Cega se encuentran tramos tanto de descarga como de recarga del acuífero. Estas circunstancias inducen a pensar en la posibilidad de encontrar refugios térmicos puntuales que pueden ser importantes en eventos cálidos (Dugdale *et al.* 2013) en los tramos medio y bajo del río Cega, pero la duración de dichos eventos (que pueden sobrepasar los 100 días consecutivos en este estudio) puede limitar la eficiencia de los refugios. Por otra parte, en invierno la temperatura del subálveo puede ser más alta debido al calentamiento del mismo por acción de la radiación solar incidente sobre el lecho (Caissie 2006), de modo que los tiempos de desarrollo podrían verse acortados (Acornley 1999) respecto de las estimaciones presentadas aunque también podría suponer un mayor acortamiento del periodo de viabilidad térmica.

Las diferencias en el comportamiento térmico de los ríos Lozoya y Cega, muy próximos entre sí, es achacable a particularidades de cada cuenca, entre las que la geología se constituye como un condicionante de primer orden (Santiago *et al.* 2017) que influirá en la respuesta térmica de los ríos al cambio climático. Dado que la temperatura juega un papel importante entre los gradientes ambientales que estructuran la distribución de los ectotermos (Isaak *et al.* 2017), influirá también sobre el futuro de las poblaciones de trucha común en el borde de retaguardia (cálido) de su área de distribución natural.

El cambio climático también afectará a los caudales circulantes y, en consecuencia, al hábitat físico “no térmico” (Santiago *et al.* 2017), si bien los estudios que evalúan estas afecciones en detalle por medio de la metodología IFIM son aún escasos (Papadaki *et al.* 2016, Muñoz-Mas *et al.* 2016). Hasta donde conocemos, éste es el primer estudio en hacer proyecciones en detalle, en escenarios futuros de cambio climático, de la disponibilidad de hábitat hidráulico en combinación con el hábitat térmico, distinguiendo entre los requerimientos de los diferentes estadios de desarrollo de la trucha común.

De los resultados de este estudio se concluye que el cambio climático producirá una reducción del hábitat y una extensión de los periodos de valores mínimos de dicho hábitat, que coincidirán además con periodos también de mayor duración de temperaturas altas. La combinación de ambos efectos conllevará una pérdida muy importante del hábitat apto para la trucha que puede comprometer la viabilidad de sus poblaciones.

En las fases sésiles, el hábitat físico se reduce y los periodos de viabilidad térmica de huevos y alevines se acortan, pudiendo alcanzar niveles críticos: los periodos de mayor pérdida de hábitat físico corresponden también a los de mayor reducción del periodo de viabilidad térmica. El aumento de temperatura de invierno conlleva también la reducción del tiempo de desarrollo embrionario y larvario, pero no lo suficiente como para compensar el acortamiento de la estación reproductiva.

En las fases emergidas, coinciden los valores mensuales más bajos de hábitat físico con los momentos de temperaturas más altas. La coincidencia de las mayores reducciones de hábitat

físico en todas las fases de desarrollo de las truchas con los periodos de peores condiciones térmicas podrá poner a las poblaciones de trucha en el borde de la viabilidad. No obstante, cada río debe ser estudiado como un caso distinto, como se desprende de este estudio, en que cada uno mostró sus propios patrones de cambio respondiendo a sus características particulares. De este estudio se desprende la necesidad de analizar particularmente en cada río las respuestas tanto del hábitat físico como térmico con el objeto de poder establecer estrategias de adaptación al cambio climático.

5 DISCUSIÓN GENERAL

5.1 EL CAMBIO CLIMÁTICO: LA TEMPERATURA Y EL CAUDAL DE LOS RÍOS

A lo largo de esta tesis se ha podido ver que el cambio climático afectará de modo significativo a la temperatura y caudal de los ríos y tramos estudiados del centro de la Península Ibérica. Hasta ahora, las predicciones en este sentido adolecían de la resolución espacio-temporal aportada en este estudio. Además, se han empleado los modelos y los escenarios más recientes.

En este contexto, se ha comprobado que las predicciones generadas implican cambios mayores que aquéllas realizadas con resolución más gruesa (e.g., [van Vliet et al. 2013](#), [Estrela et al. 2012](#)). La aplicación de técnicas adecuadas de reducción de escala ([Ribalaygua et al. 2013](#)) ha sido también responsable de que los resultados se desvíen de aquéllos del IPCC con los que están relacionados por su origen ([IPCC 2013](#)). Así, los modelos de temperatura del agua y del caudal desarrollados en esta tesis predicen una situación para la trucha común más comprometida que lo esperado de trabajar a nivel regional: los valores regionales pueden resultar una orientación aceptable de los cambios promedio, pero el refinamiento que se aporta con una mayor resolución de escala puede establecer la diferencia a la hora de predecir efectos.

Resulta necesario utilizar modelos fiables y de alta resolución espacio-temporal para poder predecir efectos del cambio climático. Esto compensa la incertidumbre producida por asumir unos escenarios de emisiones y unas respuestas climáticas ([Figura 3-4](#)) de los mismos.

5.2 EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA DISTRIBUCIÓN NATURAL DE LA TRUCHA COMÚN

La distribución y la eficiencia fisiológica de los peces de agua fría experimentarán cambios significativos a causa del cambio climático, siendo especialmente sensibles en las zonas de *borde de retaguardia* de su distribución. [Williams et al. \(2015\)](#) revisaron un gran número de artículos e identificaron una cantidad significativa de impactos y efectos del cambio climático sobre los salmónidos y sus hábitats. En esta tesis también se ha visto que la temperatura es el principal predictor de la presencia o ausencia de la trucha común en dos ríos estudiados en la España Central, por delante de otros aspectos del hábitat físico y de la comunidad de peces. Sobre la base de todo lo anterior, los estudios dirigidos a predecir el efecto del cambio climático sobre los salmónidos se están incrementando. Entre ellos, [Meisner \(1990\)](#) simuló el cambio climático en dos ríos de Ontario y predijo reducciones del hábitat térmico de la trucha de arroyo de entre el 30% y el 42% para un incremento de 4,1°C de aumento de temperatura del aire. [Ruesch et al. \(2012\)](#) estimaron para el año 2100 que la pérdida de hábitat térmico para *Oncorhynchus tshawytscha*, *O. mykiss* y *Salvelinus confluentus* en la cuenca del río John Day (Oregón) se situaría entre el 39-95%, el 51-87% y el 86-100% respectivamente.

Se han realizado varias proyecciones sobre el efecto de las predicciones de calentamiento del clima en la distribución de la trucha común (la [Figura 5-1](#) muestra una síntesis de las predicciones). [Lassalle y Rochard \(2009\)](#) hicieron un análisis a escala gruesa de las relaciones entre la distribución de los peces y las características físicas de las grandes

Figura 5-1. Probabilidad de presencia de la trucha común obtenida de FishBase [AquaMaps, <http://www.aquamaps.org/search.php#tools>]. Las zonas meridionales de menor probabilidad se corresponderían con el borde de retaguardia de la distribución de la trucha y serían también de las más sensibles al cambio climático. El extremo de baja probabilidad nororiental se correspondería con el frente de avance (posible nueva colonización). El modo más probable de colonización de nuevas masas de agua es por medio de la migración marina.

cuencas europeas y predijeron que la trucha común perderá todas las cuencas aptas de la zona sur de su distribución (Mar Negro, Mediterráneo, Península Ibérica y Sur de Francia), pero continuará siendo abundante en las cuencas del Norte. Las condiciones ambientales pueden hacerse adecuadas y sostener nuevas poblaciones hacia el Este, en los ríos árticos a lo largo de la costa de la Rusia continental (Jonsson y Jonsson 2009). Graham y Harrod (2009), en un estudio detallado de la distribución de las truchas en las Islas Británicas, detectaron que la respuesta al cambio climático sería variable dependiendo de la localización, de modo que solo se predice que se pierda hábitat en algunas poblaciones del sur o de las tierras bajas. Almodóvar *et al.* (2011) predicen la pérdida de truchas de la práctica totalidad de la longitud de la red fluvial en el Noreste de España, y Filipe *et al.* (2013) hacen lo propio para el 57% de los tramos estudiados en Europa Central y Oeste. En esta tesis se predicen reducciones del hábitat térmico de hasta el 11% y el 56% de la longitud de dos ríos en España Central. Las diferencias metodológicas y de escala pueden estar detrás de la falta de similitud entre los resultados de estos estudios, pero la relevancia del impacto del cambio climático es, en cualquier caso, una conclusión común. Los estudios sobre el borde sur de la distribución de la trucha común están atrayendo una atención especial de los investigadores debido a su relevancia biogeográfica. En esta área, esta tesis muestra un amplio rango de situaciones que pueden marcar el desplazamiento del área de distribución de la trucha común en el Suroeste de Europa. Las temperaturas aumentarán menos en las montañas que en la penillanura central ibérica y menos en las montañas kársticas que en las graníticas. Al mismo tiempo, la fachada mediterránea será más sensible al calentamiento y a la reducción de caudales en los ríos que la fachada atlántica. Así, las poblaciones de trucha común en las montañas kársticas del norte de España (montañas cantábricas y partes calcáreas de los Pirineos) son más capaces de resistir el calentamiento climático que las del este en las partes graníticas de los Pirineos. Lo mismo podría ocurrir en otras partes de Europa. Probablemente, la respuesta térmica menos pronunciada de los ríos y arroyos en las áreas kársticas permitirá una mejor persistencia de la población de trucha común, aunque también estaría vinculada a cambios en los regímenes de caudales.

Por otra parte, en lo relativo a los cambios en los regímenes de caudales, la disminución de éstos en verano reducirá el tamaño del hábitat utilizable y esto implica la reducción de la

capacidad de carga total de un río dado (Muñoz-Mas *et al.* 2016). Esto resulta en poblaciones más pequeñas y menos resilientes, con mayor probabilidad de extinción.

5.3 CICLO BIOLÓGICO

Jonsson y Jonsson (2009) predijeron que los cambios en las temperaturas y caudales debidos al cambio climático afectarán a la migración, la ontogenia, el crecimiento y los rasgos del ciclo biológico de la trucha común.

Los peces de agua fría no sólo sufrirán a causa de las temperaturas extremas y selectivas del verano, sino también como resultado de cambios térmicos en las diferentes fases del ciclo biológico. Los incrementos en las temperaturas en invierno y principios de primavera, aun siendo benignos para los peces juveniles y adultos, pueden sin embargo reducir significativamente la supervivencia de los huevos y las larvas. Las simulaciones de esta tesis, realizadas para el centro de España, predicen aumentos de temperatura que ponen en peligro la supervivencia del material reproductivo fertilizado y el consecuente reclutamiento.

La trucha común estará muy cerca de su límite de eficiencia fisiológica comprometiendo la producción de biomasa somática y reproductiva. El aumento de la temperatura de los ríos y lagos puede afectar al crecimiento cambiando la duración de la estación de crecimiento. La temporada de crecimiento puede extenderse aumentando las temperaturas invernales, o acortarse con el aumento de las temperaturas en verano. En cuanto a las temperaturas de crecimiento, el aumento de la temperatura media podría aumentar o disminuir la eficiencia del crecimiento dependiendo de por qué parte de la curva (convexa) de eficiencia fisiológica se desplace la temperatura promedio. Por lo tanto, en el mismo río, pueden darse dos situaciones: aumento del crecimiento en los tramos más fríos y reducción de los más cálidos. Sin embargo, Reist *et al.* (2006) sugieren que, en los ríos más fríos, la trucha está específicamente adaptada a las bajas temperaturas y temporadas de crecimiento cortas y el aumento de las temperaturas afectará negativamente a las tasas de crecimiento, la estructura de edad/tamaño y la abundancia de las poblaciones más norteñas. Varios autores (Beer y Anderson 2013, Cianfrani *et al.* 2015) mostraron cómo el peso de los salmónidos juveniles será menor, afectando a la supervivencia de los peces y reduciendo, como consecuencia, la producción de biomasa de la trucha común.

Además, con respecto a la producción de material reproductivo, se sabe que las hembras más grandes producen más huevos y más grandes, con mayor probabilidad de supervivencia (McFadden *et al.* 1965, Bagenal 1969, Lobón-Cerviá *et al.* 1997).

Vivir sometido a temperaturas de estrés fisiológico puede aumentar la susceptibilidad de los peces a la enfermedad. Así, la susceptibilidad, unida a mejores condiciones para el desarrollo de patógenos y parásitos, hace que el calentamiento global sea un factor de mayor riesgo de ciertas enfermedades infecciosas y parasitarias de los peces (Karvonen *et al.* 2010), pero la morbilidad será consecuencia de la biología de cada enfermedad y condiciones demográficas locales. Por ejemplo, Hari *et al.* (2006) estudiaron el calentamiento en arroyos alpinos durante los últimos 25 años y detectaron una relación entre el aumento de la temperatura del arroyo y la incidencia de la enfermedad renal proliferativa (PKD) dependiente de la temperatura en los tramos inferiores de la distribución de la trucha común, afectando al límite actual.

La fragmentación de las poblaciones es otro problema para la persistencia de la trucha. Los peces de agua fría pueden encontrar refugios climáticos en los arroyos de montaña (Isaak *et al.* 2016) como respuesta al calentamiento climático, pero una retracción importante de sus poblaciones puede aislarlos térmicamente: los tramos localizados en áreas de sensibilidad térmica producen la desconexión de la red de afluentes anteriormente conectados por el canal principal, deshabitado por estos peces en condiciones de calentamiento. En los límites de los refugios climáticos se pueden encontrar pequeños refugios térmicos de verano (temporal y espacialmente limitados) ubicados en lugares tales como las pozas más frías, los lugares donde confluyen con los afluentes y las cabeceras (Crozier *et al.* 2008), por lo que ésta sería la única alternativa para la supervivencia de los peces. La existencia de refugios térmicos o climáticos en una región sensible es altamente dependiente de la geología, estando relacionada con la existencia de acuíferos más resistentes al calentamiento y de acuíferos frescos y profundos.

El comportamiento de termorregulación es parte de la estrategia de uso de los refugios térmicos (Reynolds y Casterlin 1979, Goyer *et al.* 2014). Esta estrategia consiste en realizar excursiones cortas (<60 min en experimentos con trucha de arroyo) para mantener la temperatura corporal por debajo de un umbral de temperatura crítico, permitiendo a los peces explotar recursos en un ambiente térmico desfavorable. Se ha observado a la trucha común utilizando el fondo de las pozas durante las horas de luz del día para evitar las aguas superficiales más cálidas y menos oxigenadas en los refugios térmicos (Elliott 2000). Sin embargo, si los eventos cálidos llegaran a ser demasiado largos, los refugios térmicos podrían llegar a ser completamente insuficientes, comprometiendo así la supervivencia de los peces (Brewitt y Danner 2014, Daigle *et al.* 2015).

5.4 CAPACIDAD DE ADAPTACIÓN

En el Capítulo 2 de esta tesis se han descrito las características del nicho térmico realizado de dos poblaciones de la trucha común. Aunque es de esperar que no muestre una variación muy grande al estar ligado a las características fisiológicas, el valor de la temperatura que describe a cada una de estas poblaciones no tiene por qué ser único para la especie sino que puede (y suele) ser distintivo al reflejar el conjunto de las condiciones ecológicas en que cada población se desenvuelve. No obstante, la tolerancia térmica es una característica fisiológica más rígida que, aunque pueda derivar hacia adaptaciones locales, cuenta con una componente genética de menor varianza.

Las evidencias crecientes del cambio climático hacen necesario tener en cuenta las respuestas evolutivas al calentamiento global (Angilletta 2009). Una cuestión clave es si la comprensión de la fisiología y la genética subyacente a la tolerancia térmica puede mejorar las predicciones acerca de la capacidad de los peces para adaptarse a temperaturas más altas (McCullough *et al.* 2009). Los modelos genéticos sugieren que al ritmo de calentamiento actual y al estado de las predicciones, se producirá la extinción de numerosas especies que no serán capaces de adaptarse. El nivel de *maladaptación* durante el calentamiento se debe a varios factores que incluyen la estocasticidad de la temperatura, el tamaño de las poblaciones, la varianza genética aditiva, la tasa de flujo genético y las interacciones entre especies (Angilletta 2009). Teóricamente, la selección direccional sería suficiente para asegurar la estabilidad de las varianzas y covarianzas génicas (Jones *et al.* 2004), pero no se sabe mucho de la estructura

genética de la *norma de reacción térmica*². No obstante, estas limitaciones serán cruciales para determinar si el ritmo de adaptaciones suficiente para compensar el efecto de los cambios ambientales predichos (Angilletta 2009). Forseth *et al.* (2009) no encontraron adaptaciones locales a las temperaturas prevalentes en su análisis de varias poblaciones de trucha, pero Jensen *et al.* (2008) observaron una plasticidad térmica relativa en estadios tempranos de desarrollo. Este efecto varió entre poblaciones debido a normas de reacción localmente adaptadas de acuerdo con los regímenes térmicos de sus ambientes vitales. Estos autores sugieren que la varianza genética aditiva y la variación heredable de la plasticidad fenotípica podrían compensar los efectos de regímenes de temperatura cambiantes, pero cambios repentinos podrían impedir la adaptación ya que la plasticidad es limitada. Ayllón *et al.* (2016) sugieren que el tiempo necesario para la adaptación es demasiado largo en relación con el ritmo del cambio climático. Jonsson y Jonsson (2009) mantienen que las poblaciones de salmónidos probablemente no muestran adaptaciones del crecimiento porque han evolucionado y viven en ambientes con temperaturas variables estacional, anual y espacialmente donde la plasticidad fenotípica es más ventajosa que la fijación genética. Elliott y Elliott (2010) revisaron un gran número de estudios y alcanzaron la conclusión genérica de que los salmónidos muestran poca variación intraespecífica como para soportar la hipótesis de la adaptación térmica excepto en ríos muy fríos. Beacham y Withler (1991) observaron heredabilidad para la tolerancia a altas temperaturas del agua en un estudio con salmón rey (*Oncorhynchus tshawytscha*) aunque sólo ocurrió esto en individuos experimentales de aguas frías del norte y no ocurrió en individuos de aguas cálidas del sur.

Es posible que haya alguna capacidad de adaptación a las altas temperaturas, pero pueden existir extremos fisiológicos que no se puedan forzar. No debe olvidarse que la eficiencia fisiológica es específica y dependiente de la relación entre la temperatura y la capacidad del oxígeno para trasfundir. Es posible "estirar" el nicho realizado, pero no se puede influir fácilmente sobre el nicho fisiológico. Es probable que las frecuencias de los genotipos más aptos se muevan hacia el rango de temperaturas desplazadas, aunque la alta estocasticidad de la temperatura puede diluir la adaptación cuantitativa.

Hay muchos frentes en la investigación de los peces de aguas frías y se precisa continuar en ella para desarrollar todas las cuestiones planteadas en esta discusión final. Obtener predicciones más precisas permitirá dar una respuesta más exitosa al desafío de evitar la pérdida de poblaciones nativas de trucha común.

² La *norma de reacción térmica* describe el patrón de la expresión fenotípica de un genotipo en un rango térmico.

6 CONCLUSIONES

Las conclusiones principales y más relevantes de esta tesis se compilan bajo este epígrafe de síntesis:

- Se ha identificado un umbral superior del nicho térmico en dos poblaciones de truchas del centro de la Península Ibérica: 18,1-18,7°C de temperatura media diaria del agua durante 7 días.
- Se predicen pérdidas de hasta el 56% del hábitat térmico en 2099 (cuenca del río Cega).
- El hábitat térmico puede fragmentarse a causa de discontinuidades de temperatura, incrementando el impacto del cambio climático.
- Se predicen reducciones de caudal hasta del 49% en cursos fluviales trucheros del centro de la Península Ibérica, así como aumentos de su temperatura de hasta 4°C.
- La sincronía de las reducciones de caudal y los aumentos de temperatura actúan sinérgicamente afectando a los peces.
- La respuesta térmica de los ríos está bajo la influencia de la geología.
- La geología será un factor influyente en los cambios en la distribución de los peces de agua fría.
- Se producirá un cuello de botella del hábitat físico y térmico en verano.
- Se predice una reducción importante del tiempo en que el hábitat es térmicamente apto para las fases sésiles (huevos y larvas) al principio y al final de la estación reproductora (hasta un 21%).
- Los tiempos de desarrollo embrionario y larvario se acortarán hasta un 29%, pero no compensarán el acortamiento de la estación reproductora.
- La combinación de factores limitantes llevará la viabilidad de muchas poblaciones de trucha a niveles críticos.
- La forma y grado en que se producen las limitaciones de hábitat térmico e hidráulico son muy específicas de cada río.

REFERENCIAS

- Abell, R., Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., ... Petri, P. (2008). Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58(5), 403–414. <https://doi.org/10.1641/B580507>
- Acornley, R. M. (1999). Water temperatures within spawning beds in two chalk streams and implications for salmonid egg development. *Hydrological Processes*, 13, 439–446. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1085\(19990228\)13:3<439::AID-HYP748>3.0.CO;2-E](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1085(19990228)13:3<439::AID-HYP748>3.0.CO;2-E)
- Alba-Tercedor, J. y Sánchez-Ortega, A. (1988). Un método rápido y simple para evaluar la calidad biológica de las aguas corrientes basados en el de Hellawell (1978). *Limnetica*, 4, 51-56.
- Alexander, M. D., MacQuarrie, K. T. B., Caissie, D. y Butler, K. E. (2003). The thermal regime of shallow groundwater and a small atlantic salmon stream bordering a clearcut with a forested streamside buffer. In: *Annual Conference of the Canadian Society for Civil Engineering* (p. 343/1-10). Moncton, Nouveau-Brunswick, Canada.
- Allan, J.D. (1995). *Stream ecology: Structure and function of running waters*. London: Chapman & Hall, UK.
- Almodóvar, A., Nicola, G. G., Ayllón, D. y Elvira, B. (2011). Global warming threatens the persistence of Mediterranean brown trout. *Global Change Biology*, 18(5), 1549–1560. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02608.x>
- Angilletta, M. J. (2009). *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press.
- Arismendi, I., Safeeq, M., Dunham, J. B. y Johnson, S. L. (2014). Can air temperature be used to project influences of climate change on stream temperature? *Environmental Research Letters*, 9(8), 084015. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/8/084015>
- Arismendi, I., Safeeq, M., Johnson, S. L., Dunham, J. B. y Haggerty, R. (2012). Increasing synchrony of high temperature and low flow in western North American streams: double trouble for coldwater biota? *Hydrobiologia*, 712(1), 61–70. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1327-2>
- Armstrong, J. D., Kemp, P. S., Kennedy, G. J. A., Ladle, M. y Milner, N. J. (2003). Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research*, 62(2), 143–170. [http://dx.doi.org/10.1016/S0165-7836\(02\)00160-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0165-7836(02)00160-1)
- Arrigoni, A. S., Poole, G. C., Mertes, L. A. K., O'Daniel, S. J., Woessner, W. W. y Thomas, S. A. (2008). Buffered, lagged, or cooled? Disentangling hyporheic influences on temperature cycles in stream channels. *Water Resources Research*, 44(9), W09418. <https://doi.org/10.1029/2007WR006480>

- Ayllón, D., Nicola, G. G., Elvira, B., Parra, I. y Almodóvar, A. (2013). Thermal Carrying Capacity for a Thermally-Sensitive Species at the Warmest Edge of Its Range. *PLoS ONE*, 8(11), e81354. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081354>
- Ayllón, D., Railsback, S. F., Vincenzi, S., Groeneveld, J., Almodóvar, A. y Grimm, V. (2016). InSTREAM-Gen: Modelling eco-evolutionary dynamics of trout populations under anthropogenic environmental change. *Ecological Modelling*, 326, 36–53. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.07.026>
- Baeza, D. (2010). *Estudios técnicos para la determinación de los componentes del régimen de caudales ecológicos en el río Cega*. Informe técnico. Ecohidráulica, Madrid.
- Bagenal, T. B. (1969). Relationship between egg size and fry survival in brown trout *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology*, 1(4), 349–353. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1969.tb03882.x>
- Barata, C., Hontoria, F., Amat, F. y Browne, R. (1996). Competition between sexual and parthenogenetic *Artemia*: temperature and strain effects. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 196(1), 313–328. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(95\)00137-9](https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00137-9)
- Beacham, T. D. y Withler, R. E. (1991). Genetic variation in mortality of Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum), challenged with high water temperatures. *Aquaculture Research*, 22(2), 125–133. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1991.tb00502.x>
- Beer, W. N. y Anderson, J. J. (2013). Sensitivity of salmonid freshwater life history in western US streams to future climate conditions. *Global Change Biology*, 19(8), 2547–2556. <https://doi.org/10.1111/gcb.12242>
- Belmar, O., Bruno, D., Martínez-Capel, F., Barquín, J. y Velasco, J. (2013). Effects of flow regime alteration on fluvial habitats and riparian quality in a semiarid Mediterranean basin. *Ecological Indicators*, 30, 52–64. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.01.042>
- Bergerot, B. y Cattaneo, F. (2017). Hydrological drivers of brown trout population dynamics in France: Drivers of brown trout population dynamics in France. *Ecohydrology*, 10(1), e1765. <https://doi.org/10.1002/eco.1765>
- Bernatchez, L. (2001). The evolutionary history of brown trout (*Salmo trutta* L.) inferred from phylogeographic, nested clade, and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation. *Evolution*, 55(2), 351–379. [http://dx.doi.org/10.1554/0014-3820\(2001\)055\[0351:TEHOB\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1554/0014-3820(2001)055[0351:TEHOB]2.0.CO;2)
- Bogan, T., Mohseni, O. y Stefan, H. G. (2003). Stream temperature-equilibrium temperature relationship. *Water Resources Research*, 39(9), 1245. <https://doi.org/10.1029/2003WR002034>

- Borgstrøm, R. y Museth, J. (2005). Accumulated snow and summer temperature—critical factors for recruitment to high mountain populations of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology of Freshwater Fish*, 14, 375–384. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2005.00112.x>
- Borra, S. y Di Ciaccio, A. (2010). Measuring the prediction error. A comparison of cross-validation, bootstrap and covariance penalty methods. *Computation and Statistical Data Analysis*, 54(12), 2976–2989. <https://doi.org/10.1016/j.csda.2010.03.004>
- Bovee, K.D. (1982). *A guide to stream habitat analysis using the Instream Flow Incremental Methodology*. Instream Flow Information Paper 12. Washington: US Fish and Wildlife Service, USA.
- Breiman, L. (2001). Random forests. *Machine Learning*, 45(1), 5–32. <https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>
- Breiman, L., Friedman, J., Stone, C.J. y Olshen, R.A. (1984). *Classification and Regression Trees*. New York: CRC Texts in Statistical Science, Chapman Hall, USA.
- Brewitt, K. S. y Danner, E. M. (2014). Spatio-temporal temperature variation influences juvenile steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) use of thermal refuges. *Ecosphere*, 5(7), art92. <https://doi.org/10.1890/ES14-00036.1>
- Brodersen, J., Malmquist, H. J., Landkildehus, F., Lauridsen, T. L., Amsinck, S. L., Bjerring, R., ... Jeppesen, E. (2012). Short-and long term niche segregation and individual specialization of brown trout (*Salmo trutta*) in species poor Faroese lakes. *Environmental Biology of Fishes*, 93(3), 305–318. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9914-z>
- Brunet, M., Jones, P. D., Sigró, J., Saladié, O., Aguilar, E., Moberg, A., ... López, D. (2007). Temporal and spatial temperature variability and change over Spain during 1850–2005. *Journal of Geophysical Research*, 112(D12), D12117. <https://doi.org/10.1029/2006JD008249>
- Buckley, L. B. y Roughgarden, J. (2006). Climate, competition, and the coexistence of island lizards. *Functional Ecology*, 20(2), 315–322. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01095.x>
- Bustillo, V., Moatar, F., Ducharne, A., Thiéry, D. y Poirel, A. (2013). A multimodel comparison for assessing water temperatures under changing climate conditions via the equilibrium temperature concept: case study of the Middle Loire River, France. *Hydrological Processes*, 28(3), 1507–1524. <https://doi.org/10.1002/hyp.9683>
- Caissie, D. (2006). The thermal regime of rivers: a review. *Freshwater Biology*, 51(8), 1389–1406. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01597.x>
- Caissie, D. y Giberson, D. J. (2003). Temporal variation of stream and intragravel water temperatures in an Atlantic salmon (*Salmo salar*) spawning area in Catamaran Brook (New Brunswick) (*Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* No. 2464). Fisheries and Oceans.

- Carle, F. L. y Strub, M. R. (1978). A new method for estimating population size from removal data. *Biometrics*, 34(4), 621. <https://doi.org/10.2307/2530381>
- Carlson, A. K., Taylor, W. W., Schlee, K. M., Zorn, T. G. y Infante, D. M. (2015). Projected impacts of climate change on stream salmonids with implications for resilience-based management. *Ecology of Freshwater Fish*, 26(2), 190-204. <https://doi.org/10.1111/eff.12267>
- Ceballos-Barbancho, A., Morán-Tejeda, E., Luengo-Ugidos, M. Á. y Llorente-Pinto, J. M. (2008). Water resources and environmental change in a Mediterranean environment: The south-west sector of the Duero river basin (Spain). *Journal of Hydrology*, 351(1–2), 126–138. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2007.12.004>
- Chen, G., Fang, X. y Fan, H. (2016). Estimating hourly water temperatures in rivers using modified sine and sinusoidal wave functions. *Journal of Hydrologic Engineering*, 05016023. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)HE.1943-5584.0001414](https://doi.org/10.1061/(ASCE)HE.1943-5584.0001414)
- Chessman, B. C. (2009). Climatic changes and 13-year trends in stream macroinvertebrate assemblages in New South Wales, Australia. *Global Change Biology*, 15(11), 2791–2802. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01840.x>
- Chilton, J., (1996). Groundwater. En: D. V. Chapman (Ed.), *Water quality assessments: a guide to the use of biota, sediments, and water in environmental monitoring* (2nd ed., pp. 413–510). London: UNESCO/WHO/UNEP, Chapman & Hall, UK.
- Cianfrani, C., Satizábal, H. F. y Randin, C. (2015). A spatial modelling framework for assessing climate change impacts on freshwater ecosystems: Response of brown trout (*Salmo trutta* L.) biomass to warming water temperature. *Ecological Modelling*, 313, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.06.023>
- Colchen, T., Teletchea, F., Fontaine, P. y Pasquet, A. (2016). Temperature modifies activity, inter-individual relationships and group structure in fish. *Current Zoology*, zow048. <https://doi.org/10.1093/cz/zow048>
- Cressie, N.A.C. (1993). *Statistics for spatial data, revised edition*. Hoboken: John Wiley & Sons, Inc., NJ, USA.
- Crisp, D.T. (1993). The environmental requirements of salmon and trout in fresh water. En: *Freshwater forum* (Vol. 3, pp. 176–202).
- Crisp, D. T. (2000). *Trout and salmon: ecology, conservation and rehabilitation*. Oxford: Fishing. News Books, Blackwell Science, UK.
- Crisp, D.T. y Howson, G. (1982). Effect of air temperature upon mean water temperature in streams in the north Pennines and English Lake District. *Freshwater Biology*, 12(4), 359–367. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1982.tb00629.x>
- Crozier, L. G., Hendry, A. P., Lawson, P. W., Quinn, T. P., Mantua, N. J., Battin, J., ... Huey, R. B. (2008). Potential responses to climate change in organisms with complex life histories:

- evolution and plasticity in Pacific salmon. *Evolutionary Applications*, 1(2), 252–270. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00033.x>
- Daigle, A., Jeong, D. I. y Lapointe, M. F. (2015). Climate change and resilience of tributary thermal refugia for salmonids in eastern Canadian rivers. *Hydrological Sciences Journal*, 60(6), 1044–1063. <https://doi.org/10.1080/02626667.2014.898121>
- De'ath, G. y Fabricius, K. E. (2000). Classification and Regression Trees: A Powerful Yet Simple Technique for Ecological Data Analysis. *Ecology*, 81(11), 3178. <https://doi.org/10.2307/177409>
- DeBach, P. y Sisojevic, P. (1960). Some effects of temperature and competition on the distribution and relative abundance of *Aphytis lingnanensis* and *A. chrysomphali* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Ecology*, 41(1), 153–160. <https://doi.org/10.2307/1931948>
- DeWeber, J. T. y Wagner, T. (2015). Predicting brook trout occurrence in stream reaches throughout their native range in the Eastern United States. *Transactions of the American Fisheries Society*, 144(1), 11–24. <https://doi.org/10.1080/00028487.2014.963256>
- Doadrio, I., Perea, S. y Yahyaoui, A. (2015). Two new species of atlantic trout (Actinopterygii, Salmonidae) from Morocco. *Graellsia*, 71(2), e031. <https://doi.org/10.3989/graeellsia.2015.v71.142>
- Dugdale, S. J., Bergeron, N. E. y St-Hilaire, A. (2013). Temporal variability of thermal refuges and water temperature patterns in an Atlantic salmon river. *Remote Sensing of Environment*, 136, 358–373. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.05.018>
- Eby, L. A., Helmy, O., Holsinger, L. M. y Young, M. K. (2014). Evidence of climate-induced range contractions in bull trout *Salvelinus confluentus* in a Rocky Mountain watershed, U.S.A. *PLoS ONE*, 9(6), e98812. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098812>
- Edinger, J. E., Duttweiler, D. W. y Geyer, J. C. (1968). The response of water temperatures to meteorological conditions. *Water Resources Research*, 4(5), 1137–1143. <https://doi.org/10.1029/WR004i005p01137>
- Elliott, J. M. (1981). Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts. En A. D. Pickering (Ed.), *Stress and fish* (pp. 209–245). London: Academic Press, UK.
- Elliott, J.M. (2000). Pools as refugia for brown trout during two summer droughts: trout responses to thermal and oxygen stress. *Journal of Fish Biology*, 56(4), 938–948. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb00883.x>
- Elliott, J.M. y Allonby, J. D. (2013). An experimental study of ontogenetic and seasonal changes in the temperature preferences of unfed and fed brown trout, *Salmo trutta*. *Freshwater Biology*, 58(9), 1840–1848. <https://doi.org/10.1111/fwb.12173>
- Elliott, J.M. y Elliott, J.A. (2010). Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: predicting the effects of

- climate change. *Journal of Fish Biology*, 77(8), 1793–1817. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02762.x>
- Elliott, J.M. y Hurley, M. A. (1999). A new energetics model for brown trout, *Salmo trutta*. *Freshwater Biology*, 42(2), 235–246. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1999.444483.x>
- Elliott, J.M. y Hurley, M.A. (1998). A new functional model for estimating the maximum amount of invertebrate food consumed per day by brown trout, *Salmo trutta*. *Freshwater Biology*, 39(2), 339–349. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1998.00288.x>
- Elliott, J.M. y Hurley, M.A. (2000a). Daily energy intake and growth of piscivorous brown trout, *Salmo trutta*. *Freshwater Biology*, 44(2), 237–245. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00560.x>
- Elliott, J.M. y Hurley, M.A. (2000b). Optimum energy intake and gross efficiency of energy conversion for brown trout, *Salmo trutta*, feeding on invertebrates or fish. *Freshwater Biology*, 44(4), 605–615. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00605.x>
- Elliott, J.M., Hurley, M. A. y Fryer, J. (1995). A new, improved growth model for brown trout, *Salmo trutta*. *Functional Ecology*, 9(2), 290–298. <https://doi.org/10.2307/2390576>
- Estrela, T., Pérez-Martin, M. A. y Vargas, E. (2012). Impacts of climate change on water resources in Spain. *Hydrological Sciences Journal*, 57(6), 1154–1167. <https://doi.org/10.1080/02626667.2012.702213>
- Estudios Biológicos (1997). *Estudio de las poblaciones piscícolas del río Cega (Segovia)*. Informe técnico. Junta de Castilla y León, Segovia.
- Estudios Territoriales Integrados (1998). *Segundo muestreo piscícola en la cuenca del río Cega (Segovia)*. Informe técnico. Junta de Castilla y León, Segovia.
- European Environment Agency (2007). *CLC2006 technical guidelines*. Technical report No 17/2007, Luxembourg, Publications Office. https://doi.org/10.2800/12134_2007
- Fey, S. B. y Herren, C. M. (2014). Temperature-mediated biotic interactions influence enemy release of non-native species in warming environments. *Ecology*, 95, 2246–2256. <https://doi.org/10.1890/13-1799.1>
- Filipe, A. F., Markovic, D., Pletterbauer, F., Tisseuil, C., De Wever, A., Schmutz, S., ... Freyhof, J. (2013). Forecasting fish distribution along stream networks: brown trout (*Salmo trutta*) in Europe. *Diversity and Distributions*, 19(8), 1059–1071. <https://doi.org/10.1111/ddi.12086>
- Finstad, A. G., Forseth, T., Jonsson, B., Bellier, E., Hesthagen, T., Jensen, A. J., ... Foldvik, A. (2011). Competitive exclusion along climate gradients: energy efficiency influences the distribution of two salmonid fishes. *Global Change Biology*, 17(4), 1703–1711. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02335.x>

- Forseth, T. y Jonsson, B. (1994). The growth and food ration of piscivorous brown trout (*Salmo trutta*). *Functional Ecology*, 8(2), 171–177. <https://doi.org/10.2307/2389900>
- Forseth, T., Larsson, S., Jensen, A. J., Jonsson, B., Näslund, I. y Berglund, I. (2009). Thermal growth performance of juvenile brown trout *Salmo trutta* : no support for thermal adaptation hypotheses. *Journal of Fish Biology*, 74(1), 133–149. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02119.x>
- Freedman, D. A. y Peters, S. C. (1984). Bootstrapping a Regression Equation: Some Empirical Results. *Journal of the American Statistical Association*, 79(385), 97–106. <https://doi.org/10.2307/2288341>
- Frost, A. J., Thomson, J. S., Smith, C., Burton, H. C., Davis, B., Watts, P. C. y Sneddon, L. U. (2013). Environmental change alters personality in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Animal Behaviour*, 85(6), 1199–1207. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.03.006>
- Fukuda, S., De Baets, B., Waegeman, W., Verwaeren, J. y Mouton, A.M. (2013). Habitat prediction and knowledge extraction for spawning European grayling (*Thymallus thymallus* L.) using a broad range of species distribution models. *Environmental Modelling Software*, 47, 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2013.04.005>, 2013
- García-Rodríguez, E. (2004). *Modelización de la hidrodinámica fluvial en una y dos dimensiones aplicada a la simulación del hábitat físico ictiológico en un tramo del río Lozoya* (Tesis doctoral). Universidad Politécnica de Madrid, Madrid.
- Garner, G., Van Loon, A. F., Prudhomme, C. y Hannah, D. M. (2015). Hydroclimatology of extreme river flows. *Freshwater Biology*, 60(12), 2461–2476. <https://doi.org/10.1111/fwb.12667>
- Gatz, A. J., Sale, M. J. y Loar, J. M. (1987). Habitat shifts in rainbow trout: competitive influences of brown trout. *Oecologia*, 74, 7–19. <https://doi.org/10.1007/BF00377339>
- Gillette, D. P., Tiemann, J. S., Edds, D. R. y Wildhaber, M. L. (2006). Habitat use by a Midwestern USA riverine fish assemblage: effects of season, water temperature and river discharge. *Journal of Fish Biology*, 68(5), 1494–1512. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.001037.x>
- Gjedrem, T. y Gunnes, K. (1978). Comparison of growth rate in Atlantic salmon, pink salmon, Arctic char, sea trout and rainbow trout under Norwegian farming conditions. *Aquaculture*, 13(2), 135–141. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(78\)90107-2](https://doi.org/10.1016/0044-8486(78)90107-2)
- Gordon, N. D., McMahon, T. A., Finlayson, B. L., Gippel, C. J. y Nathan, R. J. (2004). *Stream hydrology: an introduction for ecologists* (2nd ed.). Chichester: John Wiley and Sons, UK.
- Gortázar, J., Alonso, C. y García de Jalón, D. (2011). Brown trout redd superimposition in relation to spawning habitat availability. *Ecology of Freshwater Fish*, 21(2), 283–292. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2011.00546.x>
- Gortázar, J., García de Jalón, D., Alonso-González, C., Vizcaíno, P., Baeza, D. y Marchamalo, M. (2007). Spawning period of a southern brown trout population in a highly unpredictable

- stream. *Ecology of Freshwater Fish*, 16, 515–527. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00246.x>
- Goyer, K., Bertolo, A., Ppino, M. y Magnan, P. (2014). Effects of lake warming on behavioural thermoregulatory tactics in a cold-water stenothermic fish. *PLoS ONE*, 9(3), e92514. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092514>
- Graham, C. T. y Harrod, C. (2009). Implications of climate change for the fishes of the British Isles. *Journal of Fish Biology*, 74(6), 1143–1205. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02180.x>
- Grande, M. y Andersen, S. (1990). Effect of two temperature regimes from a deep and a surface water release on early development of salmonids. *Regulated Rivers: Research & Management*, 5(4), 355–360. <https://doi.org/10.1002/rrr.3450050407>
- Grande, M. y Andersen, S. (1991). Critical Thermal Maxima for Young Salmonids. *Journal of Freshwater Ecology*, 6(3), 275–279. <https://doi.org/10.1080/02705060.1991.9665304>
- Hague, M. J. y Patterson, D. A. (2014). Evaluation of Statistical River Temperature Forecast Models for Fisheries Management. *North American Journal of Fisheries Management*, 34(1), 132–146. <https://doi.org/10.1080/02755947.2013.847879>
- Haines, A. T., Finlayson, B. L. y McMahon, T. A. (1988). A global classification of river regimes. *Applied Geography*, 8(4), 255–272. [https://doi.org/10.1016/0143-6228\(88\)90035-5](https://doi.org/10.1016/0143-6228(88)90035-5)
- Hampe, A. y Petit, R. J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, 8(5), 461–467. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00739.x>
- Hampton, M. (1988). *Development of habitat preference criteria for anadromous salmonids of the Trinity River*. Sacramento: US Fish & Wildlife Service, Division of Ecological Services, USA.
- Hari, R. E., Livingstone, D. M., Siber, R., Burkhardt-Holm, P. y Guettinger, H. (2006). Consequences of climatic change for water temperature and brown trout populations in Alpine rivers and streams. *Global Change Biology*, 12(1), 10–26. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001051.x>
- Harvey, B. C. y Stewart, A. J. (1991). Fish size and habitat depth relationships in headwater streams. *Oecologia*, 87(3), 336–342. <https://doi.org/10.1007/BF00634588>
- Heggenes, J., Bagliniere, J. L. y Cunjak, R. A. (1999). Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish*, 8(1), 1–21. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.1999.tb00048.x>
- Hein, C. L., Ohlund, G. y Englund, G. (2013). Fish introductions reveal the temperature dependence of species interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1775), 20132641–20132641. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2641>

- Hettiarachchi, P., Hall, M.J. y Minns, A.W. (2005). The extrapolation of artificial neural networks for the modelling of rainfall–runoff relationships. *Journal of Hydroinformatics*, 7(4), 291–296.
- Hoffmann, A. A. y Blows, M. W. (1994). Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(6), 223–227. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90248-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90248-8)
- Hsieh, W.W. (2009). *Machine learning methods in the environmental sciences*. Cambridge: Cambridge University Press, UK.
- Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2), 56–61. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01764-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01764-4)
- Humpesch, U. H. (1985). Inter-and intra-specific variation in hatching success and embryonic development of five species of salmonids and *Thymallus thymallus*. *Archiv Für Hydrobiologie*, 104(1), 129–144.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia in Quantitative Biology*, 22, 415–457. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Iglesias, A., Mougou, R., Moneo, M. y Quiroga, S. (2007). Towards adaptation of agriculture to climate change in the Mediterranean. *Water Resources Management*, 21(5), 775–788. <https://doi.org/10.1007/s11269-006-9111-6>
- Iglesias, A., Garrote, L., Flores, F. y Moneo, M. (2007). Challenges to manage the risk of water scarcity and climate change in the Mediterranean. *Regional Environmental Change*, 11(Suppl.1), 159–166. <https://doi.org/10.1007/s10113-010-0187-4>
- IGME (2015). *Mapa de Litologías de España 1/1:1,000,000*. Madrid, Spain. [http://mapas.igme.es/gis/rest/services/Cartografia Geologica/IGME Litologias 1M/M apServer](http://mapas.igme.es/gis/rest/services/Cartografia_Geologica/IGME_Litologias_1M/M apServer) [accedido, 15.02.16]
- IPCC. (2007). *Climate change 2007: The physical science basis. Working Group I Contribution to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. (S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, ... H. L. Miller, Eds.). Cambridge, UK, and New York: Cambridge University Press.
- IPCC. (2013). *Climate change 2013: The physical science basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. (T. F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, ... P. M. Midgley, Eds.). Cambridge, UK, and New York: Cambridge University Press.
- Isaak, D. J., Wenger, S. J. y Young, M. K. (2017). Big biology meets microclimatology: Defining thermal niches of ectotherms at landscape scales for conservation planning. *Ecological Applications*. <https://doi.org/10.1002/eap.1501>
- Isaak, D. J., Young, M. K., Luce, C. H., Hostetler, S. W., Wenger, S. J., Peterson, E. E., ... Nagel, D. E. (2016). Slow climate velocities of mountain streams portend their role as refugia for

- cold-water biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201522429. <https://doi.org/10.1073/pnas.1522429113>
- Jeffries, K. M., Hinch, S. G., Martins, E. G., Clark, T. D., Lotto, A. G., Patterson, D. A., ... Miller, K. M. (2012). Sex and proximity to reproductive maturity influence the survival, final maturation, and blood physiology of Pacific salmon when exposed to high temperature during a simulated migration. *Physiological and Biochemical Zoology*, 85(1), 62–73. <https://doi.org/10.1086/663770>
- Jensen, A. y Johnsen, B. (1999). The functional relationship between peak spring floods and survival and growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*). *Functional Ecology*, 13(6), 778–785. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00358.x>
- Jensen, L. F., Hansen, M. M., Pertoldi, C., Holdensgaard, G., Mensberg, K.-L. D. y Loeschcke, V. (2008). Local adaptation in brown trout early life-history traits: implications for climate change adaptability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1653), 2859–2868. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0870>
- Jobling, M. (1995). *Environmental biology of fishes*. London: Chapman & Hall, UK.
- Jones, A. G., Arnold, S. J. y Burger, R. (2004). Evolution and stability of the G-matrix on a landscape with a moving optimum. *Evolution*, 58(8), 1639–1654. <https://doi.org/10.1554/03-651>
- Jonsson, B. y Jonsson, N. (2009). A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology*, 75(10), 2381–2447. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02380.x>
- Jonsson, B. y Jonsson, N. (2015). Sexual size dimorphism in anadromous brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology*, 87(1), 187–193. <https://doi.org/10.1111/jfb.12704>
- Jungwirth, M. y Winkler, H. (1984). The temperature dependence of embryonic development of grayling (*Thymallus thymallus*), Danube salmon (*Hucho hucho*), Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta fario*). *Aquaculture*, 38(4), 315–327. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(84\)90336-3](https://doi.org/10.1016/0044-8486(84)90336-3)
- Junker, J., Heimann, F. U. M., Hauer, C., Turowski, J. M., Rickenmann, D., Zappa, M. y Peter, A. (2015a). Assessing the impact of climate change on brown trout (*Salmo trutta fario*) recruitment. *Hydrobiologia*, 751(1), 1–21. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2073-4>
- Junker, J., Heimann, F. U. M., Hauer, C., Turowski, J. M., Rickenmann, D., Zappa, M. y Peter, A. (2015b). Erratum to: Assessing the impact of climate change on brown trout (*Salmo trutta fario*) recruitment. *Hydrobiologia*, 751(1), 23–24. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2223-3>
- Karvonen, A., Rintamäki, P., Jokela, J. y Valtonen, E. T. (2010). Increasing water temperature and disease risks in aquatic systems: climate change increases the risk of some, but not all,

- diseases. *International Journal for Parasitology*, 40(13), 1483–1488. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ijpara.2010.04.015>
- Kaushal, S. S., Likens, G. E., Jaworski, N. A., Pace, M. L., Sides, A. M., Seekell, D., ... Wingate, R. L. (2010). Rising stream and river temperatures in the United States. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(9), 461–466. <https://doi.org/10.1890/090037>
- Kittler, J. (1978). Feature set search algorithms. En: C.H. Chen (Ed.), *Pattern Recognition and Signal Processing* (pp. 41-60). Sijthoff and Noordhoff, Alphen aan den Rijn, Netherlands.
- Kottelat, M. y Freyhof, J. (2007). *Handbook of European freshwater fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Kuhn, M., Weston, S., Keefer, C. y Coulter, N. (2014). *Cubist: Rule- and Instance-Based Regression Modeling - C code for Cubist by Ross Quinlan-*. R package, version 0.0.18.
- Kurylyk, B. L., Bourque, C. P.-A. y MacQuarrie, K. T. B. (2013). Potential surface temperature and shallow groundwater temperature response to climate change: an example from a small forested catchment in east-central New Brunswick (Canada). *Hydrology and Earth System Sciences*, 17(7), 2701–2716. <https://doi.org/10.5194/hess-17-2701-2013>
- Kurylyk, B. L., MacQuarrie, K. T. B., Caissie, D. y McKenzie, J. M. (2015). Shallow groundwater thermal sensitivity to climate change and land cover disturbances: derivation of analytical expressions and implications for stream temperature modeling. *Hydrology and Earth System Sciences*, 19(5), 2469–2489. <https://doi.org/10.5194/hess-19-2469-2015>
- Lahnsteiner, F. (2012). Thermotolerance of brown trout, *Salmo trutta*, gametes and embryos to increased water temperatures. *Journal of Applied Ichthyology*, 28(5), 745–751. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2012.01934.x>
- Lahnsteiner, Franz y Leitner, S. (2013). Effect of temperature on gametogenesis and gamete quality in brown trout, *Salmo trutta*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 319(3), 138–148. <https://doi.org/10.1002/jez.1779>
- Lapham, W. W. (1989). *Use of temperature profiles beneath streams to determine rates of vertical ground-water flow and vertical hydraulic conductivity*. U.S. Geological Survey Water-Supply Paper No. 2337.
- Larios-López, J. E., Tierno de Figueroa, J. M., Galiana-García, M., Gortázar, J. y Alonso, C. (2015). Extended spawning in brown trout (*Salmo trutta*) populations from the Southern Iberian Peninsula: the role of climate variability. *Journal of Limnology*, 73(AoP). <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2015.1089>
- Lassalle, G. y Rochard, E. (2009). Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology*, 15(5), 1072–1089. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01794.x>

- Leppi, J. C., DeLuca, T. H., Harrar, S. W. y Running, S. W. (2012). Impacts of climate change on August stream discharge in the Central-Rocky Mountains. *Climatic Change*, 112(3–4), 997–1014. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0235-1>
- Lewis, W. (2008). Physical and chemical features of tropical flowing waters. En D. Dudgeon (Ed.), *Tropical stream ecology* (pp. 1–22). London: Academic Press, UK.
- Liu, R. y Singh, K. (1992). Moving blocks jackknife and bootstrap capture weak dependence. En: R. LePage and L. Billard (Eds.), *Exploring the limits of bootstrap* (pp. 225–248). New York: John Wiley and Sons, USA.
- Lobón-Cerviá, J. y Mortensen, E. (2005). Population size in stream-living juveniles of lake-migratory brown trout *Salmo trutta* L.: the importance of stream discharge and temperature. *Ecology of Freshwater Fish*, 14, 394–401. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2005.00111.x>
- Lobón-Cerviá, J. y Rincón, P.A. (2004). Environmental determinants of recruitment and their influence on the population dynamics of stream-living brown trout *Salmo trutta*. *Oikos*, 105(3), 641–646. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12989.x>
- Lobón-Cerviá, J., Utrilla, C., Rincón, P. y Amezcua, F. (1997). Environmentally induced spatio-temporal variations in the fecundity of brown trout *Salmo trutta* L.: trade-offs between egg size and number. *Freshwater Biology*, 38(2), 277–288. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00217.x>
- Loinaz, M. C., Davidsen, H. K., Butts, M. y Bauer-Gottwein, P. (2013). Integrated flow and temperature modeling at the catchment scale. *Journal of Hydrology*, 495, 238–251. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2013.04.039>
- Luce, C.H. y Holden, Z.A. (2009). Declining annual streamflow distributions in the Pacific Northwest United States, 1948–2006. *Geophysical Research Letters*, 36(16), L16401. <https://doi.org/10.1029/2009GL039407>
- Maddock, B. G. (1974). A technique to prolong the incubation period of brown trout ova. *The Progressive Fish-Culturist*, 36(4), 219–222. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1974\)36\[219:ATTPTI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1974)36[219:ATTPTI]2.0.CO;2)
- Maechler, M. (2013). *Cluster analysis extended*, Rousseeuw et al.. R package, version 1.14.4.
- Magnuson, J.J. y Destasio, B. T. (1997). Thermal niche of fishes and global warming. En C. M. Wood y D. G. McDonald (Eds.), *Global warming: implications for freshwater and marine fish* (pp. 377–408). Cambridge: Cambridge University Press, UK.
- Magnuson, J.J., Crowder, L. B. y Medvick, P. A. (1979). Temperature as an Ecological Resource. *American Zoologist*, 19(1), 331–343. <https://doi.org/10.1093/icb/19.1.331>
- MAGRAMA (2014). *Anuario de Aforos*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid, Spain. <http://sig.magrama.es/aforos/visor.html> [accedido por última vez, 10.12.16]

- Mari, L., Garaud, L., Evanno, G. y Lasne, E. (2016). Higher temperature exacerbates the impact of sediments on embryo performances in a salmonid. *Biology Letters*, 12(12), 20160745. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0745>
- Matthews, W. J. y Zimmerman, E. G. (1990). Potential effects of global warming on native fishes of the Southern Great Plains and the Southwest. *Fisheries*, 15(6), 26–32. [http://dx.doi.org/10.1577/1548-8446\(1990\)015%3C0026:PEOGWO%3E2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1577/1548-8446(1990)015%3C0026:PEOGWO%3E2.0.CO;2)
- Matuszek, J. E. y Shuter, B. J. (1996). An empirical method for the prediction of daily water temperatures in the littoral zone of temperate lakes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 125(4), 622–627. [http://dx.doi.org/10.1577/1548-8659\(1996\)125%3C0622:NAEMFT%3E2.3.CO;2](http://dx.doi.org/10.1577/1548-8659(1996)125%3C0622:NAEMFT%3E2.3.CO;2)
- Mayo, M. (2000). *Determinación de regímenes de caudales ecológicos mínimos adaptación del método IFIM-PHABSIM y aplicación a los ríos españoles* (Tesis doctoral). Universidad Politécnica de Madrid, Madrid.
- McBride, J. L. y Ebert, E. E. (2000). Verification of quantitative precipitation forecasts from operational numerical weather prediction models over Australia. *Weather & Forecasting*, 15(1), 103–121. [https://doi.org/10.1175/1520-0434\(2000\)015<0103:VOQPFF>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0434(2000)015<0103:VOQPFF>2.0.CO;2)
- McCarthy, I. D. y Houlihan, D. F. (1997). The effect of temperature on protein metabolism in fish: the possible consequences for wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) stocks in Europe as a result of global warming. En: C. M. Wood y D. G. McDonald (Eds.), *Global warming: implications for freshwater and marine fish* (pp. 51–77). Cambridge: Cambridge University Press, UK.
- McCormick, S. D., Shrimpton, J. M. y Zydlewski, J. D. (1997). Temperature effects on osmoregulatory physiology of juvenile anadromous fish. En C. M. Wood y D. G. McDonald (Eds.), *Global warming: implications for freshwater and marine fish* (pp. 279–301). Cambridge: Cambridge University Press, UK.
- McCuen, R. H. (1998). *Hydrologic design and analysis*. New Jersey: Prentice Hall, USA.
- McCullough, D. A., Bartholow, J. M., Jager, H. I., Beschta, R. L., Cheslak, E. F., Deas, M. L., ... Wurtsbaugh, W. A. (2009). Research in thermal biology: burning questions for coldwater stream fishes. *Reviews in Fisheries Science*, 17(1), 90–115. <https://doi.org/10.1080/10641260802590152>
- McFadden, J. T., Cooper, E. L. y Andersen, J. K. (1965). Some effects of environment on egg production in brown trout (*Salmo trutta*) L. *Limnology & Oceanography*, 10, 88–95.
- McIntosh, A., McHugh, P. y Budy, P. (2012). *Salmo trutta* L. (brown trout). En: R.A. Francis (Ed.) *A handbook of global freshwater invasive species* (pp. 285–296). London: Earthscan, UK.
- McMahon, T. E., Zale, A. V., Barrows, F. T., Selong, J. H. y Danehy, R. J. (2007). Temperature and competition between bull trout and brook trout: a test of the elevation refuge

- hypothesis. *Transactions of the American Fisheries Society*, 136(5), 1313–1326.
<https://doi.org/10.1577/T06-217.1>
- Meisner, J. D. (1990). Potential loss of thermal habitat for brook trout, due to climatic warming, in two southern Ontario streams. *Transactions of the American Fisheries Society*, 119(2), 282–291.
[http://dx.doi.org/10.1577/1548-8659\(1990\)119%3C0282:PLOTHF%3E2.3.CO;2](http://dx.doi.org/10.1577/1548-8659(1990)119%3C0282:PLOTHF%3E2.3.CO;2)
- Meshcheryakova, O. V., Churova, M. V., Veselov, A. E. y Nemova, N. N. (2016). Activities of cytochrome c oxidase and mitochondrial lactate dehydrogenase isozymes and Cox1, Cox2, Cox4, and Cox6 gene subunit expression in cold adaptation of *Salmo trutta* L. *Russian Journal of Bioorganic Chemistry*, 42(2), 162–169.
<https://doi.org/10.1134/S1068162016010106>
- Meybeck, M., Friedrich, G., Thomas, R. H. y Chapman, D. (1996). Rivers. En D. V. Chapman (Ed.), *Water quality assessments: a guide to the use of biota, sediments, and water in environmental monitoring* (2nd ed., pp. 243–318). London: UNESCO/WHO/UNEP, Chapman & Hall, UK.
- Milly, P. C. D., Dunne, K. A. y Vecchia, A. V. (2005). Global pattern of trends in streamflow and water availability in a changing climate. *Nature*, 438(7066), 347–350.
<https://doi.org/10.1038/nature04312>
- Milner, N., Elliott, J., Armstrong, J., Gardiner, R., Welton, J. y Ladle, M. (2003). The natural control of salmon and trout populations in streams. *Fisheries Research*, 62(2), 111–125.
[http://dx.doi.org/10.1016/S0165-7836\(02\)00157-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0165-7836(02)00157-1)
- Moatar, F. y Gailhard, J. (2006). Water temperature behaviour in the River Loire since 1976 and 1981. *Comptes Rendus Geosciences*, 338(5), 319–328.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.crte.2006.02.011>
- Mohseni, O. y Stefan, H. (1999). Stream temperature/air temperature relationship: a physical interpretation. *Journal of Hydrology*, 218(3–4), 128–141.
[http://dx.doi.org/10.1016/S0022-1694\(99\)00034-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0022-1694(99)00034-7)
- Mohseni, O., Stefan, H. G. y Eriksson, T. R. (1998). A nonlinear regression model for weekly stream temperatures. *Water Resources Research*, 34(10), 2685–2692.
<https://doi.org/10.1029/98WR01877>
- Monjo, R., Caselles, V. y Chust, G. (2014). Probabilistic correction of RCM precipitation in the Basque Country (Northern Spain). *Theoretical and Applied Climatology*, 117, 317–329.
- Morán-Tejeda, E., Lorenzo-Lacruz, J., López-Moreno, J. I., Rahman, K. y Beniston, M. (2014). Streamflow timing of mountain rivers in Spain: Recent changes and future projections. *Journal of Hydrology*, 517, 1114–1127. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.06.053>
- Muñoz-Mas, R., López-Nicolás, A., Martínez-Capel, F. y Pulido-Velázquez, M. (2016). Shifts in the suitable habitat available for brown trout (*Salmo trutta* L.) under short-term climate

- change scenarios. *Science of The Total Environment*, 544, 686–700. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.11.147>
- Nakicenovic, N., Alcamo, J., Davis, G., de Vries, H. J. M., Fenhann, J., Gaffin, S., ... Dadi, Z. (2000). *Emissions Scenarios: A Special Report of Working Group III of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, UK.
- Nash, J.E. y Sutcliffe, J.V. (1970). River flow forecasting through conceptual models part I - A discussion of principles. *Journal of Hydrology*, 10(3), 282–290. [https://doi.org/10.1016/0022-1694\(70\)90255-6](https://doi.org/10.1016/0022-1694(70)90255-6)
- Neumann, D. W., Rajagopalan, B. y Zagana, E. A. (2003). Regression model for daily maximum stream temperature. *Journal of Environmental Engineering*, 129(7), 667–674. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)0733-9372\(2003\)129:7\(667\)](https://doi.org/10.1061/(ASCE)0733-9372(2003)129:7(667))
- Nukazawa, K., Shiraiwa, J. y Kazama, S. (2011). Evaluations of seasonal habitat variations of freshwater fishes, fireflies, and frogs using a habitat suitability index model that includes river water temperature. *Ecological Modelling*, 222(20), 3718–3726. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.09.005>
- O'Driscoll, M. A. y DeWalle, D. R. (2006). Stream-air temperature relations to classify stream-ground water interactions in a karst setting, central Pennsylvania, USA. *Journal of Hydrology*, 329(1–2), 140–153. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2006.02.010>
- Ojanguren, A. y Brana, F. (2003). Thermal dependence of embryonic growth and development in brown trout. *Journal of Fish Biology*, 62(3), 580–590. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00049.x>
- Ojanguren, A. F., Reyes-Gavilán, F. G. y Braña, F. (2001). Thermal sensitivity of growth, food intake and activity of juvenile brown trout. *Journal of Thermal Biology*, 26, 165–170. [http://dx.doi.org/10.1016/S0306-4565\(00\)00038-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0306-4565(00)00038-3)
- Orr, H. G., Simpson, G. L., des Clers, S., Watts, G., Hughes, M., Hannaford, J., ... Evans, R. (2015). Detecting changing river temperatures in England and Wales. *Hydrological Processes*, 29, 752–766. <https://doi.org/10.1002/hyp.10181>
- Papadaki, C., Soulis, K., Muñoz-Mas, R., Martínez-Capel, F., Zogaris, S., Ntoanidis, L. y Dimitriou, E. (2016). Potential impacts of climate change on flow regime and fish habitat in mountain rivers of the south-western Balkans. *Science of The Total Environment*, 540, 418–428. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.06.134>
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37(1), 637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Parry, E. S., Gregory, S. D., Lauridsen, R. B. y Griffiths, S. W. (2017). The effects of flow on Atlantic salmon (*Salmo salar*) redd distribution in a UK chalk stream between 1980 and 2015. *Ecology of Freshwater Fish*. <https://doi.org/10.1111/eff.12330>

- Patterson, D. A. y Hague, M. J. (2007). Evaluation of long range summer forecasts of lower Fraser River discharge and temperature conditions. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* No. 2754 (p. vii+34). Burnaby.
- Pearson, R. G. y Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12(5), 361–371. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>
- Pekarova, P., Halmova, D., Miklanek, P., Onderka, M., Pekar, J. y Skoda, P. (2008). Is the water temperature of the Danube River at Bratislava, Slovakia, rising? *Journal of Hydrometeorology*, 9(5), 1115–1122. <http://dx.doi.org/10.1175/2008JHM948.1>
- Pépino, M., Goyer, K. y Magnan, P. (2015). Heat transfer in fish: are short excursions between habitats a thermoregulatory behaviour to exploit resources in an unfavourable thermal environment? *The Journal of Experimental Biology*, 218(21), 3461–3467. <https://doi.org/10.1242/jeb.126466>
- Pilgrim, J. M., Fang, X. y Stefan, H. G. (1998). Stream temperature correlations with air temperatures in Minnesota: implications for climate warming. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 34(5), 1109–1121. <https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.1998.tb04158.x>
- Pohlert, T. (2016). *Non-parametric trend tests and change-point detection*. R package, version 0.1.0.
- Pourmokhtarian, A., Driscoll, C. T., Campbell, J. L., Hayhoe, K. y Stoner, A. M. (2016). The effects of climate downscaling technique and observational dataset on modeled ecological responses. *Ecological Applications*, 26(5), 1321–1337. <https://doi.org/10.1890/15-0745>
- Power, M. (1997). Assessing the effects of environmental stressors on fish populations. *Aquatic Toxicology*, 39(2), 151–169. [https://doi.org/10.1016/S0166-445X\(97\)00020-9](https://doi.org/10.1016/S0166-445X(97)00020-9)
- Quinlan, J.R. (1992). Learning with continuous classes. En: *The 5th Australian Joint Conference on AI*; Sydney (Australia), 343–348.
- Ramires, M. L. V., Nieto de Castro, C. A., Nagasaka, Y., Nagashima, A., Assael, M. J. y Wakeham, W. A. (1995). Standard reference data for the thermal conductivity of water. *Journal of Physical and Chemical Reference Data*, 24(3), 1377–1381. <https://doi.org/10.1063/1.555963>
- Raghuath, H.M. (2006). *Hydrology: principles, analysis and design*, New Delhi: New Age International, India.
- Raven, P. H., Berg, L. R. y Hassenzahl, D. M. (2010). *Environment* (7th ed.). Hoboken: John Wiley and Sons, USA.
- R Core Team (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>

- Réalís-Doyelle, E., Pasquet, A., De Charleroy, D., Fontaine, P. y Teletchea, F. (2016). Strong effects of temperature on the early life stages of a cold stenothermal fish species, brown trout (*Salmo trutta* L.). *PlosONE*, 11(5), e0155487. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155487>
- Reid, S. D., McDonald, D. G. y Wood, C. M. (1997). Interactive effects of temperature and pollutant stress. En C. M. Wood y D. G. McDonald (Eds.), *Global warming: implications for freshwater and marine fish* (pp. 325–349). Cambridge: Cambridge University Press, UK.
- Reist, J. D., Wrona, F. J., Prowse, T. D., Power, M., Dempson, J. B., Beamish, R. J., ... Sawatzky, C. D. (2006). General effects of climate change on Arctic fishes and fish populations. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 35(7), 370–380. [https://doi.org/10.1579/0044-7447\(2006\)35\[370:GEOCCO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1579/0044-7447(2006)35[370:GEOCCO]2.0.CO;2)
- Reynolds, W. W. y Casterlin, M. E. (1979). Thermoregulatory behavior of brown trout, *Salmo trutta*. *Hydrobiologia*, 62(1), 79–80. <https://doi.org/10.1007/BF00012567>
- Ribalaygua, J., Torres, L., Pórtoles, J., Monjo, R., Gaitán, E. y Pino, M. R. (2013). Description and validation of a two-step analogue/regression downscaling method. *Theoretical and Applied Climatology*, 114(1–2), 253–269. <https://doi.org/10.1007/s00704-013-0836-x>
- Roberts, J. J., Fausch, K. D., Peterson, D. P. y Hooten, M. B. (2013). Fragmentation and thermal risks from climate change interact to affect persistence of native trout in the Colorado River basin. *Global Change Biology*, 19(5), 1383–1398. <https://doi.org/10.1111/gcb.12136>
- Robin, X., Turck, N., Hainard, A., Tiberti, N., Lisacek, F., Sanchez, J-C y Müller, M. (2011). pROC: an open-source package for R and S+ to analyze and compare ROC curves. *BMC Bioinformatics*, 12, 77. doi: <https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-77>
- Rogelj, J., Meinshausen, M. y Knutti, R. (2012). Global warming under old and new scenarios using IPCC climate sensitivity range estimates. *Nature Climate Change*, 2(4), 248–253. <https://doi.org/10.1038/nclimate1385>
- Rojas, R., Feyen, L., Bianchi, A. y Dosio, A. (2012). Assessment of future flood hazard in Europe using a large ensemble of bias-corrected regional climate simulations. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 117, D17109. <https://doi.org/10.1029/2012JD017461>
- Rolls, R. J., Grown, I. O., Khan, T. A., Wilson, G. G., Ellison, T. L., Prior, A. y Waring, C. C. (2013). Fish recruitment in rivers with modified discharge depends on the interacting effects of flow and thermal regimes. *Freshwater Biology*, 58(9), 1804–1819. <https://doi.org/10.1111/fwb.12169>
- Ruesch, A. S., Torgersen, C. E., Lawler, J. J., Olden, J. D., Peterson, E. E., Volk, C. J. y Lawrence, D. J. (2012). Projected climate-induced habitat loss for salmonids in the John Day River

- network, Oregon, U.S.A. *Conservation Biology*, 26(5), 873–882. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2012.01897.x>
- Sánchez-Hernández, J. y Cobo, F. (2011). Summer food resource partitioning between four sympatric fish species in Central Spain (River Tormes). *Folia Zoologica*, 60(3), 189–202.
- Sánchez-Hernández, J. y Nunn, A. D. (2016). Environmental changes in a Mediterranean river: implications for the fish assemblage: Impacts of environmental change on Mediterranean fish. *Ecohydrology*, 9(8), 1439–1451. <https://doi.org/10.1002/eco.1737>
- Santiago, J.M. (2017). Thermal ecology of brown trout and the climate change challenge. En B. Richardson (Ed.), *Tilapia and Trout: Harvesting, Prevalence and Benefits* (pp. 79–119). New York: Nova Science Publishers, USA.
- Santiago, J.M, García de Jalón, D., Alonso, C. y Solana, J. (2013). Comportamiento térmico de dos tramos fluviales de cabecera del Sistema Central: impacto del embalse de Torrecaballeros (Segovia) (Vol. 1, pp. 153–160). *III Jornadas del Ingeniería del Agua*, Valencia: Marcombo.
- Santiago, J.M., García de Jalón, D., Alonso, C., Solana, J., Ribalaygua, J., Pórtoles, J. y Monjo, R. (2016). Brown trout thermal niche and climate change: expected changes in the distribution of cold-water fish in central Spain. *Ecohydrology*, 9(3), 514–528. <https://doi.org/10.1002/eco.1653>
- Santiago, J. M., Muñoz-Mas, R., Solana, J., García de Jalón, D., Alonso, C., Martínez-Capel, F., ... Ribabalaygua, J. (2017). Waning habitats due to climate change: effects of streamflow and temperature changes at the rear edge of the distribution of a cold-water fish, *Hydrology and Earth Systems Science Discuss.*, in review. <https://doi.org/10.5194/hess-2016-606>
- Schindler Wildhaber, Y., Michel, C., Epting, J., Wildhaber, R. A., Huber, E., Huggenberger, P., ... Alewell, C. (2014). Effects of river morphology, hydraulic gradients, and sediment deposition on water exchange and oxygen dynamics in salmonid redds. *Science of The Total Environment*, 470–471, 488–500. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.09.100>
- Schmidt, C., Bayer-Raich, M. y Schirmer, M. (2006). Characterization of spatial heterogeneity of groundwater-stream water interactions using multiple depth streambed temperature measurements at the reach scale. *Hydrology and Earth System Sciences*, 10(6), 849–859. <https://doi.org/10.5194/hess-10-849-2006>
- Sinokrot, B. A. y Gulliver, J. S. (2000). In-stream flow impact on river water temperatures. *Journal of Hydraulic Research*, 38(5), 339–349. <https://doi.org/10.1080/00221680009498315>
- Solomatine, D. P. y Dulal, K. N. (2003). Model trees as an alternative to neural networks in rainfall—runoff modelling. *Hydrological Sciences Journal*, 48(3), 399–411. <https://doi.org/10.1623/hysj.48.3.399.45291>

- Solomatine, D. P. y Xue, Y. (2004). M5 model trees and neural networks: application to flood forecasting in the upper reach of the Huai River in China. *Journal of Hydrologic Engineering*, 9(6), 491–501. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)1084-0699\(2004\)9:6\(491\)](https://doi.org/10.1061/(ASCE)1084-0699(2004)9:6(491))
- Spina, A. P. (2001). Incubation discharge and aspects of brown trout population dynamics. *Transactions of the American Fisheries Society*, 130(2), 322–327. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2001\)130<0322:IDAAOB>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2001)130<0322:IDAAOB>2.0.CO;2)
- Spotila, J. R., Standora, E.A., Easton, D. P. y Rutledge, P. S. (1989). Bioenergetics, behavior, and resource partitioning in stressed habitats: biophysical and molecular approaches. *Physiological Zoology*, 62(2), 253–285. <https://doi.org/http://www.jstor.org/stable/30156171>
- Stalnaker, C.B. (1979). The use of habitat structure preferenda for establishing flow regimes necessary for maintenance of fish habitat. En: J.V. Ward and J.A. Stanford (Eds.), *The ecology of regulated streams* pp. 321-337). New York: Springer, USA. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8613-1_19
- Stefan, H. G. y Preud'homme, E. B. (1993). Stream temperature estimation from air temperature. *Water Resources Bulletin*, 29(1), 27–45. <https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.1993.tb01502.x>
- Steffler P. y Blackburn J. (2002). *Two-dimensional depth averaged model of river hydrodynamics and fish habitat. River2D user's manual*. Edmonton: University of Alberta, Edmonton, Canada.
- Stelczer, K. (1987). Physical, chemical and biological properties of water. En O. Starosolszky (Ed.), *Applied surface hydrology* (pp. 150–174). Littleton: Water Resources Publications, USA.
- Stewart, J. S., Westenbroek, S. M., Mitro, M. G., Lyons, J.D., Kammel, L.E. y Buchwald, C.A. (2015). A model for evaluating stream temperature response to climate change in Wisconsin. *Scientific Investigations Report* No. 5186 (p. 64). Reston, Virginia: U.S. Geological Survey, USA. <https://doi.org/10.3133/sir20145186>
- Stonecypher, R. W., Hubert, W. A. y Gern, W. A. (1994). Effect of reduced incubation temperatures on survival of trout embryos. *The Progressive Fish-Culturist*, 56(3), 180–184. [https://doi.org/10.1577/1548-8640\(1994\)056<0180:EORITO>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8640(1994)056<0180:EORITO>2.3.CO;2)
- Stoneman, C. L. y Jones, M. L. (1996). A simple method to classify stream thermal stability with single observations of daily maximum water and air temperatures. *North American Journal of Fisheries Management*, 16(4), 728–737. [https://doi.org/10.1577/1548-8675\(1996\)016<0728:ASMTCS>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(1996)016<0728:ASMTCS>2.3.CO;2)
- Taghi Sattari, M., Pal, M., Apaydin, H. y Ozturk, F. (2013). M5 model tree application in daily river flow forecasting in Sohu Stream, Turkey. *Water Resources*, 40(3), 233–242. <https://doi.org/10.1134/S0097807813030123>
- Taylor, K. E., Stouffer, R. J. y Meehl, G. A. (2009). *A summary of the CMIP5 experiment design*. PCDMI Reports. http://cmip-pcmdi.llnl.gov/cmip5/experiment_design.html

- Theurer, F.D., Voos, K.A. y Miller, W.J. (1984). *Instream water temperature model*. Instream Flow Information Paper 16. Washington: US Fish and Wildlife Service, USA.
- Thodsen, H. (2007). The influence of climate change on stream flow in Danish rivers. *Journal of Hydrology*, 333(2–4), 226–238. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2006.08.012>
- Thuiller, W., Lavorel, S., Sykes, M. T. y Araujo, M. B. (2006). Using niche-based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe. *Diversity and Distributions*, 12(1), 49–60. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00216.x>
- Toffolon, M. y Piccolroaz, S. (2015). A hybrid model for river water temperature as a function of air temperature and discharge. *Environmental Research Letters*, 10(11), 114011. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/11/114011>
- Tokeshi, M. (1993). Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research*, 24, 111–189. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60042-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60042-2)
- Tonina, D. y Buffington, J. M. (2009). A three-dimensional model for analyzing the effects of salmon redds on hyporheic exchange and egg pocket habitat. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66(12), 2157–2173. <https://doi.org/10.1139/F09-146>
- Toth, E., Brath, A. y Montanari, A. (2000). Comparison of short-term rainfall prediction models for real-time flood forecasting. *Journal of Hydrology*, 239(1), 132–147. [http://dx.doi.org/10.1016/S0022-1694\(00\)00344-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0022-1694(00)00344-9)
- Unfer, G., Hauer, C. y Lautsch, E. (2011). The influence of hydrology on the recruitment of brown trout in an Alpine river, the Ybbs River, Austria: Trout-Recruitment-Hydrology. *Ecology of Freshwater Fish*, 20(3), 438–448. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00456.x>
- Uppala, S. M., Kållberg, P. W., Simmons, A. J., Andrae, U., Bechtold, V. D. C., Fiorino, M., ... Woollen, J. (2005). The ERA-40 re-analysis. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 131(612), 2961–3012. <https://doi.org/10.1256/qj.04.176>
- van Vliet, M. T. H., Ludwig, F., Zwolsman, J. J. G., Weedon, G. P. y Kabat, P. (2011). Global river temperatures and sensitivity to atmospheric warming and changes in river flow. *Water Resources Research*, 47(2), W02544. <https://doi.org/10.1029/2010WR009198>
- van Vliet, Michelle T.H., Franssen, W. H. P., Yearsley, J. R., Ludwig, F., Haddeland, I., Lettenmaier, D. P. y Kabat, P. (2013). Global river discharge and water temperature under climate change. *Global Environmental Change*, 23(2), 450–464. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2012.11.002>
- Verberk, W. C. E. P., Durance, I., Vaughan, I. P. y Ormerod, S. J. (2016). Field and laboratory studies reveal interacting effects of stream oxygenation and warming on aquatic ectotherms. *Global Change Biology*, 22(5), 1769–1778. <https://doi.org/10.1111/gcb.13240>
- Vismara, R., Azzellino, A., Bosi, R., Crosa, G. y Gentili, G. (2001). Habitat suitability curves for brown trout (*Salmo trutta fario* L.) in the River Adda, Northern Italy: comparing

- univariate and multivariate approaches. *Regulated Rivers: Research & Management*, 17(1), 37–50.
- Vornanen, M., Haverinen, J. y Egginton, S. (2014). Acute heat tolerance of cardiac excitation in the brown trout (*Salmo trutta fario*). *The Journal of Experimental Biology*, 217, 299–309. <https://doi.org/10.1242/jeb.091272>
- Wade, A. J. (2006). Monitoring and modelling the impacts of global change on European freshwater ecosystems. *Science of The Total Environment*, 365(1–3), 3–14. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.02.054>
- Wagner, T., Midway, S., Whittier, J., DeWeber, J. y Paukert, C. (2017). Annual changes in seasonal river water temperatures in the Eastern and Western United States. *Water*, 9(2), 90. <https://doi.org/10.3390/w9020090>
- Walters, A. W., Bartz, K. K. y McClure, M. M. (2013). Interactive effects of water diversion and climate change for juvenile chinook salmon in the Lemhi River basin (U.S.A.): water diversion and climate change. *Conservation Biology*, 27(6), 1179–1189. <https://doi.org/10.1111/cobi.12170>
- Warren, D. R., Robinson, J. M., Josephson, D. C., Sheldon, D. R. y Kraft, C. E. (2012). Elevated summer temperatures delay spawning and reduce redd construction for resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Global Change Biology*, 18(6), 1804–1811. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02670.x>
- Webb, B.W. (1996). Trends in stream and river temperature. *Hydrological Processes*, 10, 205–226. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1085\(199602\)10:2<205::AID-HYP358>3.0.CO;2-1](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1085(199602)10:2<205::AID-HYP358>3.0.CO;2-1)
- Webb, B.W. y Nobilis, F. (2007). Long-term changes in river temperature and the influence of climatic and hydrological factors. *Hydrological Sciences Journal*, 52(1), 74–85. <https://doi.org/10.1623/hysj.52.1.74>
- Webb, B.W. y Walsh, A. (2004). Changing UK river temperatures and their impact on fish populations. *Hydrology: Science and Practice for the 21st Century*, 2, 177–191.
- Webb, B.W., Hannah, D. M., Moore, R. D., Brown, L. E. y Nobilis, F. (2008). Recent advances in stream and river temperature research. *Hydrological Processes*, 22(7), 902–918. <https://doi.org/10.1002/hyp.6994>
- Wehrly, K. E., Wiley, M. J. y Seelbach, P. W. (2003). Classifying regional variation in thermal regime based on stream fish community patterns. *Transactions of the American Fisheries Society*, 132(1), 18–38. [http://dx.doi.org/10.1577/1548-8659\(2003\)132%3C0018:CRVITR%3E2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1577/1548-8659(2003)132%3C0018:CRVITR%3E2.0.CO;2)
- Wenger, S. J., Isaak, D. J., Luce, C. H., Neville, H. M., Fausch, K. D., Dunham, J. B., ... Williams, J. E. (2011). Flow regime, temperature, and biotic interactions drive differential declines of trout species under climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(34), 14175–14180. <https://doi.org/10.1073/pnas.1103097108>

- Wenger, S.J. y Olden, J. D. (2012). Assessing transferability of ecological models: an underappreciated aspect of statistical validation: model transferability. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 260–267. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00170.x>
- White, C. R., Alton, L. A. y Frappell, P. B. (2012). Metabolic cold adaptation in fishes occurs at the level of whole animal, mitochondria and enzyme. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1734), 1740–1747. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2060>
- Williams, J. E., Isaak, D. J., Imhof, J., Hendrickson, D. A. y McMillan, J. R. (2015). Cold-water fishes and climate change in North America. *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.09505-1>
- Woodward, G., Perkins, D. M. y Brown, L. E. (2010). Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1549), 2093–2106. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0055>
- Wootton, R. (1990). *Ecology of teleost fishes*. London: Chapman & Hall, UK.
- Zorita, E. y Von Storch, H., (1999). The analog method as a simple statistical downscaling technique: comparison with more complicated methods. *Journal of Climate*, 12, 2474–2489. [http://dx.doi.org/10.1175/1520-0442\(1999\)012%3C2474:TAMAAS%3E2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1175/1520-0442(1999)012%3C2474:TAMAAS%3E2.0.CO;2)

ANEJO I: Determinación de la unidad y la escala de tiempo apropiada para estudiar los umbrales.

I.1 Objetivos

Se pretende contrastar la idoneidad de utilizar la temperatura (fluvial) media diaria (*DM*), la media móvil de *DM* de 7 días, la temperatura máxima diaria (*DMax*) y la media móvil de *DMax* de 7 días para la modelización del comportamiento térmico de los ríos y determinar los umbrales de presencia/ausencia de la trucha común.

I.2 Metodología

Los modelos estudiados fueron:

- El modelo logístico propuesto en el Capítulo 2, para su utilización con datos diarios (valores medios y máximos).
- El modelo logístico de Mohseni et al. (1998), para su utilización con promedios de 7 días de los datos (valores medios y máximos).
- Un modelo lineal, para su uso con los promedios de 7 días de las máximas temperaturas diarias de verano (junio a septiembre).

Como indicador de fiabilidad de los modelos se empleó el error cuadrático medio (*RMSE*).

Los umbrales térmicos se calcularon a partir de los modelos arriba explicados. Los valores medios y máximos diarios se estudiaron en eventos de 7 días consecutivos. La lógica de estas elecciones se describió en la sección de Material y Método del Capítulo 2.

I.3 Resultados y Discusión

Los resultados se muestran a continuación en las Tablas I-1 y I-2.

Tabla I-1: Error cuadrático medio (*RMSE*) para cada modelo de temperatura: promedio, máximo y mínimo (en °C).

Error Cuadrático Medio (<i>RMSE</i>)					
	media diaria (modelo logístico modificado)	media móvil de las medias de 7 días (modelo logístico)	máxima diaria (modelo logístico modificado)	media móvil de las máximas de 7 días (modelo logístico)	media móvil de las máximas de 7 días (modelo lineal)
promedio	1,35°C	1,16°C	1,76°C	1,50°C	1,38°C
máximo	1,92°C	1,82°C	2,27°C	1,92°C	4,69°C
mínimo	1,08°C	0,88°C	1,32°C	1,05°C	0,24°C

Los modelos contruidos con *DMST* (tanto eventos de 7 días consecutivos como promedios de 7 días) fueron más robustos debido a que tienen un *RMSE* más bajo, ocurriendo de igual modo con los valores máximos y mínimos.

Tabla I-2: Umbrales estimados y valores de Hanssen-Kuiper (HK), BIAS, tasa de acierto (hit ratio, hr) y su desviación estándar (sd) (McBride y Ebert 2000). Los umbrales elegidos de cada modelo se destacan mediante caracteres en negrita.

	Tipo de umbral				
	media diaria (7 días consecutivos)	media móvil de medias diarias de 7 días	máxima diaria (7 días consecutivos)	media móvil de máximas diarias de 7 días (modelo logístico)	media móvil de máximas diarias de 7 días (modelo lineal)
<i>Río Cega</i>					
umbral	18,7°C	19,4°C	19,2-19,3°C	21,0°C	19,2°C
<i>HK</i>	0,38	0,34	0,34	0,34	0,22
<i>BIAS</i>	0,93	0,61	0,34	0,34	0,22
<i>hr</i>	0,84	0,60	0,40	0,40	0,29
<i>sd</i>	0,13	0,24	0,24	0,24	0,21
<i>Río Pirón</i>					
umbral	17,2-18,1°C	17,5-18,3°C	18,1-19,5°C	19,0-20,6°C	18,6-19,9°C
<i>HK</i>	0,86	0,86	0,86	0,86	0,86
<i>BIAS</i>	1,07	1,07	1,07	1,07	1,07
<i>hr</i>	0,95	0,95	0,95	0,95	0,95
<i>sd</i>	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05

Con respecto al cálculo de los umbrales, el indicador más robusto para los datos del Cega fue *DMST* en eventos de 7 días consecutivos. En el caso del Pirón, *HK*, *BIAS*, *hr* y *ds* presentaron valores idénticos, aunque los umbrales definidos no fueron un valor sino una banda de valores. La banda más estrecha se obtuvo de *DMST* (de nuevo de ambos, eventos de 7 días consecutivos y promedios de 7 días). Al mismo tiempo, estos resultados fueron más parecidos entre ellos que entre aquéllos obtenidos a partir de *DMax*.

Se eligieron los valores más altos de las bandas como umbrales porque la tasa de cambio de la temperatura es insignificante por encima de los valores inferiores de los rangos de los umbrales en la frontera de la distribución observada de las truchas; de otra forma el umbral podría ser subestimado.

Una anomalía térmica en un tramo intermedio del Cega impidió valores de *HK*, *BIAS* y *hr* tan buenos como los obtenidos a partir de los datos del Pirón.

I.4 Conclusiones

Para los objetivos de este estudio, *DM* fue la mejor solución para modelizar el comportamiento térmico de los ríos, y el estudio de los eventos de 7 días consecutivos por encima del umbral fue mejor que el estudio del promedio de 7 días. De este modo, se refuerzan los argumentos dados en la descripción metodológica en el cuerpo principal de esta tesis.

ANEJO II

Tabla_II_A1. Composición específica de la comunidad íctica en los muestreos de 1997 y 1998 en términos de densidad (ind/m²).

		densidad (ind/m ²)					
año	estación	Cobitis_calderoni_dens	Gobio_lozanoi_dens	Luciobarbus_bocagei_dens	Salmo_trutta_dens	Squalius_carolitertii_dens	Achondrostoma_arcasii_dens Cyprinus_carpio_dens
1997	C1	0.00	0.00	0.00	18.21	0.00	0.00
	C2	0.00	0.00	0.00	16.60	0.00	0.00
	C3	0.22	0.00	0.00	27.21	0.00	0.00
	C4	0.00	0.00	0.00	17.16	0.26	0.00
	C5	0.00	0.00	0.00	65.38	0.40	2.51
	C6	0.50	0.00	0.00	14.37	48.70	20.29
	C7	0.00	0.00	0.00	14.69	7.86	23.60
	C8	0.00	0.00	0.00	9.17	18.65	40.07
	C9	1.14	23.70	0.00	7.20	4.31	30.14
	C10	0.00	21.16	0.72	5.05	3.04	30.96
	C11	0.19	48.77	0.00	7.86	9.30	44.95
	C12	0.00	28.04	0.00	8.93	41.16	85.42
	C13	0.00	36.77	6.15	3.15	17.80	17.08
	C14	0.78	1.37	0.00	0.00	0.20	1.57
	C15	0.28	10.42	0.00	0.28	0.00	14.65
	C16	0.00	10.33	0.00	5.40	0.47	23.07
	C17	0.00	8.62	0.00	9.87	3.32	3.23
	C18	0.00	15.25	0.14	6.18	1.27	4.58
	C19	0.00	9.36	0.12	4.56	4.08	5.94
	C20	0.00	44.32	0.00	3.00	1.19	22.87
	C21	0.00	13.33	0.00	1.59	0.63	0.95
	C22	0.00	48.14	0.00	7.95	1.33	0.74
	C23	0.00	5.39	0.00	0.52	0.00	13.57
	C24	0.00	3.33	0.00	1.67	2.78	22.59
	C25	0.00	0.35	0.00	0.00	0.35	6.26
1998	C1	0.00	0.00	0.00	13.14	0.00	0.00
	C2	0.00	0.00	0.00	38.97	0.00	0.00
	C3	0.00	0.00	0.00	30.48	0.00	0.00
	C4	0.00	0.00	0.00	28.27	0.77	0.00
	C5	0.00	0.00	0.00	42.40	0.20	0.40
	C6	0.67	0.00	0.00	7.96	25.29	9.21
	C7	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	C8	0.17	0.00	0.00	12.00	8.60	32.42
	C9	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	C10	0.09	23.10	0.36	7.57	2.74	27.87
	C11	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	C12	0.00	18.52	0.00	16.53	15.38	28.11
	C13	0.00	0.00	0.00	3.66	5.27	4.40
	C14	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	C15	0.00	0.00	0.00	0.28	1.97	7.04
	C16	0.00	9.96	0.00	5.80	0.23	22.77
	C17	0.00	7.47	0.00	5.10	0.13	1.60
	C18	0.00	0.00	0.00	1.43	1.00	1.14
	C19	0.00	0.00	0.00	0.71	0.24	1.43
	C20	0.00	0.00	0.15	1.90	0.29	1.46
	C21	0.00	0.00	0.48	1.75	0.16	0.95
	C22	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	C23	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	C24	0.00	0.00	1.30	1.11	3.15	7.41
	C25	NA	NA	NA	NA	NA	NA

...continuación

		densidad (ind/m ²)						
año	estación	Cobitis_calderoni_dens	Gobio_lozanoi_dens	Luciobarbus_bocagei_dens	Salmo_trutta_dens	Squalius_carolitertii_dens	Achondrostopoma_arcasii_dens	Cyprinus_carpio_dens
1997	P1	0.00	0.00	0.00	18.55	0.00	0.00	0.00
	P2	0.00	0.00	0.00	37.87	0.00	0.00	0.00
	P3	0.00	0.00	0.00	0.87	0.87	0.00	0.00
	P4	0.00	0.00	0.00	21.82	3.08	11.84	0.00
	P5	0.57	0.00	0.00	11.02	11.13	55.76	0.00
	P6	1.25	0.00	0.00	23.12	52.39	29.34	0.00
	P7	0.00	0.00	0.00	5.77	2.59	20.51	0.00
	P8	0.00	33.73	0.00	13.83	0.00	54.00	0.00
	P9	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	30.60	0.00
	P10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.80	0.00
	P11	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	P12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	P13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	121.76	62.00
1998	P1	0.00	0.00	0.00	20.28	0.00	0.00	0.00
	P2	0.00	0.00	0.00	29.39	0.00	0.00	0.00
	P3	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	P4	0.00	0.00	0.00	22.97	13.23	3.77	6.17
	P5	0.14	0.00	0.00	13.04	13.18	5.38	0.88
	P6	0.19	0.00	0.00	4.59	2.89	7.71	0.38
	P7	0.17	1.60	0.00	3.54	15.60	7.59	0.00
	P8	0.20	19.39	0.00	8.07	33.89	4.10	0.00
	P9	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	P10	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	P11	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	P12	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	P13	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA

Tabla_II_A2. Estructura de edades de la población de trucha común en los muestreos de 1997 y 1998 en términos de densidad (ind/10m²).

		densidad (ind/10m ²)						
año	estación	ST_0	ST_1	ST_2	ST_3	ST_4	ST_5	ST_6
1997	C1	49.44	101.98	27.73	2.92	0.00	0.00	0.00
	C2	53.93	95.69	37.45	0.00	0.00	0.00	0.00
	C3	82.67	274.66	22.86	0.00	0.00	0.00	0.00
	C4	102.28	22.99	32.95	3.26	9.78	0.00	0.00
	C5	396.22	154.96	79.77	19.61	1.96	0.00	0.00
	C6	19.98	87.26	27.17	5.32	3.59	0.00	0.00
	C7	97.12	33.06	14.11	2.35	0.00	0.00	0.00
	C8	53.66	8.90	22.29	6.70	0.00	0.00	0.00
	C9	12.81	10.22	25.69	23.10	0.00	0.00	0.00
	C10	13.07	14.94	11.20	7.47	2.78	0.91	0.00
	C11	40.93	3.38	23.89	6.76	3.38	0.00	0.00
	C12	21.44	17.87	32.16	10.72	7.15	0.00	0.00
	C13	13.24	3.30	8.27	4.94	1.64	0.00	0.00
	C14	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	C15	0.00	2.86	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	C16	12.25	22.08	14.68	2.43	2.43	0.00	0.00
	C17	29.31	30.60	27.93	9.28	1.28	0.00	0.00
	C18	12.36	30.89	9.27	9.27	0.00	0.00	0.00
	C19	18.24	10.39	7.80	9.12	0.00	0.00	0.00
	C20	3.00	1.50	14.98	8.99	1.50	0.00	0.00
	C21	0.00	9.07	4.54	2.27	0.00	0.00	0.00
	C22	30.68	16.21	12.64	18.04	1.75	0.00	0.00
	C23	0.00	5.22	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	C24	0.00	0.00	8.33	8.33	0.00	0.00	0.00
	C25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
1998	C1	19.06	74.00	31.02	7.10	0.00	0.00	0.00
	C2	42.48	275.51	66.25	4.68	0.00	0.00	0.00
	C3	165.82	127.11	11.28	0.00	0.00	0.00	0.00
	C4	5.94	205.27	62.49	5.94	2.83	0.00	0.00
	C5	163.24	238.29	15.69	5.94	0.00	0.00	0.00
	C6	1.99	53.01	16.32	0.00	8.12	0.00	0.00
	C7	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	C8	39.25	47.53	28.93	2.04	2.04	0.00	0.00
	C9	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	C10	21.86	21.86	14.90	4.92	8.93	1.97	0.98
	C11	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	C12	43.48	34.71	21.66	34.71	25.95	4.30	0.00
	C13	4.40	13.19	11.72	4.40	1.47	0.00	1.47
	C14	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	C15	0.00	0.00	5.71	0.00	0.00	0.00	0.00
	C16	0.00	0.00	40.29	12.58	4.99	0.00	0.00
	C17	20.90	2.60	11.73	11.73	2.60	1.27	0.00
	C18	4.29	6.43	6.43	4.29	0.00	0.00	0.00
	C19	0.00	7.20	3.60	0.00	0.00	0.00	0.00
	C20	0.00	11.20	8.95	4.46	2.22	0.00	2.22
	C21	0.00	16.08	2.29	4.60	0.00	2.29	0.00
	C22	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	C23	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	C24	2.77	0.00	8.33	2.77	2.77	0.00	0.00
	C25	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA

...continuación		densidad (ind/10m ²)						
año	estación	ST_0	ST_1	ST_2	ST_3	ST_4	ST_5	ST_6
1997	P1	25.42	108.72	38.22	12.62	0.00	0.00	0.00
	P2	109.45	248.82	19.69	0.00	0.00	0.00	0.00
	P3	0.00	0.00	8.70	0.00	0.00	0.00	0.00
	P4	91.22	55.43	27.72	27.72	15.71	0.00	0.00
	P5	67.57	23.48	4.41	8.82	5.84	0.00	0.00
	P6	111.46	83.71	13.87	19.89	1.85	0.00	0.00
	P7	25.64	12.82	10.68	6.41	2.14	0.00	0.00
	P8	78.71	40.39	17.01	2.07	0.00	0.00	0.00
	P9	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	P10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	P11	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	P12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	P13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
1998	P1	101.40	77.47	23.73	0.00	0.00	0.00	0.00
	P2	102.27	163.99	27.33	0.00	0.00	0.00	0.00
	P3	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	P4	0.00	86.12	76.48	47.77	9.42	9.42	0.00
	P5	76.30	34.95	11.09	6.26	1.57	0.00	0.00
	P6	5.97	19.92	7.94	5.97	5.97	0.00	0.00
	P7	3.72	16.76	5.56	3.72	5.56	0.00	0.00
	P8	14.45	22.77	22.77	14.45	6.14	0.00	0.00
	P9	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	P10	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	P11	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	P12	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	P13	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA

Tabla_II_A3. Cobertura en porcentaje (%) por clases de sustrato en las diferentes estaciones de muestreo.

estación	cobertura (%)							
	limo	arena	gravilla	grava	cantos	bloques	roca_madre	rec_finos
C1	0	0	10	0	15	60	15	5
C2	25	15	0	5	35	20	0	5
C3	0	10	15	0	60	10	5	0
C4	10	5	0	0	25	60	0	5
C5	10	0	0	30	60	0	0	45
C6	0	0	0	25	75	0	0	90
C7	30	30	10	20	10	0	0	80
C8	10	25	10	75	0	0	0	90
C9	0	0	10	80	10	0	0	100
C10	70	0	0	0	20	10	0	95
C11	15	5	0	0	75	5	0	95
C12	50	0	0	50	0	0	0	90
C13	20	10	5	10	35	5	5	100
C14	60	0	40	0	0	0	0	100
C15	0	100	0	0	0	0	0	15
C16	5	5	0	20	0	0	70	30
C17	0	40	60	0	0	0	0	70
C18	5	85	0	10	0	0	0	10
C19	0	100	0	0	0	0	0	10
C20	0	40	5	5	0	10	40	75
C21	0	15	80	5	0	0	0	75
C22	0	10	20	0	0	0	70	75
C23	5	95	0	0	0	0	0	95
C24	5	0	0	0	0	0	95	100
C25	5	0	0	0	0	0	95	100
P1	0	10	10	20	30	30	0	0
P2	0	50	5	50	40	0	0	0
P3	10	10	10	50	10	10	0	10
P4	80	15	0	0	0	5	0	100
P5	5	10	15	0	0	70	0	55
P6	5	50	40	5	0	0	0	75
P7	95	2	2	0	0	0	0	100
P8	0	90	10	0	0	0	0	90
P9	0	100	0	0	0	0	0	90
P10	0	95	5	0	0	0	0	5
P11	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
P12	20	80	0	0	0	0	0	100
P13	0	100	0	0	0	0	0	100

Tabla_II_A4. Altitud (m sobre el nivel del mar), pendiente del cauce (%), aportaciones totales del mes de julio ajustadas de acuerdo con el tamaño de cuenca (hm³) en 1997 y 1998, y anchura media del río (m).

estación	msnm	pendiente (%)	aportación de julio 1997 (hm ³)	aportación de julio 1998 (hm ³)	anchura (m)
C1	1610	9.53	0.07	0.11	3.9
C2	1320	3.69	0.57	0.26	3.5
C3	1258	3.33	0.59	0.26	4
C4	1150	1.99	0.81	0.32	4
C5	1106	3.41	0.82	0.32	5
C6	1044	1.08	0.83	0.32	5.8
C7	995	1.16	2.40	1.14	5.6
C8	966	0.58	2.43	1.17	5.7
C9	961	0.79	2.44	1.17	4.6
C10	944	0.83	3.26	1.40	9
C11	934	0.64	3.28	1.41	5.2
C12	921	0.56	3.41	1.59	4.5
C13	910	1.01	3.46	1.65	7.5
C14	898	2.23	3.77	2.01	6
C15	885	0.91	3.92	2.21	3.5
C16	866	1.27	4.42	2.70	4.3
C17	845	0.22	4.51	2.82	7.5
C18	805	0.65	4.59	2.94	7
C19	798	0.78	4.63	3.05	8.3
C20	788	0.82	4.65	3.10	6.9
C21	780	0.79	4.69	3.19	7
C22	778	0.37	4.70	3.20	6
C23	762	0.16	4.77	3.38	8
C24	748	0.13	4.81	3.48	4.5
C25	730	0.75	4.89	3.67	8
P1	1620	4.30	0.15	0.04	2
P2	1337	3.63	0.41	0.05	2
P3	969	2.14	1.77	0.42	2.5
P4	908	1.93	2.26	0.57	4
P5	879	0.51	2.33	0.65	6
P6	858	0.46	2.80	1.00	4
P7	856	0.52	3.11	1.27	6
P8	835	0.14	3.51	1.80	4
P9	822	1.17	3.60	1.92	5
P10	810	0.37	3.62	1.95	5
P11	804	0.32	3.66	2.03	4
P12	786	0.04	3.72	2.17	4.5
P13	763	0.07	NA	NA	NA

Tabla_II_A5. Parámetros (μ , α , γ , β , λ) de los modelos de temperatura para cada estación de muestreo (pesca), días totales por encima del umbral a lo largo del año (*DAT*), veces que se supera el umbral durante 7 o más días consecutivos a lo largo del año (*TAT*) y número máximo de días consecutivos que se supera el umbral a lo largo del año (años 1997 y 1998).

estación	MU (°C)	ALFA (°C)	GAMMA (1/°C)	BETA (°C)	LAMBDA	DAT (días) 1997	TAT (veces) 1997	MCDAT (días) 1997	DAT (días) 1998	TAT (veces) 1998	MCDAT (días) 1998
C1	-0.042	15.693	0.198	16.251	-0.249	0	0	0	0	0	0
C2	-0.860	19.347	0.163	15.965	-0.334	0	0	0	0	0	0
C3	-1.119	20.582	0.157	15.835	-0.350	0	0	0	0	0	0
C4	-1.570	22.732	0.147	15.608	-0.379	1	0	1	10	0	6
C5	-1.753	23.609	0.142	15.515	-0.391	12	1	7	14	1	7
C6	-2.029	24.903	0.136	15.410	-0.408	20	2	10	25	1	8
C7	-1.409	22.959	0.144	14.089	-0.389	16	1	9	20	1	8
C8	-1.042	21.809	0.149	13.307	-0.377	10	0	3	14	0	6
C9	-0.979	21.610	0.150	13.172	-0.375	8	0	3	12	0	6
C10	-0.764	20.936	0.153	12.713	-0.368	1	0	1	11	0	6
C11	-0.637	20.539	0.155	12.444	-0.364	1	0	1	8	0	5
C12	-0.566	20.032	0.156	11.998	-0.358	0	0	0	4	0	4
C13	-0.938	19.644	0.152	11.177	-0.349	0	0	0	0	0	0
C14	-1.344	19.221	0.147	10.282	-0.339	0	0	0	0	0	0
C15	-1.785	18.762	0.142	9.313	-0.328	0	0	0	0	0	0
C16	-2.492	18.009	0.134	7.759	-0.310	0	0	0	0	0	0
C17	-1.858	19.004	0.132	9.070	-0.326	0	0	0	0	0	0
C18	-0.649	20.900	0.128	11.568	-0.355	0	0	0	4	0	4
C19	-0.438	21.232	0.127	12.005	-0.361	0	0	0	7	0	5
C20	-0.135	21.706	0.126	12.630	-0.368	1	0	1	9	0	6
C21	0.106	22.086	0.125	13.129	-0.374	1	0	1	11	0	6
C22	0.167	22.181	0.125	13.254	-0.376	1	0	1	11	0	6
C23	0.650	22.939	0.123	14.253	-0.388	5	0	3	12	0	6
C24	1.073	23.603	0.122	15.128	-0.398	9	0	3	15	0	6
C25	1.617	24.456	0.120	16.252	-0.411	16	1	9	16	1	7
P1	-1.078	18.015	0.130	16.096	-0.236	0	0	0	0	0	0
P2	0.561	15.483	0.223	12.041	-0.230	0	0	0	0	0	0
P3	6.200	14.250	0.278	10.484	-0.122	0	0	0	0	0	0
P4	7.518	13.851	0.293	10.297	-0.095	0	0	0	0	0	0
P5	4.303	15.616	0.237	9.473	-0.171	0	0	0	0	0	0
P6	1.975	16.894	0.196	8.876	-0.226	0	0	0	0	0	0
P7	1.754	17.016	0.192	8.819	-0.231	0	0	0	0	0	0
P8	-0.574	18.294	0.152	8.222	-0.286	0	0	0	0	0	0
P9	-3.067	20.290	0.138	8.481	-0.349	9	1	1	7	1	5
P10	-5.369	22.133	0.125	8.720	-0.407	13	3	10	22	1	7
P11	-6.519	23.054	0.119	8.839	-0.437	13	3	11	23	1	13
P12	-9.971	25.818	0.099	9.197	-0.524	13	3	13	23	1	22
P13	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA

Tabla_II_A6. Valores de diferentes parámetros físico-químicos y de calidad. Muestreo de 1997.

estación	oxígeno (mg/l)	pH	conductividad (μS/cm)	dureza (mgCaC ³ /l)	turbidez (unt)	amonio (mg/l)	nitritos (mg/l)	nitratos (mg/l)	fosfatos (mg/l)	IBMWP'
C1	NA	NA	33	3	NA	0.05	0	0	0	66
C2	9.3	6.9	18	NA	2.12	NA	NA	NA	NA	40
C3	8.16	7.5	21	1	5.97	NA	NA	NA	NA	25
C4	8.04	7.3	27	4	2.99	0.04	0.03	0.52	0.34	39
C5	8.05	7.3	48	6.5	56	NA	NA	NA	NA	26
C6	NA	7.3	45	7.7	69	NA	NA	NA	NA	50
C7	7.3	7.6	110	5.6	3.37	NA	NA	NA	NA	35
C8	8.45	8.2	205	4.2	62	NA	NA	NA	NA	7
C9	6.2	8.1	232	3.8	5.13	NA	NA	NA	NA	20
C10	8.93	8.3	241	6	44	0.28	0	0.71	0.5	45
C11	10.12	8.9	240	4.2	20.39	NA	NA	NA	NA	36
C12	4.83	7.5	542	8.2	35.99	NA	NA	NA	0.15	16
C13	7.2	7.9	419	8.5	28.5	0.21	0.1	1.03	1.4	48
C14	8	8.1	484	8.8	117	NA	NA	NA	NA	28
C15	8.69	7.7	258	4	48.14	NA	NA	NA	NA	6
C16	9.64	8	238	7.8	66	NA	NA	NA	NA	57
C17	9.29	7.9	231	4.2	40.24	0.39	0	0.39	0	47
C18	8.6	8.2	233	8	45.36	NA	NA	NA	NA	2
C19	9.05	8.3	258	3	25.33	NA	NA	NA	NA	44
C20	10.81	8.4	258	3.6	54	NA	NA	NA	NA	21
C21	10.11	8	251	5.5	65	NA	NA	NA	NA	27
C22	9.13	8.1	264	5.7	50	0.66	0	0.95	0.1	31
C23	5.33	8.1	391	5.1	60	NA	NA	NA	NA	57
C24	8.5	8.1	419	5	125	NA	NA	NA	NA	31
C25	7.28	8	489	8.9	108	NA	NA	NA	NA	NA
P1	9.47	7	17	0.8	37.78	NA	NA	NA	NA	28
P2	8.95	7.3	28	1	11.79	NA	NA	NA	NA	33
P3	7.8	7.7	74	9.2	9.4	NA	NA	NA	NA	40
P4	7.67	8.2	410	8	10.66	0.33	0	1.45	1.7	59
P5	10.15	8.3	390	6	21.28	NA	NA	NA	NA	75
P6	8.53	8.6	470	9.2	53	NA	NA	NA	NA	31
P7	8.65	NA	515	10	131	NA	NA	NA	NA	51
P8	7	7.8	652	NA	39.7	NA	NA	NA	NA	NA
P9	7.8	NA	959	NA	75	NA	NA	NA	NA	6
P10	9.9	8.5	934	7.8	42.05	NA	NA	NA	NA	NA
P11	13.2	NA	522	NA	5.72	1.15	0.06	0.65	6.7	6
P12	6.31	7.7	603	6.5	49.83	NA	NA	NA	NA	NA
P13	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA

ANEJO III

Figuras_III_A1 a la A24. Cambios estacionales relativos de precipitación absoluta diaria (mm/día) y temperatura media diaria (°C) a lo largo del siglo XXI por estación meteorológica y por cada uno de los escenarios de cambio climático estudiados (RCP4.5 y RCP8.5). Los resultados se muestran como la variación de la media móvil de 30 años respecto del periodo 1971-2000 (utilizado como referencia). La línea vertical de puntos indica el final del experimento histórico (negro) y el comienzo de las simulaciones (RCPs). Las líneas gruesas muestran la mediana de los valores de todos los modelos; las áreas de sombreado indican los rangos entre los percentiles 10 to 90. Las estaciones del año se indican por las iniciales de los meses que las forman (rótulos en inglés).

Figura_III_A1. Cambios estacionales de precipitación diaria absoluta en la estación meteorológica de Matabuena (código 2180).

Figura_III_A2. Cambios estacionales de precipitación diaria absoluta en la estación meteorológica de Turégano (código 2186).

Figura_III_A3. Cambios estacionales de precipitación diaria absoluta en la estación meteorológica de Torreiglesias (código 2196).

Figura_III_A4. Cambios estacionales de precipitación diaria absoluta en la estación meteorológica de Cantimpalos (código 2199).

Figura_III_A5. Cambios estacionales de precipitación diaria absoluta en la estación meteorológica de Puerto de Navacerrada (código 2462).

Figura_III_A6. Cambios estacionales de precipitación diaria absoluta en la estación meteorológica de Navacepeda de Tormes (código 2813).

Figura_III_A7. Cambios estacionales de precipitación diaria absoluta en la estación meteorológica de El Barco de Ávila (código 2828).

Figura_III_A8. Cambios estacionales de precipitación diaria absoluta en la estación meteorológica de Orihuela del Tremedal (código 3009E).

Figura_III_A9. Cambios estacionales de precipitación diaria absoluta en la estación meteorológica de Ródenas (código 3009E).

Figura_III_A10. Cambios estacionales de precipitación diaria absoluta en la estación meteorológica de Molina de Aragón (código 3009E).

Figura_III_A11. Cambios estacionales de precipitación diaria absoluta en la estación meteorológica de Corduente (código 3015).

Figura_III_A12. Cambios estacionales de precipitación diaria absoluta en la estación meteorológica de Aragoncillo (código 3018E).

Figura_III_A13. Cambios estacionales de precipitación diaria absoluta en la estación meteorológica de Rascafría-El Paular (código 3104).

Figura_III_A14. Cambios estacionales de precipitación diaria absoluta en la estación meteorológica de Jabaloyas (código 8376B).

Figura_III_A15. Cambios estacionales de precipitación diaria absoluta en la estación meteorológica de Ademuz-Agro (código 8381B).

Figura_III_A16. Cambios estacionales de temperatura media diaria en la estación meteorológica de Aldea del Rey Niño (código 2440).

Figura_III_A17. Cambios estacionales de temperatura media diaria en la estación meteorológica de Puerto de Navacerrada (código 2462).

Figura_III_A18. Cambios estacionales de temperatura media diaria en la estación meteorológica de Ataquines (código 2516).

Figura_III_A19. Cambios estacionales de temperatura media diaria en la estación meteorológica de El Barco de Ávila (código 2828).

Figura_III_A20. Cambios estacionales de temperatura media diaria en la estación meteorológica de Molina de Aragón (código 3013).

Figura_III_A21. Cambios estacionales de temperatura media diaria en la estación meteorológica de Rascafría-El Paular (código 3104).

Figura_III_A22. Cambios estacionales de temperatura media diaria en la estación meteorológica de Ademuz-Agro (código 8381B).

Figura_III_A23. Cambios estacionales de temperatura media diaria en la estación meteorológica de Viver-Agro (código 8434A).

Figura_III_A24. Cambios estacionales de temperatura media diaria en la estación meteorológica de Arañuel (código 8478).

ANEJO IV

Tabla_IV_A1. Eficiencia de los modelos hidrológicos por estación de aforo y variables seleccionadas (ordenadas por significación decreciente). NSE: Eficiencia de Nash-Sutcliffe; Pp: precipitación; Temp: temperatura; D: diaria; M: mensual; Q: trimestral; y n (1,2...n): veces hacia atrás.

Estación de aforo Eficiencia de Nash-Sutcliffe

Variables seleccionadas

Tormes - Hoyos del Espino NSE=0.673

PpM1, PpD1, PpQ1, PpM9, PpM7, PpM4, PpQ2, TempM7, PpQ3, TempQ1, PpQ7, TempQ7, TempQ2

Tormes - El Barco de Ávila NSE=0.763

PpM1, PpD1, PpQ3, PpQ7, PpQ6, PpQ8, PpQ4, PpM7, TempQ7, TempM7, PpM11, PpQ2, TempQ2, TempQ4

Cega - Pajares de Pedraza NSE=0.780

PpM1, PpQ1, PpQ8, PpQ4, PpQ6, PpQ3, TempQ1, TempQ6

Cega - Lastras de Cuéllar NSE=0.930

PpQ7, PpQ1, PpD3, PpQ8, PpM8, PpQ2, TempQ8, PpM1, PpM4, PpM6, PpQ5, PpM2, PpD12, PpD15, TempM2, PpM11, PpD8, TempD15, TempD3, TempQ2

Pirón - Villovela de Pirón NSE=0.793

PpQ1, PpQ3, PpM6, PpQ5, PpM8, TempM8, PpM7, PpQ2, TempQ5, TempQ1

Lozoya – Rascafría NSE=0.842

PpM1, PpM4, PpQ4, PpQ5, PpQ6, PpM7, TempM1, PpM8, PpQ1, PpQ8, TempQ8

Tajo - Peralejos de las Truchas NSE=0.728

PpM1, TempM1, PpQ2, PpQ6, PpM9, PpM6, PpQ5, PpQ7

Gallo – Ventosa NSE=0.797

PpM1, TempM1, PpQ1, PpQ7, PpQ3, PpQ4, PpM12, PpQ5, PpM5, PpM11

Cabrillas – Taravilla NSE=0.791

PpM1, TempM1, PpQ7, PpQ5, PpM11, PpQ3, PpM4, TempQ3

Ebrón - Los Santos NSE=0.856

PpM1, PpQ5, TempM1, PpQ2, PpM9, PpM3, PpM8, TempQ2