



Impactos del calentamiento global sobre los ecosistemas polares

Carlos M. Duarte (Ed.)



Impactos del calentamiento global sobre los ecosistemas polares

Impactos del calentamiento global sobre los ecosistemas polares

Carlos M. Duarte (ed.)

Fundación **BBVA**

La decisión de la Fundación BBVA de publicar el presente libro no implica responsabilidad alguna sobre su contenido ni sobre la inclusión, dentro de esta obra, de documentos o información complementaria facilitada por los autores.

No se permite la reproducción total o parcial de esta publicación, incluido el diseño de la cubierta, ni su incorporación a un sistema informático, ni su transmisión por cualquier forma o medio, sea electrónico, mecánico, reprográfico, fotoquímico, óptico, de grabación u otro sin permiso previo y por escrito del titular del *copyright*.

DATOS INTERNACIONALES DE CATALOGACIÓN

Impactos del calentamiento global sobre los ecosistemas polares / Carlos M. Duarte (ed.). — Bilbao : Fundación BBVA, 2007.

190 p. ; 18 x 26 cm

ISBN: 978-84-96515-55-0

1. Cambio climático 2. Impacto ambiental 3. Ártico
4. Antártida I. Duarte, Carlos M. II. Fundación BBVA, ed.
551.581.21

Impactos del calentamiento global sobre los ecosistemas polares

EDITA:

© Fundación BBVA, 2007

Plaza de San Nicolás, 4. 48005 Bilbao

DISEÑO Y REALIZACIÓN EDITORIAL:

José Manuel Reyero / Comunicación y Gestión Ambiental ALAIRE, S.L.

EDICIÓN DE TEXTOS: M.^a Paz Santos

IMPRESIÓN: V.A. Impresores, S.A.

ENCUADERNACIÓN: Ramos

ISBN: 978-84-96515-55-0

DEPÓSITO LEGAL: M-47876-2007

Impreso en España - *Printed in Spain*

Este libro está elaborado con papel totalmente libre de cloro (Totally Chlorine Free-TCF), cumpliendo los estándares medioambientales exigidos por la actual legislación.

ÍNDICE

Introducción: calentamiento global y ecosistemas polares <i>Carlos M. Duarte</i>	13
1. Aumento de la radiación ultravioleta: impacto sobre los océanos polares <i>Susana Agustí</i>	23
1.1. La radiación ultravioleta y la capa de ozono terrestre	25
1.2. La contaminación atmosférica y el declive del ozono	26
1.2.1. Un agujero de ozono sobre la Antártida	28
1.2.2. La situación actual: las predicciones y el calentamiento global ..	29
1.3. Aumento de la radiación UV sobre las áreas polares	32
1.4. Daño inducido por la radiación UV y mecanismos de protección	34
1.4.1. Cómo evitar la exposición a la radiación UV: las migraciones del plancton	35
1.4.2. Sistemas de protección y reparación	36
1.4.2.1. Estructuras celulares protectoras o «sombrillas»	36
1.4.2.2. Producción de «filtros solares»	37
1.4.2.3. Antioxidantes	38
1.4.2.4. Sistemas de reparación	38
1.5. Impacto del aumento de la radiación UV sobre los océanos polares ..	39
Bibliografía	43
2. ¿Es el declive del krill antártico resultado del calentamiento global o del exterminio de las ballenas? <i>Victor Smetacek</i>	45
2.1. Introducción	48
2.2. Efecto limitante del hierro en la productividad	50
2.3. Diatomeas, eufasiáceos y ballenas azules	53
2.3.1. Diatomeas	53
2.3.2. Krill antártico	55
2.3.3. Ballenas azules	58
2.4. Distribución de <i>Euphasia superba</i>	60
2.5. Tamaño del <i>stock</i> de krill	61
2.6. Pruebas de la reducción de la biomasa de krill	66
2.7. Condicionamiento del ecosistema por la cadena alimentaria de los gigantes	72

2.8. Verificación de la hipótesis	76
2.9. Conclusión	77
Agradecimientos	79
Bibliografía	79
3. El cambio climático y sus repercusiones para la megafauna antártica	
<i>Jaume Forcada</i>	83
3.1. Introducción	85
3.2. El ecosistema marino antártico y la importancia del krill para la megafauna	88
3.3. Megafauna antártica: biología, adaptación al hielo y hábitats críticos ...	91
3.3.1. Variabilidad biológica y adaptación al hielo	93
3.3.1.1. Aves marinas	93
3.3.1.2. Mamíferos marinos	96
3.3.2. Adaptación al hielo y hábitats críticos	104
3.4. Resultado de las interacciones entre efectos antropogénicos sobre la megafauna antártica	106
3.5. ¿Es el calentamiento global un problema real para la megafauna antártica?	107
3.6. ¿Es posible predecir el futuro?	108
Bibliografía	109
4. Implicaciones del cambio climático en los procesos y ecosistemas pelágicos del Ártico	
<i>Paul Wassmann</i>	111
4.1. Introducción	114
4.2. Algunos datos sobre la última <i>terra incognita</i> del mundo: el océano Glacial Ártico	116
4.3. Producción primaria y balance de carbono en el océano Glacial Ártico	119
4.4. Rodeando el océano Glacial Ártico: zonas de hielo marginal y polinias de canales grietados	124
4.5. Acoplamiento y ajuste escalonado de los sistemas pelágico-bentónico en el complejo «aguas libres-zhe-hielo de varios años»: algunas consideraciones fundamentales	126
4.6. Forzamiento físico-biológico de las plataformas árticas: pasado, presente y futuro	132
4.7. Investigación marina en el Ártico: la necesidad fundamental de cooperación internacional	135
Agradecimientos	136
Bibliografía	136

5. Efectos del calentamiento global en el bentos ártico y consecuencias en la cadena trófica	
<i>Paul E. Renaud, Michael L. Carroll y William G. Ambrose Jr.</i>	139
5.1. Introducción	141
5.2. ¿Por qué estudiar el bentos?	141
5.3. Alcance de este artículo	145
5.4. Cambio climático y variabilidad climática en el Ártico	145
5.4.1. Un periodo de cambio climático	145
5.4.2. Patrones temporales de variabilidad medioambiental	147
5.4.3. Patrones espaciales de variabilidad medioambiental	148
5.5. Perspectivas desde la paleoceanografía y estudios de casos históricos ...	149
5.5.1. Primer caso: estudios sobre indicadores del cambio climático a lo largo de los últimos 3 millones de años	150
5.5.2. Segundo caso: impactos humanos y estructura de los ecosistemas	151
5.5.3. Tercer caso: el periodo de calentamiento de las décadas de 1920 y 1930	152
5.5.4. Cuarto caso: cambio de régimen en el mar de Bering	154
5.6. Impactos en la ecología de las comunidades árticas	156
5.6.1. Biodiversidad y estructura de la comunidad	156
5.6.2. Ciclo del carbono	160
5.6.3. Reproducción	161
5.6.4. Interacciones tróficas	162
5.7. Recomendaciones para la investigación	164
5.8. Conclusión	166
Agradecimientos	168
Bibliografía	168
Índice de fotografías	179
Índice de ilustraciones	181
Índice alfabético	183
Nota sobre los autores	187





**INTRODUCCIÓN:
CALENTAMIENTO GLOBAL Y ECOSISTEMAS POLARES**

Carlos M. Duarte

Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA)
Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC)-Universidad de las Islas Baleares (UIB)
Esporles, Mallorca, España



LAS REGIONES POLARES son las áreas más remotas del planeta, exploradas por primera vez hace menos de un siglo, con la llegada a los polos geográficos de las expediciones lideradas por el noruego Roald Amundsen (Polo Sur, 1911; Polo Norte, 1926), lo que no ha sido óbice para que hoy día se encuentren entre las zonas más amenazadas por la actividad humana.

Los peligros que se ciernen sobre los ambientes polares son particularmente preocupantes, pues estas regiones poseen una importancia fundamental en el sistema Tierra, ya que intervienen en la circulación de la atmósfera y el océano, participan en la regulación del clima del planeta y tienen un elevado valor ecológico.

A pesar de ello, nuestros conocimientos sobre cómo opera el clima polar y cómo funcionan sus ecosistemas siguen siendo muy primitivos en muchos aspectos. Para paliar estas lagunas, el Consejo Científico Internacional y la Organización Meteorológica Mundial han promovido la celebración del Año Polar Internacional 2007-2008 (v. www.ipy.org), el cuarto año de este tipo que se declara hasta la fecha, tras los anteriores de 1882-1883, 1932-1933 y 1957-1958, con la peculiaridad de que la iniciativa actual no se lleva a cabo para explorar los sistemas polares, sino por la necesidad de investigar los impactos y rápidos cambios que estos medios están experimentando. Con este propósito, miles de científicos de más de 60 países participarán hasta el 1 de marzo de 2009 en más de 200 proyectos de investigación sobre el Ártico y el Antártico coordinados a nivel internacional. España colabora por vez primera en el Año Polar Internacional, y lo hace con un conjunto de proyectos de investigación financiados por el Plan Nacional de I+D del Ministerio de Educación y Ciencia (v. www.api-spain.es). Además de la investigación científica, el Año Polar Internacional tiene como dos de sus objetivos principales la formación de una nueva generación de investigadores en ciencia polar y el aumento de la concienciación social en torno a la problemática que aqueja a las áreas polares. Este volumen se plantea como una contribución a estos dos objetivos del Año Polar Internacional.

◀ **Foto 1: Oso polar (*Ursus maritimus*).** El mayor de los carnívoros terrestres captura a las focas, que son sus principales presas, en la banquisa ártica. El avance del deshielo a causa del calentamiento reduce su éxito predador, al desaparecer las masas de hielo desde las que caza, lo que pone en peligro su supervivencia.



Fotos 2 y 3: Investigadores trabajando en el Ártico durante la campaña de investigación española ATOS-Ártico

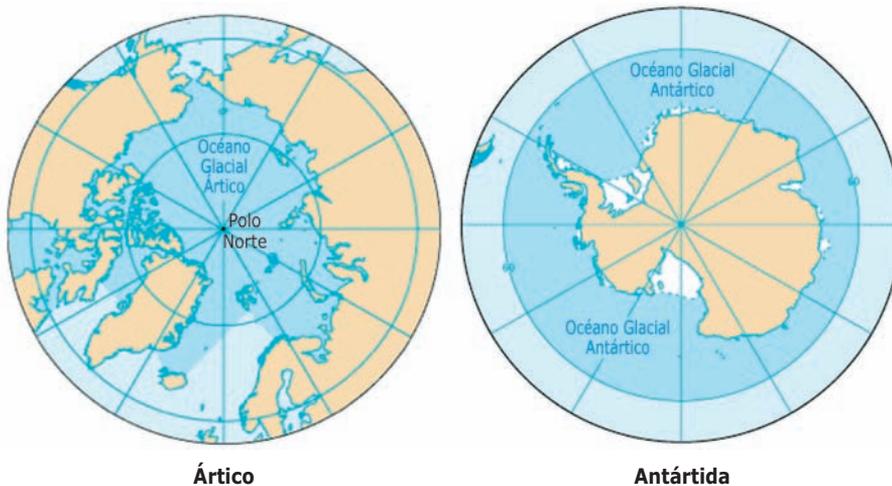
Los ecosistemas polares son los únicos en el océano que continúan estando dominados por la megafauna, diezmada en el resto de los mares del planeta. La prevalencia de estos grandes animales (cetáceos, pinnípedos, aves, etc.) en este tipo de ambientes se explica por varios factores, como la escasa presión del hombre sobre ellos (hace décadas soportaron, sin embargo, una presión importante, como consecuencia de la caza intensiva de ballenas en la Antártida, ahora regulada, y de la captura de focas en el Ártico, que aún continúa), las cortas cadenas tróficas de estos ecosistemas –debido a la presencia de productores primarios y herbívoros planctónicos de tamaño relativamente mayor al que domina en el resto de los océanos–, su elevada producción estival y la presencia de grandes plataformas de hielo utilizadas como hábitat por algunas de las especies que allí viven. En los ecosistemas polares, que pueden considerarse como los desiertos más inhóspitos del planeta, la producción primaria terrestre resulta mínima, lo que ha hecho que estén basados, prácticamente en su totalidad, en producción primaria marina. La estabilidad de estos medios y la supervivencia de su megafauna dependen, en gran medida, de la existencia de amplias placas de hielo, las cuales sirven como zona de cría para organismos clave en el ecosistema (por ejemplo, el krill en la Antártida), o como plataformas de caza, descanso y transporte para pingüinos, lobos de mar y focas leopardo en la Antártida, o para osos, focas, morsas y otros animales, incluido el hombre, en el Ártico.

Los ecosistemas ártico y antártico presentan importantes diferencias, derivadas de su configuración geográfica, que imponen fuertes contrastes en su funcionamiento y en su vulnerabilidad frente a impactos de origen humano. El ecosistema antártico se asienta en un continente que ocupa desde el Polo Sur hasta los 60-80° de latitud sur, y que se halla aislado de otros continentes por el océano Glacial Antártico (mapa 1); la Antártida se encuentra, por tanto, muy alejada de los territorios donde se desarrolla una actividad industrial significativa. Por el contrario, el ecosistema ártico se localiza en un océano central, el océano Glacial Ártico, situado entre el Polo Norte y los 70-80° de latitud norte, cubierto en su mayor parte de hielo y rodeado de continentes con extensas plataformas continentales, cercanos a zonas de alta actividad industrial (por ejemplo, Canadá, Estados Unidos, Rusia y Noruega; v. mapa 1).

Así pues, la Antártida se extiende en aguas libres de hielos durante gran parte del verano, mientras que el ecosistema polar ártico se despliega en gran medida bajo una gran plataforma de hielo; asimismo, los periodos de luz y oscuridad de los océanos Ártico y Antártico varían por la diferencia de casi 20° en las franjas latitudinales que ocupan en los correspondientes hemisferios, y su conexión con el océano global también es distinta, pues el océano Antártico colinda con el Pacífico, Atlántico e Índico, en tanto que las aguas del océano Ártico sólo se intercambian de forma significativa con las del Atlántico, con el que se comunican por el estrecho de Fram, ya que el flujo de aguas oceánicas con el Pacífico en el estrecho de Bering se ve entorpecido por plataformas someras (mapa 1).

Por otra parte, en el interior del círculo polar ártico se encuentran numerosas ciudades habitadas y se desarrollan importantes actividades comerciales e industriales, las cuales no existen en el interior del círculo polar antártico; a este respecto,

Mapa 1: Área ocupada por los océanos polares



conviene tener en cuenta que la proximidad a continentes habitados y a centros de actividad industrial es muy importante, porque determina la presión que soportan los ambientes polares.

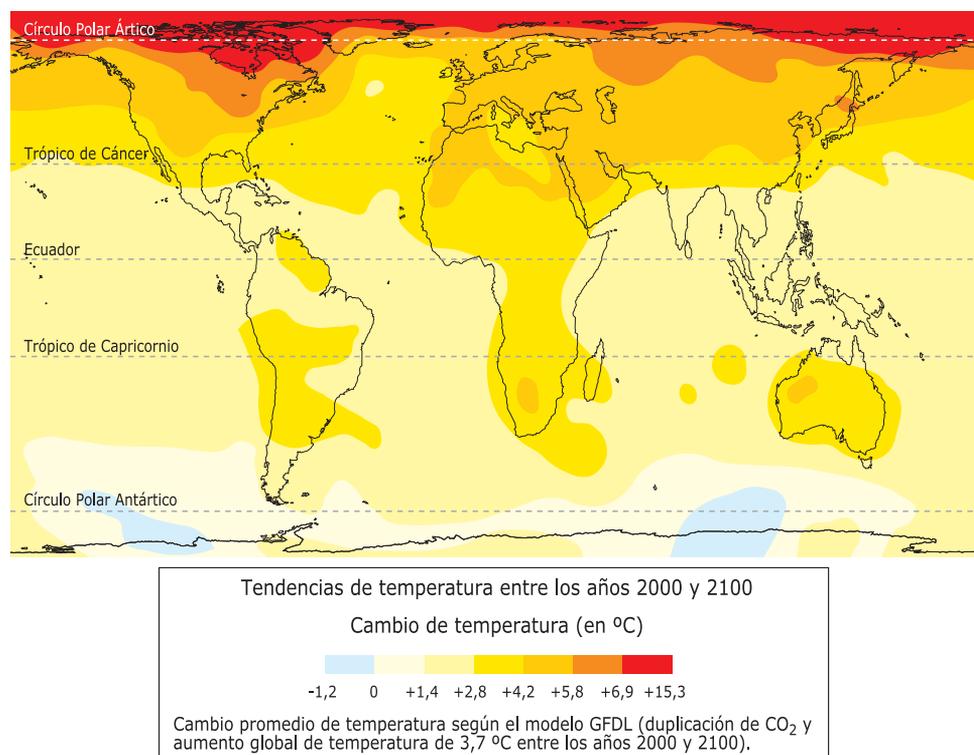
Otro tema fundamental radica en el notable calentamiento que están experimentando los ecosistemas polares. Este calentamiento resulta espectacular en el caso del Ártico, donde la pérdida de hielo es particularmente rápida (Vinnikov et al. 1999; Serreze, Holland y Stroeve 2007) y parece estar acelerándose, hasta el punto de que en un futuro próximo se plantea como escenario plausible un océano Glacial Ártico desprovisto de cobertura de hielo en verano (Serreze, Holland y Stroeve 2007). La Península Antártica también sufre de forma notable los problemas derivados del calentamiento y la pérdida de masas de hielo marino (Rignot et al. 2004), aunque aquí la pérdida es mucho menor y más localizada que en el Ártico.

Los efectos del calentamiento global sobre las zonas polares resultan ya tan evidentes y tienen consecuencias tan alarmantes, que han motivado en buena parte la declaración del nuevo Año Polar Internacional, en el marco del cual está previsto, entre otras cosas, investigar el ecosistema polar para poder predecir mejor su respuesta a los cambios ambientales, particularmente al calentamiento global. Uno de los fines principales del Año Polar Internacional consiste en incrementar el nivel de información de la sociedad en torno a las transformaciones que están ocurriendo en las regiones polares, objetivo al que contribuye esta obra.

Las emisiones de dióxido de carbono y otros gases invernadero derivadas de la actividad humana están generando un aumento de su concentración en la atmósfera que se predice pueda provocar una elevación en la temperatura global del planeta durante el siglo XXI cercana a los 4 °C (IPCC 2001). Los modelos de circulación global que se utilizan para pronosticar la evolución futura del clima apuntan a grandes diferencias regionales en las tasas de calentamiento, con algunas zonas que padecerán un calentamiento muy superior al calentamiento promedio y otras que experimentarán uno muy inferior. Estos modelos sugieren que el mayor calentamiento se apreciará en el Ártico, donde la temperatura podría aumentar hasta 9 °C (mapa 2); de hecho, los registros climáticos indican que el Ártico se ha venido calentando ya a un ritmo de 0,4 °C por década, dos veces más rápido que en el resto del planeta (IPCC 2001). En el hemisferio sur, por el contrario, se espera que el calentamiento sea prácticamente nulo (mapa 2).

Otros impactos asociados a la actividad humana son, sin embargo, mucho más intensos en la Antártida. Por ejemplo, el efecto de los compuestos químicos sintéticos volátiles sobre la ozonósfera resulta mayor en el hemisferio sur, lo que conduce al desarrollo de un agujero estacional en la capa de ozono que conlleva una exposición a niveles de radiación ultravioleta mucho más fuerte en el hemisferio sur que en el norte (v. capítulo 1). Igualmente, la caza de ballenas ha tenido secuelas muy importantes en el hemisferio sur, y sus consecuencias sobre el ecosistema antártico podrían ser más profundas de lo que hasta ahora se pensaba (v. capítulo 2).

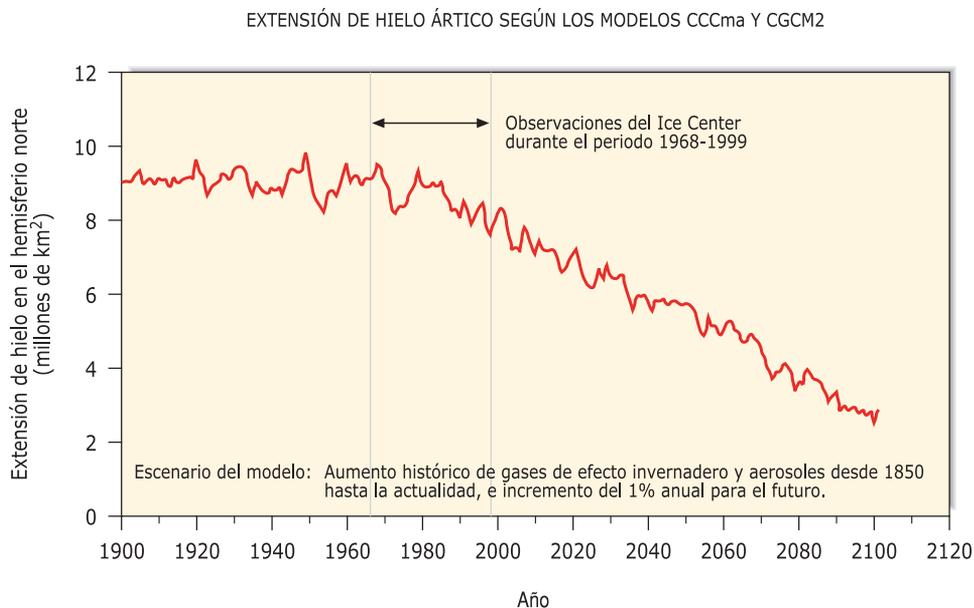
Mapa 2: Aumento predicho de la temperatura promedio para distintas regiones de la Tierra a lo largo del siglo XXI



Fuente: Geophysical Fluid Dynamics Laboratory, Universidad de Princeton.

El primer efecto del calentamiento global en los ecosistemas polares es la fusión de los casquetes polares. Resultados publicados en 2006 han revelado grandes pérdidas de hielo en el planeta. Por una parte, la placa de hielo antártico está perdiendo 152 km³ de hielo al año, lo que equivale a $0,4 \pm 0,2$ mm de aumento global anual del nivel del océano, con una disminución de cerca de 8.000 km² en la Península Antártica durante los últimos 50 años, coincidente con un calentamiento de cerca de 2 °C en esta región. Por otro lado, la mengua de la placa de hielo ártico se está acelerando, con tasas recientes de pérdida de la extensión de hielo estacional hasta 18 veces mayores que las de las últimas décadas, y con la constatación de una merma sin precedentes del espacio ocupado por el hielo perenne, que ha dado lugar a un mínimo histórico en la superficie invernal de hielo en marzo de 2006 (gráfico 1); además, en agosto de 2006 se observaron grandes grietas, de centenares de kilómetros de longitud, en el núcleo de hielo hasta ahora permanente del Ártico, que hacen prever un incremento en las pérdidas de esta masa. En Groenlandia, por su parte, el ritmo de desprendimiento de glaciares se ha duplicado en los últimos 5 años; asimismo, el descenso del hielo de la placa de Groenlandia se

Gráfico 1: Cambios observados durante el siglo XX en la superficie ocupada por el hielo marino en el hemisferio norte, y predicciones derivadas del calentamiento esperado en el Ártico a lo largo del siglo XXI



Fuente: National Snow and Ice Data Center, Estados Unidos.

ha quintuplicado, hasta alcanzar $239 \pm 23 \text{ km}^3$ de hielo perdido por año, lo que contribuye con 0,6 mm adicionales a la elevación anual del nivel global del mar. También se predice un aumento de la tasa de calentamiento, que, por ejemplo, en el Ártico ascenderá a 1,2 °C por decenio en las primeras décadas de este siglo, para alcanzar los 3 °C por década hacia finales del siglo XXI; la proyección de los cambios debidos al calentamiento global sobre la extensión de hielo ártico augura una rápida pérdida de hielo y una reducción de su superficie a menos de 3 millones de km^2 a finales del siglo XXI (gráfico 1), cifra tres veces inferior a la existente a principios del siglo XX (v. revisiones en Rignot y Thomas 2002; Rignot et al. 2004; Serreze, Holland y Stroeve 2007).

Todas estas pérdidas tienen importantes consecuencias climáticas y geopolíticas, pero la característica diferencial en este medio es que suponen, a la vez, una reducción del «hábitat», es decir, de la superficie de hielo de los océanos polares. Este libro contribuye a evaluar los efectos del calentamiento global sobre los ecosistemas polares –hasta ahora no suficientemente valorados–, a través del análisis –a cargo de algunos de los mejores expertos mundiales en este tipo de ambientes– del impacto derivado de la exposición de sus aguas a la radiación solar –asociada a la reducción de la cubierta de hielo–, incluyendo los elevados niveles de radiación

ultravioleta que recibe el ecosistema antártico; además, en esta obra se examina la respuesta al calentamiento global del ecosistema marino y, en particular, de la abundante e importante megafauna que vive en este entorno.

Este libro recoge los contenidos del segundo ciclo de debates organizado conjuntamente entre el Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) y la Fundación BBVA, en la Estación de Investigación Costera del Faro Cap Salines (Mallorca), con el objetivo de propiciar la reflexión acerca de los desafíos y descubrimientos científicos en el campo de la biodiversidad marina, y de sensibilizar a la sociedad respecto a la necesidad de conservar los océanos y las costas.

La obra ofrece, a través de las contribuciones de varios expertos de renombre internacional, una visión prospectiva sobre el impacto del calentamiento climático en los ecosistemas polares.

Agradezco la financiación y el apoyo de la Fundación BBVA, que ha hecho posible la organización del evento del que dimana esta obra y la edición de la misma. También quiero dar las gracias a José Manuel Reyero y sus colaboradores por la ayuda prestada en la edición del libro.

BIBLIOGRAFÍA

- IPCC (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE). *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)*. J.T. Houghton, Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. van der Linden y D. Xiaosu, eds. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- RIGNOT, E., y R.H. THOMAS. «Mass balance of polar ice sheets». *Science* 297 (2002): 1502-1506.
- RIGNOT, E., G. CASASSA, P. GOGINENI, W. KRABILL, A. RIVERA y R. THOMAS. «Accelerated ice discharge from the Antarctic Peninsula following the collapse of the Larsen B ice shelf». *Geophysical Research Letters* 31 (2004): L18401, doi: 10.1029/2004GL020697.
- SERREZE, M.C., M.M. HOLLAND y J. STROEVE. «Perspectives on the Arctic's shrinking sea-ice cover». *Science* 315 (2007): 1533-1536.
- VINNIKOV, K.Y., A. ROBOCK, R.J. STOUFFER, J.E. WALSH, C.L. PARKINSON, D.J. CAVALIERI, J.F.B. MITCHELL, D. GARRETT y V.F. ZAKHAROV. «Global warming and Northern Hemisphere sea ice extent». *Science* 286 (1999): 1934-1937.

ÍNDICE DE FOTOGRAFÍAS

Pág. 10:	Osos polares (<i>Ursus maritimus</i>) en la isla de Spitzbergen. © Jordi Bas	
Foto 1:	Oso polar (<i>Ursus maritimus</i>). © Juan Carlos Muñoz	14
Fotos 2-3:	Investigadores trabajando en el Ártico durante la campaña de investigación española ATOS-Ártico. © ATOS-Ártico	16

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

Mapa 1:	Área ocupada por los océanos polares	17
Mapa 2:	Aumento predicho de la temperatura promedio para distintas regiones de la Tierra a lo largo del siglo XXI	19
Gráfico 1:	Cambios observados durante el siglo XX en la superficie ocupada por el hielo marino en el hemisferio norte, y predicciones derivadas del calentamiento esperado en el Ártico a lo largo del siglo XXI	20

1. AUMENTO DE LA RADIACIÓN ULTRAVIOLETA: IMPACTO SOBRE LOS OCÉANOS POLARES

Susana Agustí

Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA)
Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC)-Universidad de las Islas Baleares (UIB)
Esporles, Mallorca, España



1.1. LA RADIACIÓN ULTRAVIOLETA Y LA CAPA DE OZONO TERRESTRE

HACE MÁS DE 3.000 MILLONES DE AÑOS, las cianobacterias que poblaban los océanos cambiaron la composición de la atmósfera, al producir oxígeno que se fue acumulando en la atmósfera y que al alcanzar la estratosfera se transformó en ozono. Así se explica actualmente el origen de la capa de ozono atmosférica, que, dada la capacidad de este gas para absorber la radiación ultravioleta (UV), permitió el desarrollo de la vida sobre la superficie del planeta Tierra.

Una vez en la estratosfera, el oxígeno se ve expuesto a la alta radiación solar que se recibe en las capas altas de la atmósfera. La elevada energía de la radiación ultravioleta recibida en la estratosfera desnaturaliza la molécula de oxígeno (O_2) en átomos de oxígeno (O), y los átomos de oxígeno reaccionan a su vez con moléculas de oxígeno formando ozono (O_3). La misma radiación ultravioleta disocia el ozono en átomos de oxígeno, que pueden volver a interactuar para formar oxígeno molecular y ozono, de modo que la formación del ozono en la estratosfera es un proceso muy dinámico. Este proceso se resume en una serie de ecuaciones, conocidas como ecuaciones de Chapman, que explican los fenómenos que ocurren en la estratosfera relativos a la formación y disociación de ozono y de moléculas y átomos de oxígeno. En la capa más exterior de la estratosfera, la de mayor altitud, predomina el oxígeno atómico, ya que la radiación solar es mucho más elevada (mayor disociación); en el interior de la estratosfera, sin embargo, la radiación solar ha sido más absorbida, por lo que prevalece la formación de ozono, que muestra su máxima concentración a unos 20 km de altitud; por su parte, en la capa más inferior de la estratosfera, la más cercana al suelo, la radiación ultravioleta es muy baja, ya que la capa de ozono la ha absorbido, y domina el oxígeno molecular, siendo muy escasa la formación de ozono.

La capa de ozono sigue protegiendo en la actualidad la superficie terrestre y de los océanos de este planeta de la alta radiación ultravioleta que se recibe sobre la atmósfera, ya que este gas absorbe la radiación comprendida entre 240 y 320 nm,

◀ **Foto 1.1: Icebergs y arco iris.** Este arco iris formado entre los hielos antárticos pone de manifiesto que la radiación solar está compuesta por bandas de diferente color y energía. La banda menos visible de esta radiación, pero la más energética, es la ultravioleta, cuya intensidad ha aumentado en los polos como consecuencia del deterioro de la capa de ozono.

la banda que incluye longitudes de onda de la radiación solar con alta energía que, de no ser por el ozono, traspasarían la atmósfera, lo que resultaría dañino para los organismos vivos. La ozonósfera es más delgada sobre el ecuador, donde el ozono tiene una concentración de aproximadamente 260 UD (unidades Dobson), y se engrosa hacia latitudes mayores, experimentando la mayor variación estacional en los polos, debido principalmente a que la radiación solar está ausente durante el invierno polar y a que ésta se recibe, sin embargo, durante más horas en los largos días de los veranos polares.

La extensión de la capa de ozono, su grosor y su dinámica estacional (v., p. ej., Solomon 1999; Staehelin et al. 2001) constituyen uno de los temas de estudio para los químicos atmosféricos, quienes vienen realizando, entre otros trabajos, mediciones regulares en distintos lugares del planeta, como la Antártida, el océano Glacial Ártico o la estación de la localidad suiza de Arosa, en la que se efectúan controles regulares desde 1926. Los instrumentos más utilizados para medir el ozono son el espectrofotómetro Dobson y los globos sonda, más actuales, que provistos de sensores son lanzados a la atmósfera, donde a medida que ascienden van calculando la variación con la altitud de la concentración de ozono. Los satélites TOMS (del inglés *total ozone mapping spectrometer*), de los que actualmente está operativo el Earth-Probe TOMS, junto con el instrumento OMI (del inglés *ozone monitoring instrument*), este último a bordo del satélite AURA, son equipos puestos en órbita por la NASA, muy útiles para obtener una visión global de la distribución del ozono sobre nuestro planeta. Los mapas de ozono construidos a partir de los datos enviados por estos satélites están disponibles para su consulta en las correspondientes páginas web de la NASA (jwocky.gsfc.nasa.gov/eptoms/ep.html y aura.gsfc.nasa.gov/instruments/omi/index.html).

1.2. LA CONTAMINACIÓN ATMOSFÉRICA Y EL DECLIVE DEL OZONO

Las ecuaciones de formación y destrucción del ozono descritas por S. Chapman en 1930 incluían exclusivamente el oxígeno y la radiación ultravioleta (v., p. ej., Solomon 1999; Dahlback 2002). Después del trabajo de Chapman se fueron describiendo otras sustancias, presentes de forma natural en la atmósfera, que actuaban combinándose con el ozono (O_3), del mismo modo que describían las ecuaciones de Chapman, es decir, disociándolo: $X + O_3 \rightarrow XO + O_2$, donde X puede ser H, NO, OH, Cl, I y Br. La presencia natural de estos compuestos en la atmósfera y su papel en la destrucción del ozono ayudaron a explicar que los niveles de ozono fueran más bajos de lo que se predecía únicamente como resultado de las reacciones del oxígeno y la radiación ultravioleta descritas por Chapman.

En 1970, el profesor P. Crutzen describió las reacciones de disociación del ozono en las que interviene el NO. Pero, además, Crutzen puso de manifiesto un problema: que las emisiones de óxido nitroso, un gas estable de larga vida producido por



Foto 1.2: Icebergs en la Antártida. Los modelos más optimistas predicen que los valores de ozono estratosférico no se van a recuperar hasta pasado el año 2050. En la Antártida, los días soleados y luminosos traen consigo actualmente una elevada radiación ultravioleta, que puede tener efectos negativos para el desarrollo de la vida.

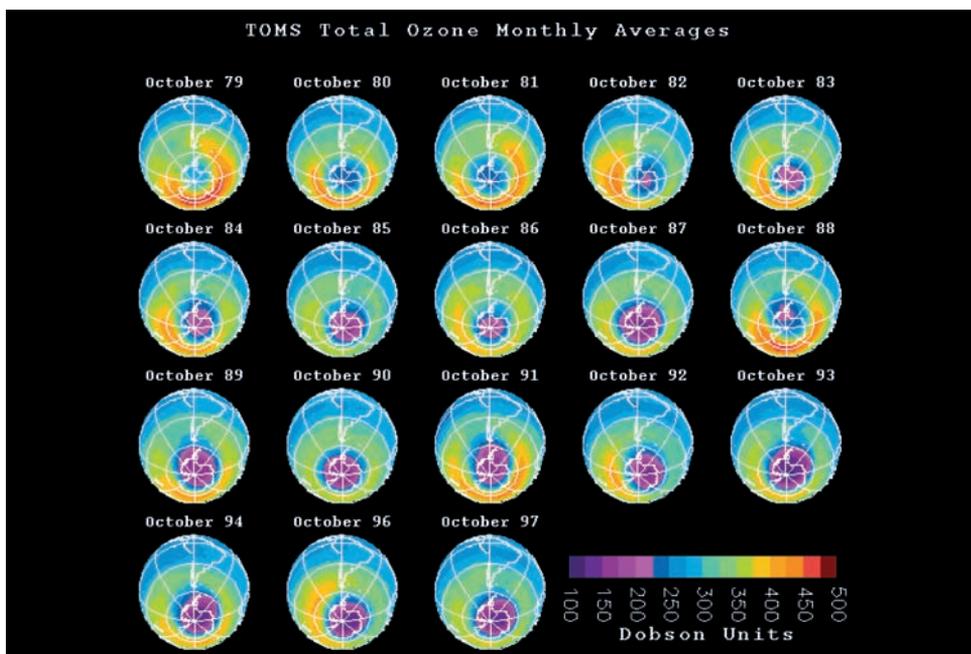
las bacterias del suelo, habían aumentado a raíz del uso de fertilizantes y podían dar lugar a un aumento del NO en la estratosfera, lo que conduciría a una reducción del ozono. A su vez, el propio Crutzen y, de manera independiente, H. Johnston identificaron que los vuelos de los aviones supersónicos contribuían también a las emisiones de NO. En 1974, Rowland y Molina describieron el papel del Cl atmosférico en las ecuaciones de disociación del O₃. Además indicaron que las emisiones de compuestos orgánicos halógenos del cloro (gases de larga vida, como los CFC utilizados en sistemas de refrigeración) podrían estar disminuyendo la concentración de ozono estratosférico. Al alcanzar la estratosfera, los CFC son disociados por la radiación UV, formándose Cl libre, que reacciona con el ozono, destruyéndolo. La teoría de Rowland-Molina fue muy discutida por la industria de aerosoles y halocarburos, que la calificó de «ciencia ficción». Sin embargo, otros investigadores añadieron pruebas de laboratorio y medidas de radicales de cloro en la atmósfera que apoyaban dicha teoría, relacionando los CFC con el deterioro del ozono. Las predicciones no eran muy optimistas: si continuaban las emisiones de CFC, la capa de ozono podría reducirse al 30-50% para el año 2050.

1.2.1. Un agujero de ozono sobre la Antártida

En los años ochenta, los científicos que estudiaban la capa de ozono en la estación británica de Halley, en la Antártida, constataron que la concentración de ozono disminuía; el descenso que midieron fue tan elevado, que pensaron que no podía deberse a una reducción real, sino a un fallo en las sondas. La llegada de nuevos instrumentos a la estación demostró que la concentración de ozono sobre la Antártida caía a valores alarmantemente bajos. En 1985, la revista *Nature* publicó el descubrimiento, por parte de Farman, Gardiner y Shanklin, del «agujero» de ozono antártico, llamado así por la enorme bajada detectada en la concentración de ozono estratosférico; este descenso se producía a finales de invierno y en primavera, y era máximo en octubre (mapa 1.1). Este descubrimiento supuso un aldabonazo para la comunidad científica, por las consecuencias que puede tener para la vida la pérdida de la capa de ozono.

El descenso en los valores de ozono no sólo se midió en la Antártida (v. p. ej., Dahlback 2002). Los datos enviados por los satélites también lo predecían, aunque estos

Mapa 1.1: Distribución de la concentración de ozono sobre la Antártida en el mes de octubre desde 1979 hasta 1997



El agujero de ozono sobre la Antártida queda bien reflejado en los mapas de distribución de la concentración de ozono (medida en unidades Dobson) construidos a partir de los datos del satélite TOMS de la NASA. En el mes de octubre se detecta sobre la Antártida la mínima concentración de ozono, la cual ha ido descendiendo notablemente desde 1984.

Fuente: NASA.

datos habían sido desechados por considerarlos erróneos, ya que la reducción en la concentración de ozono coincidió con la puesta en órbita del nuevo satélite TOMS. La serie temporal de mediciones de la capa de ozono realizadas sobre Arosa (Suiza), que registraba medidas desde el año 1926, mostraba a su vez una caída inequívoca en la concentración de ozono a partir de 1980, que ha seguido disminuyendo a una tasa aproximada de 2,9% por década. La conclusión fue que la ozonósfera se estaba deteriorando. A esto ayudó la constatación de que en otras latitudes estaba descendiendo la concentración de ozono. La serie temporal de Arosa indicaba que el ozono se había mantenido relativamente estable en la estratosfera durante largos periodos de tiempo. El deterioro de la capa de ozono era, por tanto, una realidad global. Mediante el tratado conocido como Protocolo de Montreal, firmado en 1987, los distintos Gobiernos acordaron reducir las emisiones de CFC, enormemente restringidas desde entonces. Crutzen, Molina y Rowland ganaron el Premio Nobel de Química en 1995 por su trabajo sobre el ozono estratosférico.

1.2.2. La situación actual: las predicciones y el calentamiento global

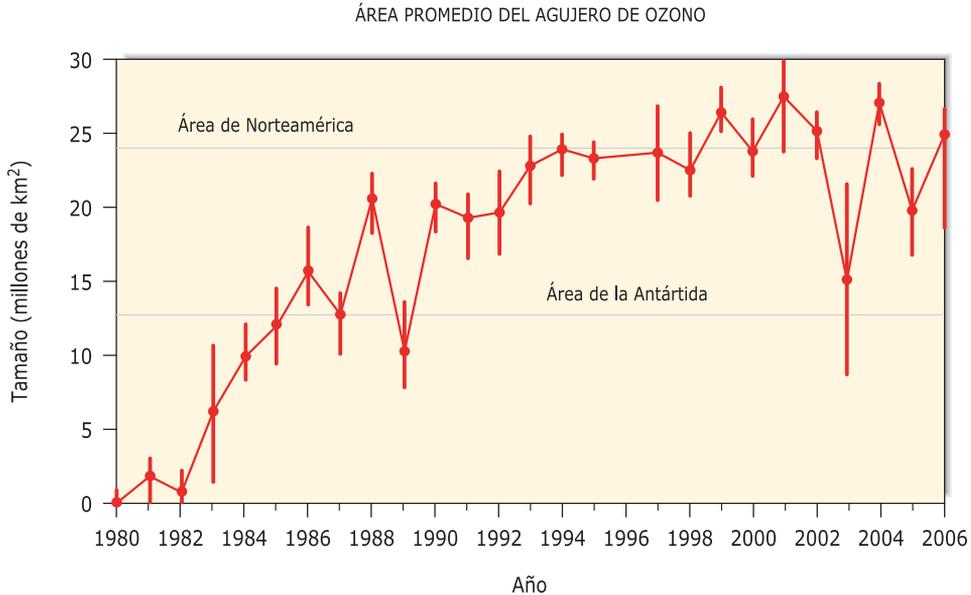
Tras el Protocolo de Montreal se consiguió detener el declive en la concentración de ozono estratosférico. Sin embargo, todavía no se han recuperado los niveles de este gas existentes en la estratosfera antes de comenzar dicho declive en los años setenta. Las predicciones actuales, basadas en el ritmo al que desaparecen los CFC de la atmósfera, indican que los niveles de ozono de los años sesenta o setenta no se recuperarán antes del 2050-2065 (Weatherhead y Andersen 2006). Si esto es así, el aumento de la radiación UV que incide sobre la superficie terrestre y oceánica se mantendrá durante al menos 80 años desde que comenzó el deterioro, lo que puede suponer un impacto considerable cuyas consecuencias son difíciles de pronosticar. Recientemente, las predicciones sobre la recuperación del ozono se han cuestionado (Shindell, Rind y Lonergan 1998; Weatherhead y Andersen 2006) por considerarse que existe una gran incertidumbre, debida, por un lado, a que se siguen emitiendo a la atmósfera sustancias contaminantes susceptibles de destruir el ozono –como el óxido nítrico y otros nuevos compuestos que van apareciendo cada año para distintos usos– y, por otro lado, al hecho de que el calentamiento global generado por la acumulación de gases de efecto invernadero en la atmósfera también puede estar influyendo sobre la falta de recuperación del ozono. El calentamiento de las capas bajas de la atmósfera tiene un efecto adverso sobre la capa de ozono, ya que la temperatura de la troposfera influye sobre la de la estratosfera: cuanto más calor se acumula en la troposfera, más se enfría la estratosfera; y cuanto más fría es la estratosfera, más ozono se pierde en esta capa (Shindell, Rind y Lonergan 1998).

Como resultado de todo ello, en las áreas polares y en latitudes intermedias no se ha recuperado la concentración de ozono, que muestra valores inferiores a los existentes antes de las emisiones de CFC. En las áreas polares, donde la concentración



Foto 1.3: Masas de hielo en aguas libres. El aumento de la radiación ultravioleta en los polos, especialmente elevada en la Antártida, está reduciendo la productividad biológica de sus aguas.

de ozono sufre una enorme estacionalidad, se sigue formando cada invierno-primavera un agujero de ozono, que tiene una dimensión enorme sobre la Antártida. El declive del ozono y la magnitud del agujero de ozono son mayores sobre la Antártida que sobre el océano Glacial Ártico. Esto se debe a que la concentración natural de este gas tiende a ser más baja sobre la Antártida que sobre el Ártico como consecuencia de las diferencias topográficas. El Ártico es un océano helado rodeado de continentes, mientras que la Antártida es un continente helado rodeado de océano. Esto tiene una gran importancia en la circulación atmosférica –incluida la de la estratosfera– que se genera sobre los dos polos. Al llegar el invierno, la falta de radiación solar en los polos provoca una disminución en la dinámica de producción-destrucción del ozono, cuya concentración puede entonces verse influida por la circulación de las masas atmosféricas. La falta de radiación solar da lugar a un enfriamiento del aire en los polos, de modo que se produce un fuerte gradiente de temperatura que origina una enérgica circulación del aire en dirección este-oeste, que circunda las áreas atmosféricas polares. Este torbellino, conocido como vórtex, impide que el aire rico en ozono de latitudes inferiores penetre en el interior, aislando la atmósfera sobre los polos. Pero mientras que el vórtex es muy fuerte sobre la Antártida, no lo es tanto sobre el océano Glacial Ártico, donde sufre frecuentes perturbaciones que permiten la penetración de aire rico en ozono procedente de latitudes inferiores. Por ello, aunque la concentración de ozono ha disminuido sobre el Ártico, no siempre se desarrolla un agujero de ozono sobre esta zona. Por

Gráfico 1.1: Evolución del tamaño del agujero de ozono sobre la Antártida desde 1979, cuando no existía, hasta el presente

El gráfico muestra la media durante el mes octubre de cada año del área del agujero de ozono antártico, identificado como las zonas donde su concentración no excede las 220 unidades Dobson. Las líneas verticales marcan las extensión mínima y máxima. Las líneas horizontales corresponden al área del continente antártico —a la que superó a partir de 1990— y a la de Norteamérica —a la que rebasa en la actualidad—.

el contrario, el agujero de ozono sobre la Antártida es persistente en la actualidad, con un mínimo en los valores de ozono en octubre, coincidiendo con la primavera austral. El agujero de ozono antártico mostró su dimensión máxima en octubre de 2006, según indican los registros realizados desde los años ochenta, cuando no existía (gráfico 1.1), y además se detectó un mínimo de concentración con respecto a los valores observados en los años anteriores, lo que ha constatado que sigue sin haber signos de recuperación de la capa de ozono.

El calentamiento global ya no es una predicción, sino que en la actualidad se ha convertido en una realidad. Este calentamiento está afectando enormemente a las áreas polares, las más sensibles a los cambios globales en la temperatura, como se explica en otros capítulos de este libro. Es importante tener en cuenta que la situación actual de disminución en los valores del ozono, que repercute especialmente sobre las áreas polares, implica que el impacto del calentamiento global y del deshielo en los polos está ocurriendo en un ambiente sometido a alta radiación UV. El impacto combinado de alta radiación UV, deshielo y aumento de la temperatura ambiente todavía se desconoce.

1.3. AUMENTO DE LA RADIACIÓN UV SOBRE LAS ÁREAS POLARES

Las condiciones climatológicas en las áreas polares son extremas para el desarrollo de la vida, no sólo en lo referente a las bajas temperaturas, sino también en lo relativo a la carencia de agua líquida, que determina que los polos sean zonas desprovistas de vegetación y las convierte en desiertos de hielo. Los océanos polares son, sin embargo, un medio menos extremo, con una menor variación de la temperatura, que en las aguas polares oscila entre aproximadamente +5 y -2,3 °C, lo que representa un ambiente más estable para la vida que el terrestre. Además, las aguas polares son muy ricas en nutrientes, lo que favorece la proliferación del plancton. Así, la vida en los polos se desarrolla en los océanos, siendo éstos la base de la alimentación de las aves y los grandes mamíferos que allí habitan. Por esta razón, los impactos sobre los océanos polares tienen grandes consecuencias para el desarrollo y mantenimiento de todo el sistema.

La evidencia del incremento de la radiación UV sobre los ecosistemas polares urge a cuantificar su impacto. Se estima que por cada 1% de reducción del ozono estratosférico aumentará un 1-2% la transmisión de luz ultravioleta B a la superficie terrestre (v. p. ej., Dahlback 2002). Sin embargo, para valorar el impacto de la radiación UV en estos ecosistemas, no sólo hay que considerar la radiación incidente, sino que es preciso conocer cuáles son las dosis efectivas que reciben los organismos y cuál es la sensibilidad de éstos a dicha radiación.

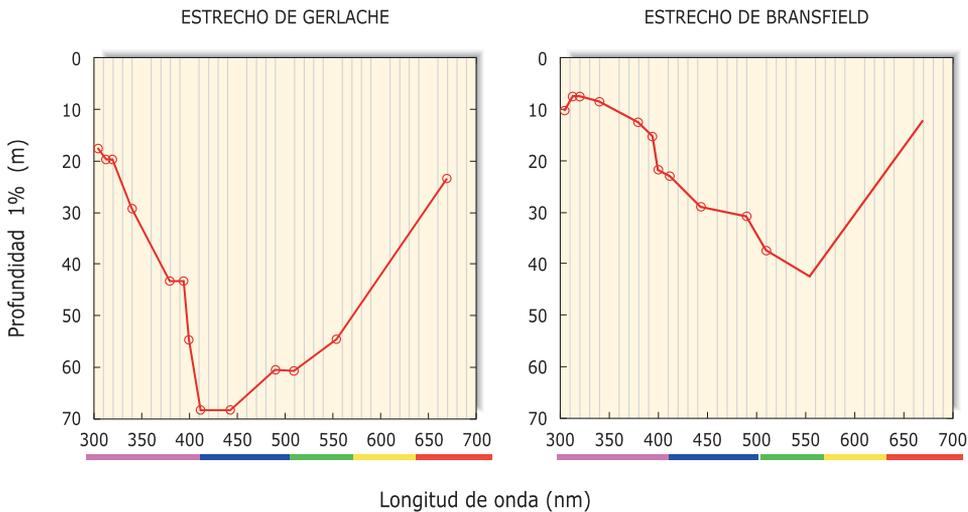
Diversos procesos de absorción y reflexión de la radiación UV pueden actuar generando una gran variación en las dosis recibidas en un lugar y por un organismo concreto. La intensidad de esta radiación varía con la inclinación solar y, por tanto, con la latitud, la estación del año y la hora del día, recibéndose el 60% entre las 10 y las 14 horas. La cobertura de nubes –que absorben la radiación ultravioleta– puede influir sobre las dosis, aunque hay que tener en cuenta que sólo las nubes muy densas representan un filtro efectivo, pudiendo penetrar hasta el 90% cuando la cobertura es poco densa. La concentración de aerosoles en la atmósfera también interviene, ya que éstos absorben la radiación UV. Las dosis de esta radiación varían asimismo con la altitud, incrementándose en un 10-12% con cada elevación de altitud de 1.000 m. A su vez, distintas superficies tienen distinta capacidad para reflejar la radiación ultravioleta; así, mientras que la Tierra refleja un 25%, la nieve puede reflejar hasta el 80% de la radiación UV incidente. Finalmente, la radiación ultravioleta penetra bajo el agua, por lo que puede tener igualmente un impacto importante sobre los organismos marinos.

La luz UV, al igual que la luz visible, es absorbida en los océanos por el agua, por las partículas en suspensión y por las sustancias disueltas, siendo los compuestos orgánicos de carbono los principales responsables de su atenuación submarina. Las longitudes de onda de la banda UVB, aunque contienen una mayor energía, se absorben más y penetran a menor profundidad que las de la banda UVA. Existen todavía pocas mediciones de la capacidad de penetración de la radiación UV en el

océano. Los equipos necesarios para su cuantificación bajo el agua son sofisticados y recientes, y aún hay pocos laboratorios con capacidad para evaluar la radiación ultravioleta submarina.

Las mediciones realizadas en aguas polares indican que la radiación UV puede penetrar bajo el agua hasta profundidades importantes, sobre todo en comparación con la radiación visible. Por ejemplo, durante la campaña oceanográfica española ICEPOS-2005, llevada a cabo en aguas antárticas durante el verano austral de 2005 a bordo del BIO (buque de investigación oceanográfica) Hespérides, se tomaron medidas de la radiación solar submarina en los mares de Weddell y Bellingshausen, así como en los estrechos de Bransfield, Gerlache y Antarctic. La extensión de la capa iluminada –que en oceanografía se calcula como la profundidad a la que se recibe el 1% de la luz que llega a la superficie del agua– variaba entre 10 y 70 m de profundidad en las aguas muestreadas durante el desarrollo de ICEPOS-2005. El 1% de la radiación ultravioleta penetraba entre 5 y 19 m de profundidad en la banda UVB (a 305 nm) y hasta 45 m en la banda UVA (380 nm) (gráfico 1.2). Esto significa que la radiación ultravioleta alcanza profundidades considerables en la capa iluminada de las aguas antárticas, estando presente hasta en el 50% de la extensión de la capa fótica, por lo que su impacto sobre los organismos acuáticos puede resultar significativo.

Gráfico 1.2: Profundidad (metros) a la que penetra la radiación solar en dos zonas del océano Glacial Antártico, medida durante la campaña oceanográfica española ICEPOS-2005



La línea roja representa la profundidad a la que llega el 1% de la radiación solar que se recibe en la superficie del océano, y muestra cómo varía en función de la banda del espectro (longitud de onda), identificada con los colores del espectro visible al que corresponde. Así, por ejemplo, el color violeta (300-400 nm) corresponde a la radiación en la banda ultravioleta.

Fuente: Datos de S. Agustí y M. Lladrés.

1.4. DAÑO INDUCIDO POR LA RADIACIÓN UV Y MECANISMOS DE PROTECCIÓN

La energía asociada a un fotón es inversamente proporcional a su longitud de onda; y cuanto más energía, mayor es la capacidad de daño que puede inducir la radiación UV. La banda UVC (200-280 nm) es la de mayor energía y, por tanto, la más dañina de la radiación UV; no obstante, aunque la concentración de ozono descendiera dramáticamente y la capa de ozono se redujera a unos pocos centímetros, la atmósfera todavía sería capaz de filtrar la totalidad de la radiación solar UVC incidente. La pérdida actual de ozono, sin embargo, es suficiente para ocasionar una disminución en la absorción de la luz UVB (280-315 nm), que es la banda ultravioleta principalmente absorbida por este gas, lo que ha generado un aumento de la radiación UVB que se recibe sobre la superficie terrestre. El ozono absorbe poco las bandas de mayor longitud de onda, como la banda UVA (315-400 nm), por lo que los cambios en la ozonósfera no tienen gran repercusión en la radiación UVA que llega a la Tierra. El problema para identificar la magnitud en el incremento de la radiación ultravioleta incidente sobre los océanos y ecosistemas polares proviene de la falta de datos, ya que los registros de radiación UV previos a la reducción de la capa de ozono son prácticamente inexistentes.

La radiación UVB posee una gran energía que actúa a nivel molecular, desnaturando numerosos compuestos orgánicos fundamentales para los organismos vivos. La radiación UVA se considera menos dañina, por tener menor energía, y además se le atribuye un papel importante como activador de diversos mecanismos de fotoprotección y reparación; sin embargo, puede provocar los mismos efectos perjudiciales que la luz UVB si se recibe a altas dosis.

Los daños inducidos por la radiación ultravioleta en los organismos son numerosos y diversos (v. p. ej., Roy 2000; Vincent y Neale 2000; Buma, Boelen y Jeffrey 2003; Banaszak 2003). La radiación UV desnatura el ADN de las células, molécula especialmente sensible a la luz ultravioleta, dada su capacidad de absorción en esta banda, lo que produce fallos en la transcripción y replicación, siendo capaz de generar mutaciones. También desnatura otros compuestos –como las proteínas, los pigmentos, etc.–, destruye las membranas celulares, inhibe la absorción de nutrientes por el plancton fotosintético, afecta a la movilidad y la orientación de los organismos acuáticos, inhibe la fotosíntesis y el crecimiento de los organismos planctónicos unicelulares, y causa muerte celular en el fitoplancton, lo que implica que la radiación UV puede constituir una fuente directa de pérdidas para las poblaciones de plancton (Llabrés y Agustí 2006). Además del daño directo, la radiación UV reacciona fuertemente con la materia orgánica disuelta en el océano y con otros compuestos químicos comunes en las aguas polares –como el nitrato–, lo que da lugar a la formación de las denominadas especies reactivas del oxígeno (ROS, del inglés *reactive oxygen species*). El radical hidroxilo (OH^\cdot) y el agua oxigenada (H_2O_2) son ROS, sustancias altamente reactivas y tóxicas para los organis-

mos vivos, ya que reaccionan con biomoléculas (proteínas, lípidos, ADN, etc.), modificándolas o destruyéndolas. Los ROS se forman en el agua e incluso dentro de las células de los organismos. Asimismo, la radiación UV puede aumentar el grado de toxicidad de determinados compuestos, como ocurre con algunos contaminantes persistentes, entre ellos los hidrocarburos policíclicos aromáticos, unos compuestos orgánicos derivados del petróleo cuya toxicidad se eleva tras su exposición a la radiación UV, en un proceso conocido como fototoxicidad o fotoactivación (Banaszak 2003).

Los organismos superiores tienen una mayor capacidad de generar estructuras para evitar el daño ocasionado por la exposición a la radiación UV. Sin embargo, no escapan a sus efectos dañinos. Muchos invertebrados marinos, que poseen caparazones y estructuras duras y altamente protectoras, carecen de ellos en sus estadios de huevos o larvas y, al igual que las larvas de los vertebrados acuáticos, resultan muy sensibles a la radiación UV en estas etapas. En vertebrados acuáticos, como los peces, también se han descrito daños promovidos por la radiación UV. Por ejemplo, se han detectado cataratas propiciadas por la radiación UV en los ojos de algunos peces. Además se han identificado quemaduras solares en la piel, comunes en peces de alta montaña o que crecen en jaulas de acuicultura, pues se ven sometidos a una mayor exposición a la radiación UV; estas quemaduras, aunque no son mortales en sí mismas, elevan enormemente en los peces la probabilidad de padecer infecciones, lo que puede ocasionarles la muerte, por efecto indirecto de la radiación UV (v., p. ej., Zagarese y Williamson 2000; Leech y Johnsen 2003).

Aunque actualmente exacerbada, debido a la reducción del ozono, la exposición a ciertos niveles de UV es natural para los organismos que habitan la Tierra desde el inicio de la vida. Millones de años de evolución han permitido que las especies desarrollen mecanismos para minimizar los efectos nocivos de la radiación UV, que serán eficientes a determinados niveles de radiación y en determinadas dosis de exposición.

1.4.1. Cómo evitar la exposición a la radiación UV: las migraciones del plancton

En los océanos solamente recibe radiación solar la capa superficial, y esta capa fótica alcanza una profundidad máxima de 200 m en las aguas más transparentes del planeta. Es decir, la zona oscura del océano representa miles de metros y constituye un refugio seguro para los organismos frente a la radiación UV. Así pues, uno de los mecanismos de protección que pueden utilizar las especies acuáticas consiste en evitar la exposición a la radiación UV (v., p. ej., Leech y Johnsen 2003). En los organismos acuáticos resultan comunes las migraciones en la columna de agua y otros comportamientos similares que responden a la luz. Por ejemplo, el

zooplancton realiza migraciones diarias a la zona oscura de la columna de agua y sólo sube a comer durante la noche a la capa superficial, donde crece el plancton fotosintético. Estas migraciones en la columna de agua son tan comunes y extendidas, que se han desarrollado numerosos comportamientos de predación asociados a las migraciones. Muchas especies acuáticas están provistas, por tanto, de receptores para detectar la luz y la radiación ultravioleta, con comportamientos fototácticos, negativos o positivos, e incluso poseen lo que se conoce como visión de UV. Numerosos organismos, entre ellos los peces, tienen visión en longitudes de onda de la banda UVA y UVB, lo que parece útil para la navegación y la comunicación, así como para la identificación de las presas, especialmente de aquellas que se han enriquecido en sustancias protectoras frente a la radiación UV, las cuales son absorbidas en grandes cantidades en estas bandas. La visión de UV, sin duda, también ayuda a identificar y evitar las profundidades donde penetran las longitudes de onda dañinas de la banda ultravioleta del espectro solar (Leech y Johnsen 2003).

1.4.2. Sistemas de protección y reparación

No todos los organismos acuáticos poseen movilidad ni capacidad para elegir su posición en la columna de agua. Éste es el caso del plancton fotosintético, que tiene necesidad de absorber la luz en el rango visible para realizar la fotosíntesis y está obligado a permanecer en la capa del océano iluminada y expuesta a la radiación solar y a sus bandas de radiación UV. Para estos organismos (foto 1.4), la única defensa consiste en desarrollar mecanismos de protección, los cuales resultan muy variados (v., p. ej., Roy 2000; Banaszak 2003) tras años y años de evolución.

1.4.2.1. ESTRUCTURAS CELULARES PROTECTORAS O «SOMBRILLAS»

Son mecanismos de protección de naturaleza física, que incluyen la producción de distintas estructuras que evitarían la penetración de la radiación ultravioleta, actuando como barreras. Entre estas estructuras se encuentra, por ejemplo, el mucus segregado por algunas microalgas, como *Phaeocystis pouchetii*, cuya función es unir las células en colonias, pero que a la vez refleja e impide la penetración de la radiación UV (Banaszak 2003). Otras estructuras se fundamentan en la creación de paredes celulares especiales o en la formación de cristales en el exterior de la célula, e incluso algunas variaciones en la forma o la disposición de los cristales que integran la pared celular pueden resultar beneficiosas para reflejar la radiación UV. Por ejemplo, los holococolitos (microalgas planctónicas) disponen de unas estructuras cristalinas en su cubierta de calcita que, según se ha descrito recientemente, reflejan de modo eficiente la radiación UV (Quintero-Torres et al. 2006) y evitan así que penetre en el interior de la célula, protegiéndola.

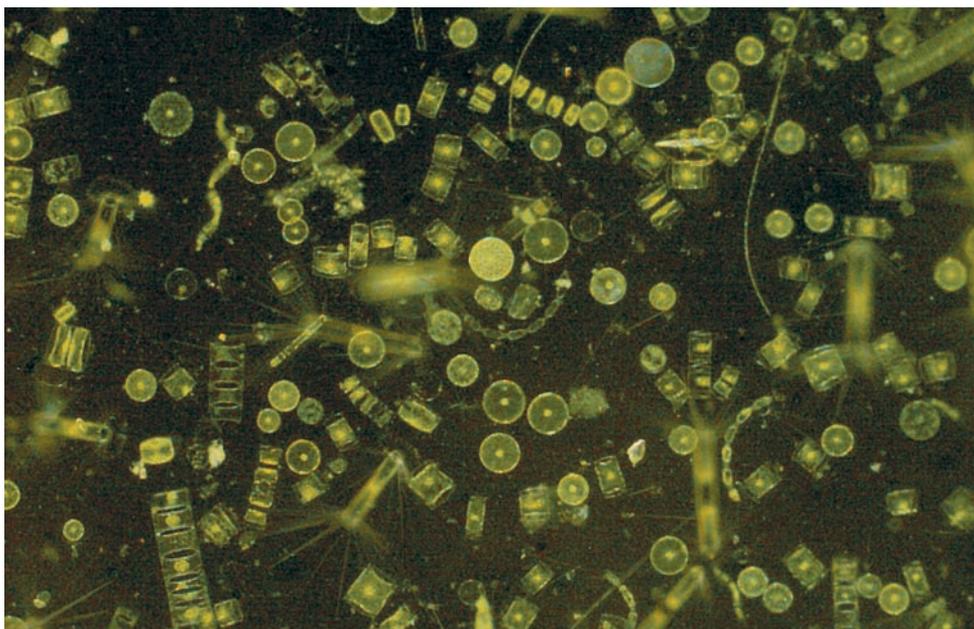


Foto 1.4: Una muestra de fitoplancton antártico dominado por diversas especies de diatomeas, observado al microscopio de contraste (x100 aumentos)

1.4.2.2. PRODUCCIÓN DE «FILTROS SOLARES»

Se trata de uno de los mecanismos de protección más importantes y está basado en la producción, por parte de las células del fitoplancton, de sustancias químicas que absorben la radiación ultravioleta y protegen de esta forma las células frente a sus efectos dañinos (Roy 2000; Banaszak 2003). Uno de los filtros solares más importantes son los aminoácidos tipo micosporina, una sustancia con función de protección solar producida por los hongos. Estos aminoácidos son hidrosolubles y poseen un máximo de absorción a 320 nm, es decir, entre las bandas de la luz ultravioleta B y A, aunque se pueden sintetizar distintos tipos con capacidad de absorción en el rango 309-360 nm. Sólo las bacterias, los hongos y las algas tienen capacidad para sintetizarlos, pero estos compuestos se pueden traspasar a otros organismos que se alimentan de las algas del plancton y acumularse en los predadores, los cuales se benefician así de su función de filtro solar y la transmiten a la cadena trófica.

Existen otros pigmentos también importantes que ejercen de filtros solares. Uno de ellos es la escitonemina, segregada por las cianobacterias que crecen en la placa de hielo en los polos y que queda adherida a la superficie de las células, formando una película mucosa que actúa como un filtro solar muy potente. Otros pigmentos, como la melanina, protegen de la radiación UV, y, aunque no son sintetizados por las algas, sí lo son por algunos organismos del zooplancton, como se ha descrito para los cladóceros del océano Glacial Ártico.

Muchas de estas sustancias con capacidad de «filtro solar» son copiadas por la industria para su utilización en diversas aplicaciones.

1.4.2.3. ANTIOXIDANTES

Un efecto indirecto de la radiación ultravioleta es la toxicidad de los ROS, que se forman por acción de la radiación UV sobre moléculas de sustancias orgánicas o del oxígeno presentes en el agua o en las propias células. Estos fotoproductos tóxicos pueden hacer más daño a las células que la propia radiación UV por sí misma. Los productos fototóxicos son neutralizados por una serie de agentes antioxidantes (Roy 2000; Banaszak 2003), entre los que se incluyen sustancias como el ascorbato, las enzimas limpiadoras y los carotenoides. Todos estos compuestos actúan como atrapa-oxidantes, pues al combinarse con los radicales libres de los ROS neutralizan sus efectos. La abundancia de antioxidantes en los organismos está relacionada directamente con la exposición a la radiación UV, y su concentración aumenta cuando las dosis de radiación UV se incrementan.

Los carotenoides son pigmentos sintetizados exclusivamente por los organismos fotosintéticos, y, por tanto, también por el plancton fotosintético, pero que pueden ser acumulados en las especies que se alimentan de fitoplancton. Así, algunos copépodos (pequeños crustáceos que forman parte del zooplancton) son transparentes o están coloreados de rojo por acumulación de carotenoides, dependiendo de si han adquirido o no estos compuestos en la dieta; los copépodos coloreados son más resistentes a la radiación UV que los transparentes. Las algas que crecen sobre el hielo y la nieve los tiñen de un típico color rojizo, debido a que contienen grandes cantidades de pigmentos carotenoides para protegerse de la fuerte radiación solar que se refleja en estas superficies.

1.4.2.4. SISTEMAS DE REPARACIÓN

Los sistemas de fotoprotección no resultan infalibles, y, dado que no todos los perjuicios resultantes de la exposición a la radiación ultravioleta se pueden evitar, los organismos vivos también han desarrollado importantes sistemas para reparar el daño ocasionado por los rayos UV en sus células (v., p. ej., Vincent y Neale 2000; Buma, Boelen y Jeffrey 2003; Banaszak 2003). Así, existen sistemas de reparación de las proteínas, inducidos cuando las células se ven expuestas a la luz ultravioleta; también se considera que acelerar la renovación de las proteínas es un mecanismo para eliminar las proteínas dañadas y sustituirlas por otras nuevas. Sin embargo, los principales son los sistemas de reparación del ADN (v., p. ej., Vincent y Neale 2000; Buma, Boelen y Jeffrey 2003), molécula de gran importancia para el funcionamiento de las células. Los daños al ADN causados por la radiación ultravioleta se traducen principalmente en la alteración química de sus bases,

y uno de los más comunes es el derivado de la formación de dímeros de pirimidinas adyacentes, que dan lugar a los fotoproductos conocidos como CPD (del inglés *cyclobutane pyrimidine dimers*), los cuales representan entre el 50 y el 80% de los fotoproductos inducidos por la radiación UV en el ADN. Los CPD no son mutagénicos, pero bloquean la replicación. Existen dos sistemas principales de reparación: la fotorreactivación –que actúa estimulada por la luz azul y la luz ultravioleta A– y la reparación oscura –que es independiente de la luz–. En ambos sistemas se sintetizan enzimas que operan sobre los daños. La fotoliasa, por ejemplo, identifica los CPD y utiliza la energía luminosa para reparar las bases. El sistema de reparación en la «oscuridad» precisa sintetizar una serie de enzimas de la replicación que actúan sobre las zonas dañadas para identificarlas, hacer una incisión en la cadena, sintetizar la secuencia correcta y pegarla en la zona lesionada cortando la secuencia dañada. Estos sistemas de reparación se hallan en todos los tipos de células, tanto eucariotas como procariotas, y han evolucionado hasta convertirse en muy importantes en las células de los mamíferos; así, por ejemplo, se calcula que una célula humana sufre unas 500.000 lesiones al día en su molécula de ADN, las cuales son reparadas por estos sistemas.

1.5. IMPACTO DEL AUMENTO DE LA RADIACIÓN UV SOBRE LOS OCÉANOS POLARES

El impacto del incremento de la radiación UV sobre los océanos polares depende de las dosis recibidas y del grado de efectividad de los sistemas de protección y reparación del daño, los cuales no son comunes a todos los organismos, sino que diferentes especies presentan distintos sistemas y, por tanto, muestran distinta sensibilidad a la radiación UV, en función de la eficacia de dichos sistemas. Además, la utilización de estos sistemas supone un coste energético y nutritivo para las especies.

Como consecuencia de lo anterior, la radiación ultravioleta tiene un impacto considerable sobre los océanos polares, en especial sobre la Antártida, el área polar susceptible de recibir mayor radiación. Este impacto se ha demostrado en diversos estudios.

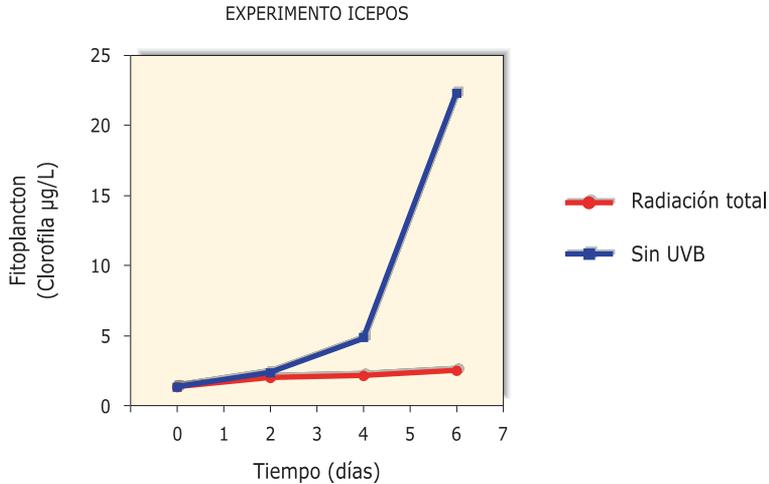
La radiación UV inhibe la fotosíntesis y, por ende, la producción de plancton fotosintético. Smith et al. calcularon en 1992 que el aumento de la radiación UV sobre las aguas antárticas era responsable de una reducción del 6-12% de la producción primaria. Y dado que la producción primaria constituye la base de la cadena trófica, esta disminución puede tener consecuencias sobre la producción total en la Antártida. Sin embargo, desde que se publicó ese estudio, en 1992, la concentración de ozono ha seguido descendiendo, con un agujero de ozono en octubre de 2006 que se ha incrementado un 25% respecto al existente a principios de los noventa, por lo que urge una revisión de los porcentajes de reducción en la producción antártica estimados por Smith et al. (1992).

El impacto de la radiación UV en el plancton antártico también se ha detectado mediante la presencia de CPD en el ADN de muestras naturales, donde se han encontrado estos compuestos en organismos planctónicos incluso a profundidades mayores de 20 m. La acumulación de CPD se ha descubierto igualmente en las algas que crecen bajo el hielo marino (Buma, Boelen y Jeffrey 2003). Se ha comprobado, además, que el daño al ADN se manifiesta a lo largo del verano austral en la Antártida tanto en el fitoplancton como en el bacterioplancton (Buma, De Boer y Boelen 2001).

Así pues, la radiación UV debe de ejercer un control sobre el desarrollo de las poblaciones de fitoplancton. Esto último lo comprobamos recientemente en experimentos realizados con fitoplancton antártico en el marco del proyecto español ICEPOS. Los experimentos se llevaron a cabo en la Base Antártica Española Juan Carlos I, situada en la isla de Livingston (archipiélago de las Shetland del Sur, océano Glacial Antártico) durante el verano austral de 2003-2004. Consistían simplemente en incubar muestras de agua de la superficie del mar de Bahía Sur, frente a la base española, muestras que contenían las poblaciones naturales de plancton y que se incubaban en botellas de 2 litros herméticamente cerradas y sumergidas en grandes tanques en los que se hacía circular el agua de la bahía. De esta forma se mantenían las condiciones de temperatura del agua y de radiación solar recibida por el plancton en Bahía Sur. Las botellas de incubación eran, sin embargo, de materiales con distinta transparencia a la radiación solar: se emplearon botellas de cuarzo –que son transparentes a toda la radiación ultravioleta y visible, y dejan pasar toda la radiación solar que recibe el plancton bajo el agua– y botellas de plástico policarbonato –que son opacas a la radiación UVB, es decir, simulaban un ambiente en el que se había eliminado la banda del espectro correspondiente a la radiación UVB–. Los resultados demostraron que la luz ultravioleta ejerce un enorme control sobre la abundancia de plancton (gráfico 1.3). Las poblaciones que se incubaron en cuarzo no sufrieron cambios significativos en su abundancia, pero el plancton que crecía en botellas de policarbonato –que filtraban toda la radiación UVB– aumentó su abundancia más de 15 veces en solamente 6 días (gráfico 1.3). Estos experimentos ponen de manifiesto que la radiación UVB está controlando de forma significativa la abundancia del plancton fotosintético antártico, y esta radiación evita que se alcancen las biomásas esperables por las altas concentraciones de nutrientes presentes en las aguas antárticas.

Otro impacto importante del incremento de la radiación UV es el que se espera ejerza sobre la diversidad, ya que un aumento continuado inhibirá el desarrollo de las especies poco resistentes frente a las que sean más resistentes. Esto, a su vez, puede tener consecuencias sobre la cadena trófica, alterando por tanto la eficiencia en la transmisión de materia a los predadores e incluso haciendo variar las especies que se desarrollarán en otros estratos de la cadena trófica (Keller et al. 1997).

Gráfico 1.3: Resultado de los experimentos realizados para conocer el impacto de la radiación ultravioleta sobre las poblaciones de fitoplancton de Bahía Sur, en la isla de Livingston, perteneciente al archipiélago antártico de las Shetland del Sur



El plancton recogido en el experimento y expuesto a toda la radiación solar —que incluye tanto la luz visible como la luz ultravioleta— no aumentó su abundancia, medida como cambios en la concentración de clorofila, que permaneció en valores similares a los observados en la bahía. Sin embargo, cuando se eliminó la radiación UVB mediante el uso de filtros especiales (línea azul), la abundancia de plancton se incrementó (en el ensayo se multiplicó por más de 15 en sólo 6 días). Los experimentos se llevaron a cabo en la Base Antártica Española Juan Carlos I, situada en la isla de Livingston, durante el desarrollo del proyecto antártico español ICEPOS, dirigido por Carlos M. Duarte.

Fuente: Datos de M. Llabrés y S. Agustí.

La luz ultravioleta también afecta a las macroalgas que dominan la producción primaria en los fondos marinos del océano Glacial Ártico y de la Antártida, organismos vitales para los ecosistemas costeros. En las poblaciones polares de macroalgas —al igual que en el fitoplancton— se han detectado impactos diversos, como inhibición de la fotosíntesis o daños al ADN (v., p. ej., Bischof, Hanelt y Wiencke 2002). Sin embargo, la capacidad de protección de estos organismos y su facultad para adaptarse a un ambiente con mayor radiación UVB se consideran muy superiores a las del fitoplancton, y se ha comprobado que algunas macroalgas, aunque sufren un daño inicial, consiguen adaptarse eficientemente, aumentando, por ejemplo, la producción de filtros solares como los aminoácidos tipo micosporina (Bischof, Hanelt y Wiencke 2002). No obstante, todavía no existen datos que cuantifiquen el impacto del incremento de la radiación UVB sobre la producción y biomasa de estos organismos en los polos. Experimentos de laboratorio han demostrado que la radiación ultravioleta limita el crecimiento y la capacidad de ampliar la biomasa de las macroalgas, pero no se han realizado experimentos similares en condiciones naturales en las poblaciones polares. Por esta razón, aún es difícil valorar su impacto sobre el crecimiento y la biomasa de este grupo de productores primarios (Bischof, Hanelt y Wiencke 2002).



Foto 1.5: Pingüinos de Adelia (*Pygoscelis adeliae*). Los organismos vivos que residen en los polos se verán obligados a aumentar sus sistemas de defensa para compensar los efectos negativos del incremento de la radiación ultravioleta a causa de la reducción de la capa de ozono.

Asimismo, la luz ultravioleta deja sus secuelas sobre los organismos no fotosintéticos. Las bacterias marinas, importantes para utilizar y regenerar la materia orgánica, sufren mortalidad en la Antártida cuando están sometidas a radiación UVB (Helbling et al. 1995). Pero también otros organismos superiores se ven aquejados por el impacto de los rayos UV en los océanos polares. Organismos vertebrados o invertebrados, como peces o crustáceos, que de adultos tienen una gran capacidad para evitar y resistir los efectos dañinos de la radiación ultravioleta, son sin embargo extremadamente sensibles en sus estadios de huevos o larvas. Tanto en la Antártida como en el océano Glacial Ártico se ha demostrado en diversos estudios la sensibilidad de huevos y larvas de peces y crustáceos. En las aguas situadas al norte del círculo polar ártico, muy productivas y de gran riqueza pesquera, se ha confirmado la presencia de CPD en los huevos y larvas de bacalao de Noruega y de Canadá (Browman y Vetter 2002). Además, mediante experimentos se ha comprobado la capacidad de los rayos UVB para inducir una importante mortalidad en los huevos y larvas del bacalao ártico, con el resultado de todos los huevos muertos después de cuatro días de exposición a niveles naturales de radiación UVB en las aguas del norte de Noruega (70° de latitud norte), y con todas las larvas muertas después de seis días; en los tratamientos sin radia-

ción UVB, porque se había filtrado, no se incrementó la mortalidad ni de huevos ni de larvas (Browman y Vetter 2002). Igualmente, en los huevos del pez hielo en la Antártida y en larvas de otros organismos, como el krill, se ha descubierto la inducción de daño al ADN (Malloy et al. 1997), medido mediante detección de presencia de CPD. El grado de daño en los huevos de peces se correlaciona con la radiación UVB incidente (Malloy et al. 1997). Aunque no se conoce el nivel de estrés inducido en el krill, sí que se identifica el aumento de la radiación UVB como posible responsable de disminuir la incorporación anual de individuos nuevos a la población de peces y de zooplancton en la Antártida (Malloy et al. 1997). Es decir, no sólo se espera un descenso de la productividad polar debido a la reducción en la producción de microalgas planctónicas, sino también como consecuencia del efecto directo de la radiación ultravioleta sobre los consumidores a distintos niveles tróficos oceánicos. El impacto derivado del incremento de la radiación ultravioleta sobre los océanos polares en el escenario actual del calentamiento global provocará que ésta pase a ser un factor dominante en el control de la producción biológica, en el estrés de los organismos y en el funcionamiento de los ecosistemas polares.

BIBLIOGRAFÍA

- BANASZAK, A.T. «Photoprotective physiological and biochemical responses of aquatic organisms». En E.W. Helbling y H. Zagarese, eds. *UV Effects in Aquatic Organisms and Ecosystems*. Cambridge: Royal Society of Chemistry, 2003. 329-356.
- BISCHOF, K., D. HANELT y C. WIENCKE. «UV radiation and Arctic marine macroalgae». En D. Hessen, ed. *UV Radiation and Arctic Ecosystems*. Berlín-Heidelberg: Springer-Verlag, 2002. 227-243.
- BROWMAN, H.I., y R.D. VETTER. «Impacts of ultraviolet radiation on crustacean zooplankton and ichthyoplankton: Case studies from subarctic marine ecosystems». En D. Hessen, ed. *UV Radiation and Arctic Ecosystems*. Berlín-Heidelberg: Springer-Verlag, 2002. 261-304.
- BUMA, A.G.J., M.K. DE BOER y P. BOELEN. «Depth distributions of DNA damage in Antarctic marine phyto- and bacterioplankton exposed to summertime ultraviolet radiation». *Journal of Phycology* 37 (2001): 200-208.
- BUMA, A.G.J., P. BOELEN y W.H. JEFFREY. «UVR-induced DNA damage in aquatic organisms». En E.W. Helbling y H. Zagarese, eds. *UV Effects in Aquatic Organisms and Ecosystems*. Cambridge: Royal Society of Chemistry, 2003. 291-327.
- DAHLBACK, A. «Recent changes in surface solar ultraviolet radiation and stratospheric ozone at a high Arctic site». En D. Hessen, ed. *UV Radiation and Arctic Ecosystems*. Berlín-Heidelberg: Springer-Verlag, 2002. 3-22.
- FARMAN, J.C., B.G. GARDINER y J.D. SHANKLIN. «Large losses of total ozone in Antarctica reveal seasonal ClO_x/NO_x interaction». *Nature* 315 (1985): 207-210.
- HELBLING, E.W., E.R. MARGUET, V.E. VILLAFANE y O. HOLMHANSEN. «Bacterioplankton viability in Antarctic waters as affected by solar ultraviolet-radiation». *Marine Ecology Progress Series* 126 (1995): 293-298.

- KELLER, A.A., P. HARGRAVES, H. JEON, G. KLEIN-MACPHEE, E. KLOS, C. OVIATT y J. ZHANG. «Effects of ultraviolet-B enhancement on marine trophic levels in a stratified coastal system». *Marine Biology* 130 (1997): 277-287.
- LAURION, I., y W.F. VINCENT. «Cell size versus taxonomic composition as determinants of UV-sensitivity in natural phytoplankton communities». *Limnology and Oceanography* 43 (1998): 1774-1779.
- LEECH, D.M., y S. JOHNSEN. «Behavioral responses – UVR avoidance and vision». En E.W. Helbling y H. Zagarese, eds. *UV Effects in Aquatic Organisms and Ecosystems*. Cambridge: Royal Society of Chemistry, 2003. 455-481.
- LLABRÉS, M., y S. AGUSTÍ. «Picophytoplankton cell death induced by UV radiation: evidence for oceanic Atlantic communities». *Limnology and Oceanography* 51 (2006): 21-29.
- MALLOY, K.D., M.A. HOLMAN, D.L. MITCHELL y H.W. DIETRICH. «Solar UV-B induced DNA damage and photoenzymatic DNA repair in Antarctic zooplankton». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94 (1997): 1258-1263.
- MOLINA, M.J., y E.S. ROWLAND. «Stratospheric sink for chlorofluoromethanes: chlorine atom catalysed destruction of ozone». *Nature* 249 (1974): 810-812.
- QUINTERO-TORRES, R., J.L. ARAGÓN, M. TORRES, M. ESTRADA y L. CROS. «Strong far-field coherent scattering of ultraviolet radiation by holococcolithophores». *Physical Review* 74 (2006): 032901-1-4.
- ROY, S. «Strategies for the minimisation of UV-induced damage». En S.J. de Mora, S. Demers y M. Vernet, eds. *The Effects of UV Radiation in the Marine Environment*. Cambridge: Cambridge Environmental Chemistry Series, 2000. 177-205.
- SALO, H.M., E.I. JOKINEN, S.E. MARKKULA y T.M. AALTONEN. «Ultraviolet B irradiation modulates the immune system of fish (*Rutilus rutilus*, Cyprinidae). II. Blood». *Photochemistry and Photobiology* 71 (2000): 65-70.
- SHINDELL, D.T., D. RIND y P. LONERGAN. «Increased polar stratospheric ozone losses and delayed eventual recovery owing to increasing greenhouse-gas concentrations». *Nature* 392 (1998): 589-592.
- SMITH, R.C., B.B. PREZELIN, K.S. BAKER, R.R. BIDIGARE, N.P. BOUCHER, T. COLEY, D. KARENTZ et al. «Ozone depletion: ultraviolet radiation and phytoplankton biology in Antarctic waters». *Science* 255 (1992): 952-959.
- SOLOMON, S. «Stratospheric ozone depletion: a review of concepts and history». *Reviews of Geophysics* 37 (1999): 275-316.
- STAEHELIN, J., N.R.P. HARRIS, C. APPENZELLER y J. EBERHARD. «Ozone trends: a review». *Reviews of Geophysics* 39 (2001): 231-290.
- VINCENT, W.F., y P.J. NEALE. «Mechanisms of UV damage to aquatic organisms». En S.J. de Mora, S. Demers y M. Vernet, eds. *The Effects of UV Radiation in the Marine Environment*. Cambridge: Cambridge Environmental Chemistry Series, 2000. 149-176.
- WEATHERHEAD, E.C., y S.B. ANDERSEN. «The search for signs of recovery of the ozone layer». *Nature* 441 (2006): 40-45.
- ZAGARESE, H.E., y C.E. WILLIAMSON. «Impact of solar UV radiation on zooplankton and fish». En S.J. de Mora, S. Demers y M. Vernet, eds. *The Effects of UV Radiation in the Marine Environment*. Cambridge: Cambridge Environmental Chemistry Series, 2000. 279-309.

ÍNDICE DE FOTOGRAFÍAS

Foto 1.1:	Icebergs y arco iris. © Juan Carlos Muñoz	24
Foto 1.2:	Icebergs en la Antártida. © Juan Carlos Muñoz	27
Foto 1.3:	Masas de hielo en aguas libres. © Jordi Bas	30
Foto 1.4:	Una muestra de fitoplancton antártico dominado por diversas especies de diatomeas, observado al microscopio de contraste (x100 aumentos)	37
Foto 1.5:	Pingüinos de Adelia (<i>Pygoscelis adeliae</i>). © Juan Carlos Muñoz	42

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

Mapa 1.1:	Distribución de la concentración de ozono sobre la Antártida en el mes de octubre desde 1979 hasta 1997	28
Gráfico 1.1:	Evolución del tamaño del agujero de ozono sobre la Antártida desde 1979, cuando no existía, hasta el presente	31
Gráfico 1.2:	Profundidad (metros) a la que penetra la radiación solar en dos zonas del océano Glacial Antártico, medida durante la campaña oceanográfica española ICEPOS-2005	33
Gráfico 1.3:	Resultado de los experimentos realizados para conocer el impacto de la radiación ultravioleta sobre las poblaciones de fitoplancton de Bahía Sur, en la isla de Livingston, perteneciente al archipiélago antártico de las Shetland del Sur	41

**2. ¿ES EL DECLIVE DEL KRILL ANTÁRTICO RESULTADO
DEL CALENTAMIENTO GLOBAL
O DEL EXTERMINIO DE LAS BALLENAS?**

Victor Smetacek

Instituto Alfred Wegener para la Investigación Polar y Marina
Bremerhaven, Alemania



TRAS LA PRÁCTICA EXTINCIÓN de los *stocks* de grandes ballenas en torno a la Antártida hacia mediados de los años sesenta, se esperaba que la biomasa de krill aumentara a causa del descenso de la presión de predación. Sin embargo, parece que ha ocurrido lo contrario: los *stocks* de krill se han reducido en un 80% durante las tres décadas pasadas, una caída que ha ido acompañada de un incremento simultáneo en la biomasa de salpas. Una explicación de dicho declive es que una zona de hielo marino situada junto al extremo de la Península Antártica, y considerada crucial para el crecimiento de la población de krill, ha retrocedido como consecuencia del calentamiento global. Si esta explicación resulta acertada, la disminución habría ocurrido igualmente, y las poblaciones de ballenas, de no haber sido explotadas, sufrirían ahora una grave hambruna.

En este capítulo se proporciona una hipótesis alternativa basada en la ecología evolutiva. Según esta perspectiva, la excepcional «cadena trófica de los gigantes» se mantenía gracias al condicionamiento ambiental impuesto por las ballenas, que mediante su actividad alimentaria lograban que el elemento limitante de la producción biológica, el hierro, se reciclara en la capa superficial en un grado mayor que sin dicha actividad. Dado que las ballenas comían proteínas, pero acumulaban lípidos, secuestraban energía, y es muy posible que reciclaran elementos esenciales, en concreto hierro, que devolvían al ecosistema para que el fitoplancton pudiera fijar más energía. Tal «mecanismo de fertilización» realizado por las ballenas habría aumentado la extensión espacial de la región productiva. En su ausencia, la productividad basada en el hierro reciclado habría bajado, el área productiva se habría reducido y las salpas se habrían instalado en la zona, lo que coincide con las tendencias observadas. La tendencia actual requiere acciones urgentes si queremos asegurar la recuperación de las poblaciones de ballenas antárticas, que siguen al borde de la extinción.

La hipótesis del reciclaje de hierro que se presenta en este artículo puede verificarse mediante experimentos de fertilización con hierro a largo plazo y a gran escala llevados a cabo en el Atlántico suroccidental, donde anteriormente se localizaba la

◀ **Foto 2.1: Ballena jorobada o yubarta (*Megaptera novaeangliae*).** Estos cetáceos, grandes consumidores de krill, migran miles de kilómetros desde sus áreas de cría en los mares tropicales a la Antártida para alimentarse en sus aguas durante el verano austral.

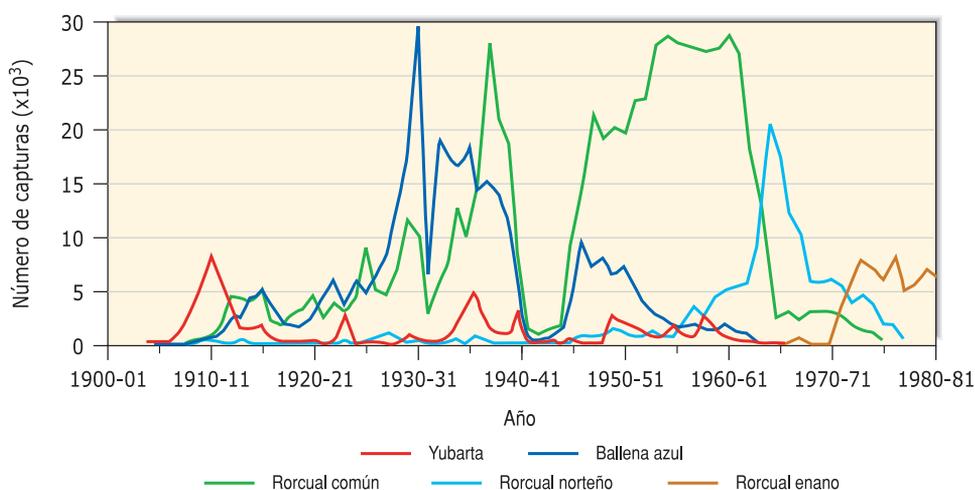
mayor parte de la población de krill. Aparte de ampliar nuestra comprensión del funcionamiento del ecosistema pelágico, una ventaja adicional de dichos experimentos sería comprobar la viabilidad de una fertilización con hierro a gran escala para secuestrar cantidades significativas de CO₂ atmosférico.

2.1. INTRODUCCIÓN

En los años veinte, en el momento álgido de la «fiebre ballenera» del Antártico, cuando 20.000 grandes ballenas se convertían cada año en jabón, velas y alimento para perros, algunos científicos y responsables políticos británicos con visión de futuro se dieron cuenta de que, sin una gestión adecuada, la época de prosperidad pronto terminaría en desastre (Hardy 1967). La historia demostró que tenían razón: las poblaciones de ballenas se redujeron casi hasta la extinción al cabo de unas décadas. Antes del final de los años treinta se habían aniquilado unas 300.000 ballenas azules antárticas (gráfico 2.1), y la población se había reducido a sólo 360 ejemplares cuando se firmó la moratoria sobre la caza de ballenas, en 1964. En 1996, el tamaño de la población se estimó en 1.700 individuos, y hoy día está aumentando (Branch et al. 2004). Sin embargo, las perspectivas de futuro para la recuperación de la población de ballena azul antártica, el animal más grande que ha vivido jamás en nuestro planeta, no son prometedoras.

Las ballenas azules antárticas se alimentan de una sola especie de crustáceo pelágico, el krill antártico (*Euphasia superba*), y se estima que los requisitos alimentarios

Gráfico 2.1: Capturas de ballenas en las aguas antárticas desde 1904 hasta 1981



En el gráfico se incluyen datos de estaciones terrestres, buques factoría anclados y capturas pelágicas, aunque únicamente se consideran las ballenas llevadas a tierra.

Fuente: Laws 1977; Knox 1994.



Foto 2.2: Krill (*Euphasia superba*). Este crustáceo es uno de los animales marinos más abundantes y constituye la base de la cadena trófica en el océano Glacial Antártico.

anuales de los *stocks* originales de ballenas eran de 190 millones de toneladas (Laws 1977). La magnitud de esta cifra sólo puede comprenderse comparándola con otras del mismo rango: la biomasa del *stock* de ballena azul antes de la caza de ballenas era de unos 40 millones de toneladas, aproximadamente la biomasa de 1.000 millones de personas, es decir, la sexta parte de la población humana actual. Además, las capturas pesqueras globales anuales desde la década de los setenta equivalen a menos de la mitad de la biomasa de krill antártico que consumían cada año las ballenas antes de su captura, y ello en menos del 1% de su área de distribución. Pero mientras que la pesca ha provocado una drástica y grave reducción global de los *stocks* pesqueros, la captura de krill por parte de las ballenas era evidentemente sostenible. Claramente, la cadena trófica de los gigantes (diatomeas-krill-ballenas) resultaba muy eficaz, y su resiliencia o capacidad para superar situaciones adversas queda patente por la supervivencia a lo largo de los ciclos climáticos del pasado. Así pues, ¿cómo se mantenía el suministro de alimento de las ballenas?

El mayor avance de las últimas décadas en la comprensión de los factores que controlan la productividad de los océanos ha sido la demostración del papel limitante que ejerce el hierro. Lo que solía designarse como la «paradoja antártica» (baja productividad en un mar con altas concentraciones de nitrato) fue posteriormente reconocido como un fenómeno característico del Pacífico ecuatorial y también del Pacífico subártico, y estas zonas pasaron a denominarse áreas HNLC (del

inglés *high nutrient, low chlorophyll*), es decir, áreas con abundantes nutrientes y poca clorofila. Las demostraciones experimentales del efecto limitante del hierro en las tasas de crecimiento del fitoplancton en estas tres regiones oceánicas del mundo –tan diferentes, por otro lado, en sus propiedades físicas, químicas y biológicas– han venido a resolver el enigma. En mi opinión, incorporar este nuevo conocimiento al marco conceptual actual sobre la estructura y el funcionamiento del ecosistema pelágico del océano Glacial Antártico equivale a un cambio de paradigma. A continuación resumiré brevemente la historia del concepto de limitación del hierro en la productividad del océano Antártico, antes de ocuparme directamente de la paradoja antártica: la presencia de *stocks* de animales considerablemente grandes en un tramo de océano con una productividad moderada.

2.2. EFECTO LIMITANTE DEL HIERRO EN LA PRODUCTIVIDAD

T. J. Hart, uno de los científicos que participaron en las expediciones del HMS Discovery, se ocupó de las muestras de fitoplancton y se sorprendió ante la elevada biomasa de fitoplancton de las aguas situadas entre Georgia del Sur y la Península Antártica en comparación con otras masas de agua igualmente ricas en nutrientes de todas las demás zonas alrededor de la Antártida. Observó que la productividad era más alta cerca de las masas terrestres que en el océano abierto, y especuló que elementos traza como el hierro y el manganeso, procedentes de tierra y de los sedimentos, podían constituir uno de los factores responsables (Hart 1942). En esa época, los metales traza no lograban medirse de manera precisa, debido a problemas de contaminación, por lo que su posible papel seguía siendo desconocido. En realidad, hasta finales de la década de los ochenta no se obtuvieron las primeras estimas fiables de las concentraciones de hierro en el agua del mar, gracias al grupo liderado por John Martin, que halló unas concentraciones de hierro 10 veces más altas en las aguas cercanas a la costa que en el océano abierto (Martin 1990); además, los valores inferiores encontrados fueron mucho más bajos que en estimaciones anteriores.

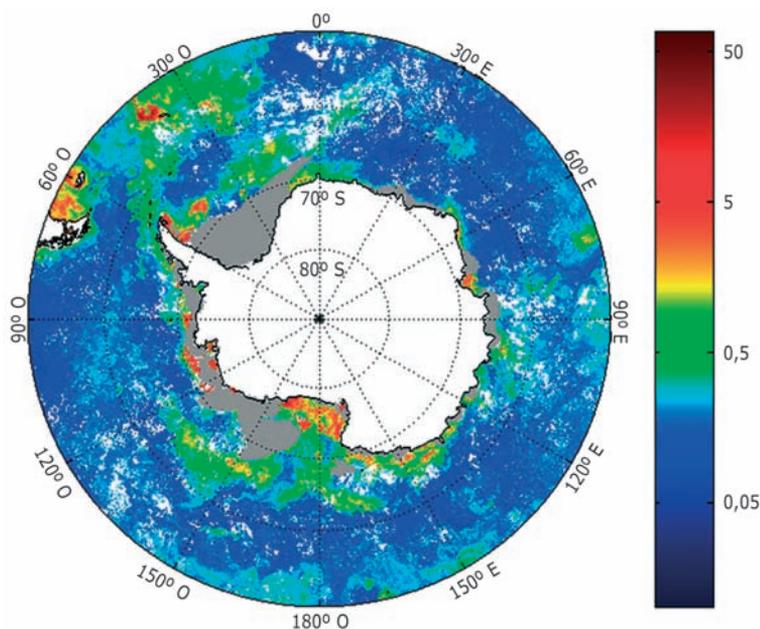
Asimismo, Martin y sus colaboradores añadieron hierro al agua marina natural en botellas tratadas con técnicas de ultralimpieza, lo que produjo una fuerte respuesta de crecimiento en el fitoplancton en comparación con las botellas de control. Experimentos como éste se habían realizado ya anteriormente, pero el crecimiento había tenido lugar en todas las botellas y se había atribuido a un misterioso «efecto botella». Martin achacó la ausencia de efecto en los experimentos anteriores a la contaminación de las botellas de control (en el entorno humano, el hierro está por todas partes), por lo que el verdadero éxito de su grupo fue mostrar la ausencia de efecto en los controles. Esto se consiguió empleando material de muestreo, botellas y reactivos ultralimpios y meticulosamente descontaminados, y supuso la primera prueba real de que son suficientes concentraciones traza del elemento esencial hierro para estimular la productividad del fitoplancton. No obs-

tante, se trataba de una prueba insuficiente para demostrar que las aguas ricas en nutrientes situadas alrededor de la Antártida eran pobres en fitoplancton a causa de la limitación de hierro. La restricción de luz debida a la mezcla de la columna de agua en profundidad por el efecto del viento, junto con la fuerte presión de pastoreo ejercida por los grandes *stocks* de zooplancton, constituían las alternativas para explicar la paradoja antártica (baja productividad a pesar de las altas concentraciones de nutrientes). El papel de estos dos factores, en particular el efecto del pastoreo, sólo podía comprobarse in situ.

Desde mediados de la década de los noventa, un total de nueve experimentos de fertilización con hierro en el océano abierto, realizados en zonas terrestres remotas del hemisferio septentrional y en el Pacífico ecuatorial, así como en las aguas del océano Glacial Antártico, han demostrado inequívocamente que el suministro de hierro favorece el crecimiento del fitoplancton en estas aguas ricas en nutrientes (Boyd et al. 2007). Otra de las conclusiones es que el desarrollo de los florecimientos de diatomeas no se ve inhibido ni por la reducida disponibilidad de luz debida a la mezcla de la columna de agua en profundidad, ni por la fuerte presión de pastoreo ejercida por el zooplancton pequeño y mediano. Aunque se reconoce el significado biogeoquímico de estos experimentos en el marco de la investigación sobre el clima, todavía no se han examinado sus implicaciones para nuestra comprensión de cómo se comportan los ecosistemas pelágicos, en particular sus niveles tróficos superiores, ante la limitación o reducción de hierro. En concreto, la mayor productividad alrededor del continente y las islas, evidente desde la obtención de imágenes por satélite (mapa 2.1), puede ahora atribuirse con más seguridad que antes al suministro de hierro desde las masas terrestres, incluidos los aportes fluviales y el contacto con los sedimentos.

En consecuencia, la entrada de hierro procedente del afloramiento de agua profunda a lo largo de la Divergencia Antártica resulta comparativamente pequeña, tal como puede verse claramente en las imágenes de satélite que muestran la distribución de la clorofila en el océano Glacial Antártico (mapa 2.1). En realidad, la rama sur de la Corriente Circumpolar Antártica (ACC, del inglés Antarctic Circumpolar Current) –que recibe el afloramiento de agua profunda que va hacia el norte, lo que se refleja en sus altas concentraciones de ácido silícico– es la más improductiva de todo el océano Antártico. Por el contrario, la productividad tiende a ser manifiestamente superior a lo largo del Frente Polar Antártico convergente, también denominado Convergencia Antártica y caracterizado por el hundimiento del agua superficial antártica y su mezcla con el agua más cálida de la ACC del norte. Sin embargo, la mayor productividad a lo largo del Frente Polar Antártico no constituye una característica universal, sino que está restringida a áreas situadas al sur de los tres continentes adyacentes, lo que sugiere claramente una entrada local de hierro, muy probablemente debida a una deposición de polvo mediada por la lluvia. Como resultado de la limitación de hierro, la mayor parte de los nutrientes nitrato y fosfato, que afloran a lo largo del límite sur de la ACC

Mapa 2.1: Distribución de la clorofila en el océano Glacial Antártico



Este mapa, compuesto a partir de imágenes del color del mar obtenidas por el satélite SeaWiFS, muestra las concentraciones de clorofila —un indicador de la productividad— en el océano Glacial Antártico. Agradecemos al proyecto SeaWiFS y al Distributed Active Archive Center del Goddard Space Flight Center la producción y distribución de estos datos. Estas actividades están patrocinadas por el Programa Misión al Planeta Tierra de la NASA. Agradecemos, igualmente, a B. Raymond y a J. Schwarz la realización de este mapa. Escala de color en mg de clorofila por m³.

Fuente: Smetacek y Nicol 2005. Reproducción autorizada por Macmillan Publishers Ltd: *Nature*, vol. 437/15, septiembre 2005, © 2005.

y, por tanto, circulan por el interior de dicha corriente, se devuelven prácticamente sin utilizar al océano profundo como agua intermedia antártica a lo largo del límite norte de la ACC. En contraste, el ácido silícico se extrae y se retiene dentro de la ACC y sus sedimentos subyacentes. Esta discrepancia entre, por un lado, el silicio (Si) y, por otro, el nitrógeno (N) y el fósforo (P) —y, por tanto, el carbono (C)— se ha analizado en otro estudio (Smetacek, Assmy y Henjes 2004). La cuestión es que el tiempo de residencia del hierro en el mar debe de ser mucho más pequeño que el de todos los demás elementos biogénicos o bioelementos, incluido el Si. Sin embargo, los factores que influyen en el destino final del hierro aún se están estudiando, por lo que algunas especulaciones basadas en lo que se sabe actualmente y en lo que pueden considerarse hechos probados guiarán sin duda las investigaciones futuras.

El alcance de los gradientes en dirección al mar entre los estrechos márgenes productivos y las aguas libres improductivas está determinado por dos factores inde-

pendientes: la tasa de dilución del hierro en las aguas con limitación de este elemento, y la eficacia de la absorción y retención del hierro por parte de la biota en la capa superficial. Los compuestos de hierro inorgánicos son muy insolubles en agua marina alcalina y oxigenada (los valores de saturación oscilan entre 0,2 y 0,5 nanomoles por litro). En cambio, el hierro es muy reactivo desde un punto de vista bioquímico, y diversos ligandos pueden fijarlo, en algunos casos con tanta fuerza, que resulta inaccesible para las bacterias. Curiosamente, los compuestos orgánicos fijadores del hierro –conocidos como sideróforos– son utilizados en la saliva y el plasma de nuestro organismo para limitar el crecimiento de bacterias en la boca y la sangre; y las bacterias que consiguen proliferar son fagocitadas por los glóbulos blancos de la sangre. Así pues, no sólo los océanos están limitados por el hierro y la actividad de pastoreo. Dadas las pequeñas cantidades de hierro (unos 2 nanomoles por litro) necesarias para conseguir el crecimiento del fitoplancton hasta alcanzar un estado de florecimiento (más de 2 mg de clorofila por m³), podemos concebir una interacción muy compleja, específica de cada especie, entre la biota y su suministro de hierro potencial. Volveremos al impacto ecológico del hierro más adelante, después de una breve revisión general sobre la estructura trófica del ecosistema.

2.3. DIATOMEAS, EUFASIÁCEOS Y BALLENAS AZULES

2.3.1. Diatomeas

Los florecimientos de fitoplancton ocurren cuando las aguas ricas en nutrientes y repletas de hierro reciben niveles de luz adecuados, como acontece en primavera en latitudes altas, o en las regiones de afloramiento de las masas de agua a latitudes bajas. Estos florecimientos están siempre dominados por diatomeas pertenecientes a relativamente pocos géneros, entre los que destacan particularmente *Chaetoceros* y *Thalassiosira*. Las colonias de flagelados del género *Phaeocystis* también pueden contribuir sustancialmente a la biomasa de los florecimientos en algunas regiones. Los florecimientos primaverales de fitoplancton en zonas del océano Glacial Antártico cercanas a tierra no resultan excepcionales ni en composición ni en comportamiento respecto a los de otras regiones. El declive que sigue a la proliferación primaveral del fitoplancton puede observarse habitualmente, pero aquí no está desencadenada por el agotamiento de los macronutrientes, a diferencia de lo que sucede en otras regiones. Por tanto, es lógico suponer que la fase de agotamiento de la proliferación primaveral de fitoplancton en las aguas antárticas esté inducida por el agotamiento del hierro, aunque este fenómeno todavía no se ha demostrado. Las especies de diatomeas típicas de las regiones costeras ricas en hierro son diferentes de las de la ACC en zonas terrestres remotas sin hielo, donde tienden a ser grandes, muy silicificadas y equipadas con espinas largas o púas que actúan como elementos disuasivos frente al pastoreo de consumidores más pequeños, tipo protistas y pequeños copépodos (Smetacek, Assmy y Henjes 2004).



Foto 2.3: Krill alimentándose de algas del hielo en la cara inferior del hielo marino

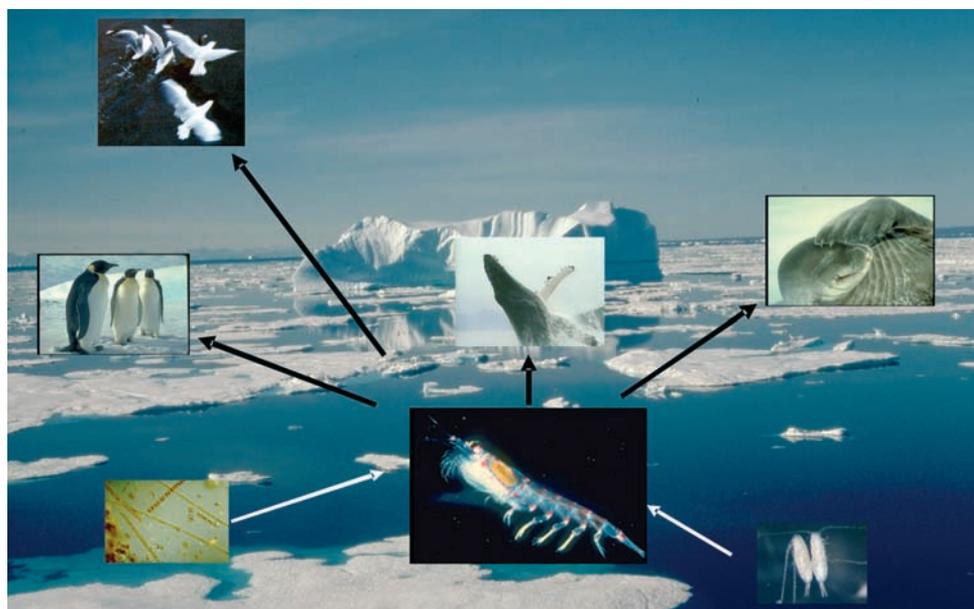
En las regiones cubiertas de hielo, la fusión de éste es una condición previa para la aparición de florecimientos. Sin embargo, los florecimientos sólo tienen lugar en presencia de suficiente hierro, lo que explica su ausencia a lo largo del límite del hielo menguante alrededor de la mayor parte de la Antártida. El hielo marino también está colonizado por algas del hielo, que pueden alcanzar elevadas concentraciones, aunque en capas estrechas. Su distribución es muy poco uniforme en una escala de decenas a centenares de metros. Por ello, a pesar de resultar llamativas, su contribución a la productividad de la columna de agua es relativamente pequeña. De todas maneras, la cubierta de hielo marino proporciona una fuente de alimento concentrado a los componentes del zooplancton, como copépodos, anfípodos y krill, capaces de alimentarse rascando en el hielo. En el océano Glacial Antártico, el krill domina claramente la comunidad de zooplancton adaptada a la vida en la cara inferior del hielo marino (foto 2.3). No obstante, existen notables diferencias regionales. Así, aunque todavía no se ha realizado ninguna comparación sistemática, parece que los *stocks* de krill del mar de Weddell, en particular a lo largo de su límite nororiental, son mucho mayores que en el mar de Ross; y esto podría explicar que los florecimientos de *Phaeocystis*, fácilmente consumidos por los eufasiáceos –como el krill– en comparación con los copépodos, sean fenómenos regulares y extensos a lo largo del borde de hielo del mar de Ross, pero no en el del mar de Weddell (Smetacek, Assmy y Henjes 2004).

2.3.2. Krill antártico

El krill pertenece al orden de los eupasiáceos, un grupo de crustáceos del zooplankton cuyo tamaño oscila entre 1 y 6 cm, por lo que se sitúan por encima de los copépodos. Aunque no están relacionados con ellas, los eupasiáceos se parecen a las conocidas gambas en la forma de su cuerpo, ya que escapan de los depredadores de la misma manera: mediante rápidos movimientos de los fuertes músculos de la cola. La manera de alimentarse de las diferentes especies es diversa: desde filtrar el agua para obtener una colección indiscriminada de plancton unicelular (10 μm de tamaño como máximo) hasta capturar presas móviles como copépodos. Los patrones de distribución de las distintas especies reflejan las provincias oceanográficas caracterizadas según la temperatura. El krill ocupa el penúltimo intervalo de temperaturas y tiende a concentrarse –como el resto de los eupasiáceos en los demás lugares– a lo largo de la zona de ruptura del talud. *Euphasia crystallophias*, una especie un poco más pequeña, se localiza en la banda de agua más fría a lo largo de las plataformas continentales profundas bordeadas por el casquete polar antártico.

El krill se diferencia de otros eupasiáceos por su mayor tamaño (hasta 6 cm), su mayor longevidad (más de 6 años) y su mayor flexibilidad de comportamiento, ya que es capaz de sobrevivir tanto en la columna de aguas libres como en la accidentada cara inferior del hielo marino. También consume un rango amplio de alimentos –accesibles a los eupasiáceos en general–, ya sea filtrando plancton de células pequeñas o incluso capturando copépodos más grandes (esquema 2.1). Otra caracte-

Esquema 2.1: El krill, su alimento principal (diatomeas y copépodos) y sus depredadores (aves, focas y ballenas), con su hábitat preferido como telón de fondo



terística del comportamiento alimentario del krill, compartida con otros muchos grupos taxonómicos, incluidos los copépodos, es lo que desde nuestro punto de vista sólo puede denominarse «glotonería»: la tendencia a ingerir mucha más comida de la que puede digerir. Este comportamiento de «alimentación superflua» del krill (Clarke, Quetin y Ross 1988) queda ilustrado en la foto 2.4: el ejemplar que aparece en primer plano ha recogido una gran cantidad de alimento en su cesta alimentaria, lo está ingiriendo y, por tanto, está evacuando una cadena fecal continua que empieza en la punta de su cola, realiza un bucle –que no se ve en la fotografía– y se introduce en el bolo alimenticio del mismo individuo. En el caso de los copépodos pelágicos, se ha propuesto que el significado adaptativo de esta voracidad es practicar una especie de «jardinería» ambiental: los adultos convierten una gran proporción del florecimiento de diatomeas en heces, que posteriormente se reciclan a través de la red microbiana y se ponen a disposición de los estados larvarios (Smetacek 1985); sin este comportamiento de retención (Peinert, Bodungen y Smetacek 1989) se hundiría hacia el fondo una mayor proporción de la biomasa de diatomeas y sería más acusado el empobrecimiento de la capa superficial, lo que comportaría una reducción de la población de herbívoros. En el caso del krill, una explicación análoga sería el condicionamiento ambiental de todo el hábitat, del que nos ocuparemos más adelante.

A diferencia de lo que ocurre con especies relacionadas de eufasiáceos que producen en invierno depósitos de lípidos en forma de ésteres de cera, en el krill no se



Foto 2.4: Dos individuos de krill en un acuario alimentándose en un denso cultivo de diatomeas del hielo agregadas. La voracidad del krill se refleja en el tamaño del bolo alimenticio y en la continuidad existente entre el alimento ingerido y las heces que surgen del extremo de la cola del animal que aparece en primer plano.

ha observado este comportamiento. Sus reservas de grasa se hallan en forma de triglicéridos fácilmente accesibles que no parecen concentrarse en depósitos especiales desarrollados para este fin (sacos lipídicos). Sin embargo, dichos lípidos pueden constituir un porcentaje significativo del peso corporal (Hagen, Van Vleet y Kattner 1996), en la misma proporción que los ésteres de cera en las especies con depósitos especializados. El krill también puede dejar de alimentarse durante más de un año y reducir su tamaño corporal tras haber consumido presumiblemente las reservas de lípidos. La diferencia es que el krill está activo durante todo el año y no experimenta ningún tipo de letargo, lo que resulta sorprendente, dada la fuerte estacionalidad que sufre el entorno cubierto de hielo marino invernal donde habita.

Cuando se priva de alimento al krill en un acuario, los individuos capturan y devoran a sus vecinos. Este conocido hecho suele desacreditarse como un trastorno ocasionado por la cautividad. Se desconoce cuán generalizado está el canibalismo en condiciones naturales, pero es indudable que ha sido observado (Hamner y Hamner 2000). En mi opinión parece improbable que el complejo comportamiento necesario para llevar a cabo las tareas implicadas (toma de decisiones, captura, aniquilación, desmembramiento e ingestión de otros individuos) pueda aprenderse *de novo* en el acuario. El hecho de que el krill adulto se alimente de sus larvas no es, en cambio, objeto de controversia: se apela al comportamiento para explicar la segregación de las poblaciones adultas y jóvenes. El canibalismo cobra interés al considerar sus implicaciones ecológicas y evolutivas, ya que permite la autorregulación del tamaño de la población según el suministro de alimento, en particular bajo la cobertura de hielo, y selecciona a los individuos que lo practican. En las aguas libres, por su parte, el krill vive en grupos compactos, similares a los cardúmenes de peces, que protegen a los individuos contra los ataques de los depredadores (Hamner y Hamner 2000). Esta respuesta de seguridad social implica que la eficacia adaptativa individual aumenta con el tamaño de la población en aguas libres, pero no necesariamente bajo el hielo, donde cada individuo busca la seguridad que ofrecen los huecos de la cobertura de hielo (observación personal). Las agregaciones de krill bajo el hielo pueden formar bancos y escapar hacia aguas libres. Es tentador proponer que los patrones de comportamiento desarrollados por el krill en función del entorno le permiten adaptar el tamaño de la población al suministro de alimento de una forma óptima en la zona de hielo marino alrededor de la Antártida. Las propiedades del krill indican que ha evolucionado como una especie capaz de acaparar el espacio, canalizando una proporción sustancial de los recursos disponibles en el ecosistema hacia la biomasa de la población.

A diferencia de las salpas, que se reproducen creando nuevos individuos por gemación en el tallo de una colonia, por lo que presentan tasas de duplicación de la biomasa del orden de horas o días –según la temperatura–, el krill ha desarrollado ciclos vitales en los que el crecimiento desde el huevo hasta el adulto puede durar más de un año. La renovación de la población de krill depende de una com-

binación entre un adecuado suministro de alimento y la protección ante depredadores que ofrece el hábitat del hielo marino. Las gónadas del krill adulto desaparecen en invierno y sólo se desarrollan cuando hay suficiente alimento disponible. Los huevos se ponen lejos del talud continental (por encima de los 1.000 metros de profundidad), donde se hunden hasta unos 1.000 metros de profundidad antes de eclosionar. Esta estrategia reduce la mortalidad debida a los depredadores que viven en la capa superficial. El desarrollo de las larvas se produce durante el camino de ascenso, sin alimentación. Cuando empiezan a alimentarse, las larvas necesitan grandes concentraciones de comida y no pueden detener el desarrollo, lo que significa que a veces mueren de inanición, a diferencia de lo que ocurre con los adultos. Se cree que las larvas sobreviven mejor a lo largo del borde del hielo en proceso de fusión, que es rico en biota del hielo y les proporciona bajo los témpanos refugio frente a los depredadores. Sin embargo, las larvas también se encuentran en aguas libres alejadas del hielo marino, por lo que la presencia de éste no resulta obligatoria.

En resumen, la biología del krill antártico es única en muchos sentidos. El krill explota una gama de recursos alimentarios excepcionalmente amplia: nano y microplancton, en particular diatomeas, pero también zooplancton, especialmente copépodos. Y en cautividad es incluso caníbal. El krill se atiborra prodigiosamente cuando abunda el alimento, pero puede dejar de comer durante meses. No hiberna, pero puede almacenar considerables reservas de lípidos y reducir su tamaño cuando no se alimenta. Vive bien tanto en el hielo marino como en el océano abierto, en forma de individuos dispersos o de bancos compactos que pueden nadar largas distancias (hasta 30 km/día), por lo que es capaz de explotar adecuadamente un suministro de alimento poco uniforme. El tamaño de su población es mucho mayor que el de cualquier otro eufasiáceo, y hace un siglo su biomasa superaba sustancialmente la biomasa humana global actual (unos 250 millones de toneladas). Así pues, el krill ocupa un nicho más amplio que el zooplancton o que los peces planctívoros.

2.3.3. Ballenas azules

Las ballenas azules pueden llegar a pesar 150 toneladas y son los animales más grandes que han vivido en el planeta. Resulta interesante observar que se alimentan casi exclusivamente de eufasiáceos (en toda su gama). Se encuentran poblaciones regionales en todos los océanos, pero la ballena azul antártica era la más grande, en términos de tamaño tanto individual como poblacional, antes de la invención de los arpones que explotan en el interior de los animales, lo que evita el hundimiento de los cadáveres. En comparación con su gran tamaño, las etapas del ciclo vital de las ballenas azules son notablemente cortas (del mismo orden que en el ganado bovino y tres veces más cortas que en elefantes y humanos). Los científicos de la época del Discovery estimaron que el tamaño y la madurez sexual de



Foto 2.5: Ballena azul (*Balaenoptera musculus*). Los animales más grandes que jamás han existido son estos cetáceos, que se cuentan, además, entre los mayores consumidores de krill.

los adultos se alcanzaban al cabo de unos 3 años desde el nacimiento y que su esperanza de vida era de 25 años aproximadamente (Hardy 1967). No obstante, esta última cifra probablemente sea una conjetura, mientras que la primera se calculó a partir de ballenas muertas examinadas en una estación ballenera de Sudáfrica (Hardy 1967). La lactancia y la duplicación del tamaño de las crías en una sola estación requieren un esfuerzo hercúleo por parte de la madre, pues debe comer más del doble que las ballenas sin crías. Como los individuos en crecimiento resultan más vulnerables a la escasez de alimento, el incremento poblacional dependerá de la mortalidad de los adultos, que, dada la falta de predadores, se situará en edades avanzadas. Existen indicaciones adicionales de que la incorporación anual de individuos nuevos a la población estaba estrechamente acoplada a la disponibilidad de presas, es decir, que el tamaño de la población se hallaba en el extremo superior de la capacidad de sustentación del sistema. Dichas suposiciones se derivan, por una parte, de la falta de comportamiento territorial, lo que implica que las hembras con crías lactantes compiten con individuos sin crías, y, por otra, del mayor tamaño de las hembras en comparación con el de los machos, lo que significa que la eficacia alimentaria aumenta con el tamaño.

Por supuesto, las ballenas azules habrían competido con otras ballenas con barbas o misticetos, en particular con los rorcuales comunes, que con 50-80 toneladas son significativamente más pequeños y tienen la misma forma corporal, aerodinámi-

ca y musculada, que las ballenas azules. Sin embargo, se alimentan de una gama de presas más amplia, que incluye anfípodos y peces. La población antártica de rorcuales comunes, que era considerablemente mayor que la de ballenas azules, se situaba más al norte, aunque existía bastante superposición entre ambas. Dada la escasez de otras fuentes de alimento, el krill debió de constituir una significativa proporción de su dieta. Los depredadores de krill más pequeños, como focas y pingüinos, representaban menos de una décima parte de la biomasa de los misticetos, por lo que no parece probable que fueran competidores alimentarios importantes.

2.4. DISTRIBUCIÓN DE *EUPHASIA SUPERBA*

El primer estudio sistemático sobre la distribución del krill en el océano Glacial Antártico fue realizado por las expediciones del HMS Discovery en los años veinte y treinta. En esa época, la caza de ballenas a gran escala estaba en todo su apogeo, y a nadie le sorprendió que la región con las densidades de krill más altas coincidiera con la de sus depredadores principales, los misticetos. Esta región, conocida como el Penacho de la Península Antártica (APP, del inglés Antarctic Peninsula Plume), está situada en el Atlántico suroccidental y va de la Península Antártica (62° de latitud sur) a Georgia del Sur (53° de latitud sur), incluyendo las islas Shetland del Sur y Orcadas del Sur. Al sureste limita con la extensión septentrional de hielo marino estival del mar de Weddell, y al noreste, aproximadamente, con el Frente Polar Antártico hasta la latitud de Georgia del Sur. Hacia el este se extiende hasta el arco que forman las islas Sándwich del Sur (30° de latitud oeste). La superficie máxima del APP es de aproximadamente 2 millones de km².

Las capturas con redes de malla fina realizadas en esta región recogieron también las concentraciones de fitoplancton más elevadas jamás registradas en ningún otro lugar de las aguas antárticas. Claramente, las altas densidades de krill se sostenían gracias a la elevada productividad de esta zona, pero las causas de dicha productividad no estaban claras en aquella época. En esta región se mezclan entre sí diferentes masas de agua y, por tanto, las poblaciones de krill que albergan. Las aguas que fluyen hacia el este desde la ACC y desde el borde septentrional de la corriente de Weddell hacia el sur, se mezclan con agua procedente del estrecho de Bransfield en el punto medio a lo largo de la Confluencia de Weddell-Escocia. Todas estas masas de agua son ricas en los macronutrientes nitrato, fosfato y ácido silícico, pero la propiedad que comparten, respecto a la cual difieren de sus aguas originales situadas fuera de esta zona, es que han tenido contacto con masas terrestres: el agua de la ACC, con las costas, islas y plataformas noroccidentales de la sinuosa Península Antártica; y la del mar de Weddell, con las surorientales. En cualquier otro lugar de la Antártida, la distribución septentrional de *Euphasia superba* coincide con la extensión del hielo marino invernal; la única región en la que esta regla no se cumple es en la mitad norte del APP, donde grandes *stocks* de krill y

sus correspondientes depredadores se explayan a todo lo largo de un tramo de 1.500 km de océano abierto hasta Georgia del Sur.

Esta península, con sus numerosas islas, es claramente la fuente de hierro más rica de la Antártida, pero esto no explica que sus efectos se extiendan mar adentro. En su lugar esperaríamos florecimientos locales de diatomeas en las aguas costeras, que consumirían rápidamente el hierro y se hundirían hacia el bentos, tal como sucede en los mares templados y árticos de latitudes más septentrionales. En cambio, la alta productividad se mantiene a través del APP, esparciéndose desde la Confluencia de Weddell-Escocia hasta un lado del triángulo entre Georgia del Sur y el continente. El alcance del agua muy productiva hacia el interior del océano es considerable y no puede explicarse únicamente por procesos físico-bioquímicos de suministro y transporte de hierro. Es preciso recurrir a un reciclaje más eficaz del hierro, de manera que un determinado átomo tenga una vida útil más larga en la capa superficial. Esto puede conseguirse si los depredadores contribuyen a retener el hierro utilizando unas cantidades de ligandos más elevadas que en cualquier otro lugar. Tal sistema de reciclaje de hierro, en el que los florecimientos son consumidos por grupos ambulantes de herbívoros móviles (krill) que liberan y mantienen las existencias de hierro en la capa superficial, contrastaría con el sistema de hundimiento de hierro, dominado por diatomeas costeras con un ciclo vital del tipo explosión-colapso (Smetacek, Assmy y Henjes 2004). En el segundo caso, las células de diatomeas no consumidas y los fitodetritus se hunden en masa tras los florecimientos. Semanas después de haber sido incorporado a la biomasa de algas, el hierro que libera el florecimiento se pierde con las partículas que se hunden. En consecuencia, se restringe el alcance espacial de las aguas costeras productivas. Es necesario desarrollar un marco conceptual acerca de las posibles ventajas adaptativas que obtienen los principales protagonistas de los ecosistemas que retienen hierro en comparación con los ecosistemas en los que el hierro se hunde. Volveremos al tema de los mecanismos de control auto-mantenidos por la biota después de una evaluación cuantitativa de la cadena alimentaria diatomeas-krill-balleas.

2.5. TAMAÑO DEL STOCK DE KRILL

Estimar el tamaño del *stock* de krill a partir de mediciones directas supone todo un reto, pues el krill se presenta en una amplia gama de patrones de distribución: desde bancos compactos con una densidad de individuos muy alta, hasta unos pocos individuos dispersos por grandes zonas. Sus preferencias en cuanto a profundidad tampoco son tan predecibles como las del zooplancton más pequeño, es decir, no hay ningún ciclo diario manifiesto. Además, el krill puede esconderse bajo la cobertura de hielo durante una proporción significativa del año, y se desconocen sus densidades bajo la cobertura de hielo marino estival. En cualquier caso, el tamaño del *stock* de krill estimado a partir de capturas con red y sondeos

acústicos, y extrapolado a las zonas de krill conocidas, oscila entre 80 millones y 1.000 millones de toneladas (Everson et al. 1990; Nicol et al. 2000).

Un método alternativo para estimar la biomasa de krill consiste en evaluar la de sus diversos depredadores, en especial la de los mysticetos, para los cuales existen datos fiables gracias a los registros de la caza de ballenas. Sin embargo, estas cifras son demasiado modestas porque no incluyen los ejemplares arponeados a los que no se logró llevar a tierra y posteriormente murieron. De acuerdo con los registros de la caza de ballenas a escala industrial del siglo pasado, en total se dio muerte a unos 2,7 millones de grandes ballenas, la mayoría de ellas en el océano Glacial Antártico. De éstas, 300.000 ballenas azules antárticas fueron capturadas en el sector atlántico durante los años veinte y treinta (gráfico 2.1), un periodo demasiado corto para que la anexión de nuevos miembros a la población tenga un efecto significativo, por lo que esta cantidad representa una estimación moderada del tamaño real de la población. Asimismo, se exterminaron unos 490.000 rorcuales comunes, pero durante un intervalo de tiempo más largo. Del gráfico 2.1 puede deducirse que el tamaño mínimo de la población de ballenas dependiente de krill era de 500.000 individuos antes de la caza de estos mysticetos. Suponiendo un peso medio de 100 toneladas para las ballenas azules y 70 para los rorcuales comunes, e incluyendo también las demás ballenas que se alimentan de krill, es decir, las yubartas –de las que se capturaron 130.000 ejemplares–, su biomasa combinada ascendería a 50 millones de toneladas como mínimo (se ha elegido deliberadamente una cifra redonda para poner énfasis en el carácter especulativo de esta cantidad).

Así pues, ¿cuál es el requisito alimentario mínimo de esta biomasa de ballenas? Se sabe que las grandes ballenas pasaban unos 3 meses alimentándose en el océano Glacial Antártico y el resto del año holgazaneando en aguas más templadas de latitudes superiores. Llegaban a sus zonas de alimentación más bien delgadas, y en 3 meses acumulaban suficiente grasa para navegar durante los 9 meses en los que no comían. Empleando el valor que aparece en los manuales para la eficacia de transferencia entre niveles tróficos (10:1, es decir, 10% de la biomasa de presas ingerida consolidada como crecimiento), estas tres especies de ballenas habrían consumido 500 millones de toneladas de krill cada año. Continuando con esta línea argumental, el tamaño del *stock* de krill que proporciona anualmente esta cantidad de alimento sería al menos tres veces superior, es decir, de 1.500 millones de toneladas. Tal como veremos más adelante, este tamaño de *stock* es demasiado grande para que el ecosistema del océano Antártico pueda albergarlo, basándonos en las eficacias de transferencia entre niveles tróficos de 10:1 que indican los manuales. Por tanto, las ballenas deben de haber comido menos. Pero, ¿cuánto menos?

Laws (1977) asumió que las grandes ballenas comían diariamente el equivalente al 3% de su peso corporal durante 3 meses y estimó que sus necesidades alimentarias anuales eran de 190 millones de toneladas de krill. Esta cantidad se denominó «el excedente de krill», ya que debería haber estado disponible para otros depredado-



Foto 2.6: Yubarta durante la época de cría en aguas tropicales. Las yubartas, como otras grandes ballenas, se alimentan únicamente durante los aproximadamente tres meses de estancia en aguas antárticas, donde engordan gracias al consumo de ingentes cantidades de krill. El resto del año sobreviven gracias a las reservas acumuladas y se trasladan a aguas más norteñas y cálidas para reproducirse.

res de krill, como los rorcuales enanos, las focas y los pingüinos, tras la desaparición de las ballenas. Sin embargo, pese a que se han buscado, no se han encontrado pruebas claras de dicho excedente, manifestado en un aumento vertiginoso del número de predadores de krill más pequeños. Así pues, las ballenas deben de haber comido aún menos, tal vez sólo el 1-2% de su peso corporal durante los 3 meses de la época de alimentación, como sugieren Mori y Butterworth (2006). No obstante, el problema del excedente de krill perdido no puede descartarse negando a las ballenas su alimento, como demuestra un sencillo cálculo.

No existen datos que permitan evaluar directamente las necesidades alimentarias de las grandes ballenas. Las comparaciones con animales salvajes terrestres son inapropiadas, porque los animales acuáticos no tienen que combatir la acción de la gravedad al trasladar su peso. Por tanto, incluso en largas migraciones, sus demandas de energía son mucho menores, aunque deban vencer la viscosidad del medio. La comparación con animales domésticos alimentados con comida de alta calidad y mantenidos en espacios confinados resulta más adecuada. Por ejemplo, los cerdos convierten en biomasa aproximadamente el 30% del alimento que ingieren, y el límite teórico superior es de un 50%. Suponiendo que la diferencia de peso entre las ballenas que llegan a las zonas de alimentación y las que las abandonan asciende aproximadamente al 25-30% del peso corporal, que es un intervalo realista, sus

necesidades alimentarias mínimas sólo para alcanzar esta cifra habrían sido del 1% del peso corporal durante un periodo de 100 días. Puesto que las ballenas azules y los rorcuales comunes son animales musculados que buscan activamente y capturan sus presas, su factor de conversión alimentaria a lo largo de un ciclo difícilmente se encuentre en el mismo rango que el de los cerdos de granja. Además, las hembras preñadas y con crías lactantes habrán necesitado una cantidad de alimento del doble o más que la de los machos. Así pues, incluso el 3% del peso corporal no habría sido suficiente en este caso. La cuestión clave en este ejercicio de cálculo es que la cifra de Laws (1977) de 190 millones de toneladas de krill consumidos anualmente por los depredadores, de los cuales 150 se deben a las ballenas, es en realidad una cantidad comedita. Y para alcanzar esa cifra anual, la biomasa del *stock* original de krill habría tenido que ser de 600 millones de toneladas aproximadamente, dado que el krill necesita unos 2 años entre puesta y puesta.

La superficie cubierta por el hielo marino invernal alrededor de la Antártida es de 20 millones de km^2 , por lo que la biomasa media de krill en su hábitat habría sido de 30 g por m^2 , equivalente a 3 g de carbono por m^2 . Como el krill adulto pesa aproximadamente 1 g, en promedio debió de haber 30 ejemplares por m^2 . De nuevo, empleando el valor estándar de 10:1 que señalan los manuales para la eficacia de transferencia entre niveles tróficos, la demanda de alimento anual de esta población de krill habría sido de 30 g de carbono por m^2 . Si convertimos esta cifra a la cantidad de nitrato que absorbe el fitoplancton consumido por el krill, obtenemos un total de 10 milimoles de nitrato por m^3 en una capa superficial de 50 m de profundidad. La concentración de nitrato en el océano Glacial Antártico al principio de la estación de crecimiento es de 30 milimoles por m^3 , por lo que la cifra anterior resulta factible, pero poco probable por diversas razones: la población de krill está concentrada en zonas restringidas, se ha ignorado la demanda de alimento de otros herbívoros y siempre se han utilizado estimaciones moderadas. Sabemos que la mayor parte de la población de krill (el 50%) se concentraba en el APP, que tiene una superficie máxima de 2 millones de km^2 , incluyendo la zona situada al norte de la cobertura de hielo marino invernal. Basándonos en esta superficie y en el tamaño del *stock* de krill de 600 millones de toneladas calculado anteriormente, el *stock* permanente de krill en el APP habría sido de 150 g de krill por m^2 o 15 g de carbono por m^2 , que es aproximadamente el doble de la biomasa de un florecimiento de fitoplancton medio. Claramente, las eficacias de transferencia trófica que apuntan los manuales no se pueden aplicar a la cadena alimentaria diatomeas-krill-ballenas. Por tanto, la «cadena alimentaria de los gigantes» debió de ser mucho más eficaz.

Así pues, ¿por qué no ha recibido este problema la atención que merece, dados los cálculos básicos de los que deriva? El motivo principal radica, por un lado, en la división entre la comunidad científica acerca de la productividad del fitoplancton y, por otro, en la dinámica poblacional de la fauna y su base alimentaria, el krill. Anteriormente, la comunidad científica que estudia el plancton había justificado

sus investigaciones en la necesidad de cuantificar la base alimentaria de los depredadores superiores, pero durante las décadas pasadas se trasladó la atención al papel del océano Glacial Antártico en la regulación del CO₂ atmosférico, en el marco del Estudio Conjunto sobre los Flujos Oceánicos Globales (programa internacional JGOFS). Puesto que la mayor parte del trabajo se realizó en el océano abierto, el papel de los depredadores superiores podía ser ignorado perfectamente. Por otro lado, los científicos que estudian los vertebrados están organizados en la Comisión para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos (CCAMLR, del inglés Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources), bajo el paraguas del Comité Científico para la Investigación Antártica (SCAR, del inglés Scientific Committee on Antarctic Research). Y como las poblaciones animales se han reducido tanto, la limitación de alimento ya no parece ser el problema, excepto en casos especiales en los que el acceso al mar está bloqueado por icebergs.

El intento de cuantificar la contribución de los depredadores de respiración aérea al balance de CO₂ del océano (Huntley, López y Karl 1991) fue ridiculizado por quienes utilizaban el tamaño de los *stocks* actuales para restar importancia al papel de los depredadores de krill de respiración aérea en el intercambio de CO₂ entre el aire y el agua. Los argumentos contra una aportación significativa de dichos depredadores están sesgados por lo que Pauly (1995) denominó «el síndrome de la línea base cambiante», según el cual cada generación de biólogos pesqueros toma como línea base el tamaño de *stock* que predominaba cuando el correspondiente científico empezó su carrera. Tal como hemos visto en el cálculo anterior, los *stocks* de predadores de respiración aérea eran varios órdenes de magnitud superiores antes de la caza de ballenas. De forma similar, un estudio realizado por Priddle et al. (1998), en el que la biomasa de krill se relacionó, por una parte, con la de sus depredadores y, por otra, con la del fitoplancton que le sirve de alimento, descubrió que los balances se equilibraban muy bien en ambos lados. Sin embargo, el tamaño del *stock* de predadores considerado constituía únicamente una fracción del que predominaba en la época de las grandes ballenas, por lo que la productividad también sería mucho mayor; en otras palabras, debe de haber disminuido desde la desaparición de las ballenas.

Tras el exterminio de las ballenas, se esperaba que en el APP aumentaran la biomasa de krill y la del resto de sus depredadores (rorcuales enanos, focas y pingüinos). De hecho, existen pruebas de que los demás depredadores al principio respondieron, lo que indica que estaban limitados por la cantidad de alimento. Sin embargo, el efecto sólo duró hasta los años setenta, y desde entonces parece que se ha invertido (Mori y Butterworth 2006). Contrariamente a lo previsto –es decir, que la biomasa de krill se incrementaría tras la desaparición de sus depredadores principales, lo que produciría un «excedente de krill»–, cada vez hay más pruebas de que la biomasa de krill ha sufrido una drástica reducción durante las pasadas décadas.



Foto 2.7: Pingüinos de Adelia (*Pygoscelis adeliae*). Se alimentan casi exclusivamente de krill y están entre los pingüinos más afectados por el impacto del calentamiento global.

2.6. PRUEBAS DE LA REDUCCIÓN DE LA BIOMASA DE KRILL

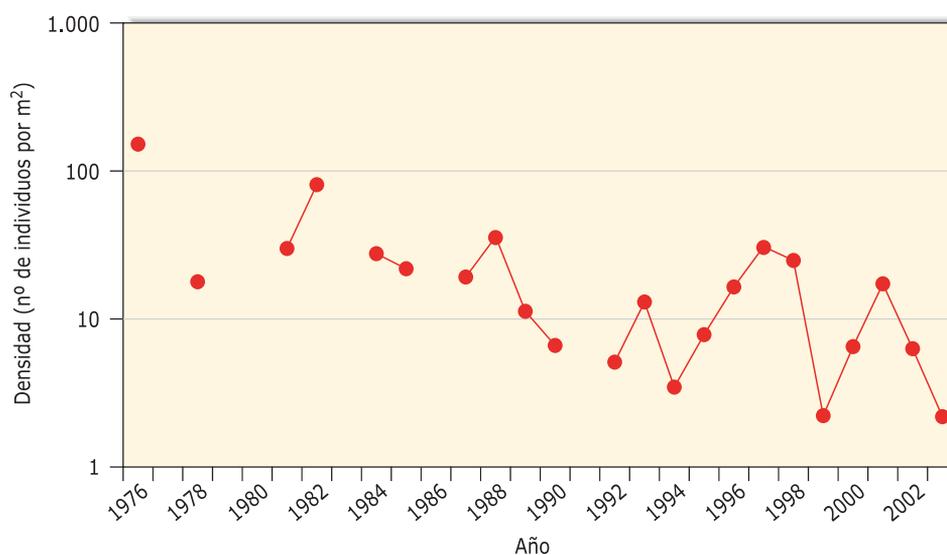
Las pruebas de la reducción de la biomasa de krill pueden recogerse de varias fuentes, pero la magnitud y las causas de tal declive aún se están debatiendo. Las comparaciones entre las observaciones visuales de los bancos de krill efectuadas desde la cubierta de las embarcaciones por todo el océano Glacial Antártico, en particular desde antes de la Segunda Guerra Mundial hasta la época actual, indican claramente que los cardúmenes de krill ya no se ven con tanta frecuencia como antes (E. Pakhomov, comunicación personal). Se ha sugerido que la disminución de avistamientos de krill superficial se debe a un cambio en el comportamiento del krill: los bancos de krill permanecen ahora a profundidades mayores que antes. Pero es difícil explicar las razones de este cambio en el comportamiento y cómo puede haber sido modificado éste por la selección natural en un periodo de tiempo tan corto. La reducción del tamaño total del *stock* ofrece una explicación más verosímil.

Se ha sugerido que no se desarrolló ningún excedente de krill porque éste continuó siendo consumido por otros depredadores, como rorcuales enanos, focas y pingüinos, que aumentaron en número. Esta explicación resulta improbable, porque la biomasa de sus poblaciones dista mucho de la de las grandes ballenas. La biomasa de una ballena azul equivale a la de 250 focas cangrejeras o 30.000 pingüi-

nos de Adelia. Pese a que el consumo de alimento por masa corporal de las ballenas sería inferior al de las focas y los pingüinos, existiría aún una enorme discrepancia entre la demanda de alimento de las grandes ballenas y la de todos los demás depredadores de krill juntos. Así pues, parece muy poco creíble que la presión de predación pueda ser responsable por sí sola de la continua reducción de krill. Y esto también es válido para el krill obtenido por las pesquerías actuales (Mori y Butterworth 2006).

La prueba más convincente de la disminución de krill (gráfico 2.2) procede de una reciente evaluación estadística basada en todas las capturas con red realizadas con fines científicos desde la época del Discovery, que pone de manifiesto una drástica reducción en la biomasa de krill de aproximadamente el 80% en el APP, especialmente notable desde hace 30 años (Atkinson et al. 2004). Este estudio también muestra que, por el contrario, la biomasa de salpas ha aumentado en la misma zona. La extensión ocupada por las salpas se ha desplazado claramente hacia el sur en los últimos 50 años, en particular en los sectores del Índico y Pacífico. Loeb et al. (1997) sostienen que las salpas prefieren las aguas permanentemente abiertas de la ACC, mientras que el krill siente predilección por la zona cubierta de hielo marino estacional situada más al sur. Como la superficie de hielo marino ha retrocedido recientemente sólo en la región del APP, la expansión meridional de las salpas alrededor del polo no puede explicarse recurriendo a la cubierta de hielo marino. En realidad, tal como evidencian las grandes poblaciones de krill alrededor de

Gráfico 2.2: Reducción de los stocks de krill en el Atlántico suroccidental desde 1976 hasta 2003



La densidad del krill se ha obtenido a partir de datos de 4.984 estaciones.
Fuente: Atkinson et al. 2004.

Georgia del Sur, libre de hielo, la productividad expresada en biomasa de fitoplancton es un determinante más probable de la prevalencia del krill frente a las salpas que la presencia o ausencia de hielo marino estacional. Sabemos que las salpas del océano abierto se asfixian en concentraciones de fitoplancton típicas de las aguas de la plataforma continental. Dado que las salpas son más abundantes en las zonas con limitación de hierro del océano abierto que en las regiones muy productivas preferidas por el krill (Pakhomov, Froneman y Perissinotto 2002), la tendencia a la propagación puede muy bien deberse a una reducción de la productividad en el Atlántico suroccidental.

El declive de la productividad lo revela la comparación entre las concentraciones de clorofila superficiales registradas durante las décadas de los setenta y ochenta por el sensor CZCS (Escáner de Color de Zonas Costeras), montado sobre un satélite, y las de los últimos 10 años detectadas por los satélites SeaWiFS (Gregg y Conkright 2002). La única región de gran extensión de los océanos del planeta en la que las concentraciones de clorofila han caído un 25% a lo largo de este periodo es la zona de hielo marginal alrededor de la Antártida (pero no del océano Glacial Ártico) en primavera. Por el contrario, el penacho de la plataforma patagónica ha aumentado su productividad en un 50% de forma simultánea, lo que podría atribuirse al continuo retroceso de los glaciares patagónicos y a la consiguiente exposición de vastas zonas de harina glaciaria (rocas pulverizadas) al transporte a través de los ríos o del viento.

Durante las glaciaciones, los glaciares tenían mayor extensión, los niveles del mar se situaban hasta 100 metros por debajo de los actuales y los continentes eran más secos, por lo que la amplia y desnuda plataforma patagónica habría aportado buena parte del polvo que contenía hierro, el cual fertilizó a su vez el océano Glacial Antártico, más productivo (Abelmann et al. 2006). Saber por qué el polvo patagónico no alcanza hoy la ACC es un misterio que quizá encuentre una explicación en los patrones del viento o en las diferencias entre el transporte de la harina glaciaria y de los resecos sedimentos costeros anteriores. Merece la pena señalar que una situación análoga a la actual predominó al principio del Holoceno, cuando los glaciares de la Edad de Hielo expusieron al viento y a la lluvia grandes zonas cubiertas con harina glaciaria y subió el nivel del mar, lo que redujo el aporte de polvo procedente de la región de la plataforma continental. También disminuyó en este periodo el aporte de hierro transportado por el viento hacia el océano y, en consecuencia, descendió la productividad, tal como indican los ejemplares de microfósiles presentes en las capas de sedimentos que se depositaron durante la transición entre el Último Máximo Glacial y el Holoceno (Abelmann et al. 2006).

Los glaciares de la Península Antártica también han retrocedido drásticamente como consecuencia del calentamiento global, pero, debido a lo accidentado del terreno y a la ausencia de llanuras, no es probable que se movilice mucho polvo

desde esta zona. Sin embargo, debería haber más harina glaciar transportada por la descarga fluvial a las aguas costeras del APP. Es necesario investigar el grado en que el hierro de esta fuente puede utilizarse y, posteriormente, ser reciclado y transportado hacia el océano abierto a lo largo del APP. El hierro también puede suministrarse a través del agua que entra en contacto con los sedimentos durante el afloramiento que tiene lugar a lo largo del talud continental de la Península Antártica, lo que explica que en esta región haya zonas no uniformes de alta productividad. Sin embargo, antes de cuantificar el impacto de dicha fuente deberían evaluarse los mecanismos de aporte de hierro al agua superpuesta, pero también el reabastecimiento de hierro en los sedimentos fuente del talud, el tamaño de la fuente de sedimentos y la tasa del flujo de hierro en relación con otros nutrientes. En cualquier caso, dado que la mayor parte del APP está por encima del océano profundo, la superficie influenciada por el hierro suministrado por el talud es relativamente pequeña. Otras posibles fuentes de hierro que pueden fluctuar son los conductos hidrotermales, que en este caso deben tenerse en cuenta porque el APP está situado sobre una zona tectónicamente activa. Existen pruebas de la actividad hidrotermal, pero por el momento no hay información sobre su aporte de hierro. En resumen, no parece que una reducción en la productividad del APP, si es que existe verdaderamente, pueda atribuirse a una disminución general en el aporte de hierro «nuevo» a las aguas libres.

Una explicación alternativa para la reducción del krill es la mayor frecuencia de anomalías en la incorporación anual de ejemplares nuevos a la población durante las décadas pasadas, lo que se relaciona con el retroceso de la superficie de hielo marino invernal (Atkinson et al. 2004). Dado que en los años con más hielo los *stocks* de krill son mayores, debe de existir un efecto positivo del hielo marino sobre la tasa de crecimiento poblacional del krill. Sin embargo, el hielo marino del océano Glacial Antártico (no así en el océano Glacial Ártico) sólo ha retrocedido en la región del APP como consecuencia del calentamiento global, por lo que esta zona concreta debe de resultar crucial para la población de krill (Smetacek y Nicol 2005). Puesto que la cubierta de hielo que retrocede estacionalmente cruza el talud continental –el lugar por donde ascienden las larvas de krill– en toda la Antártida, podríamos preguntarnos por qué sólo algunas zonas son criaderos importantes. Posiblemente, la causa del efecto positivo al que se ha aludido sea la concurrencia entre el aporte de hierro procedente de fuentes continentales y la cobertura de hielo marino a lo largo del APP. El crecimiento de las algas del hielo y el posterior desarrollo de florecimientos en las capas estabilizadas de agua mezclada fertilizadas con hierro en la zona de hielo marginal permite a las larvas de krill crecer más rápidamente y, por consiguiente, añadir más biomasa a la población adulta. Incluso se ha sugerido, a partir de pruebas recabadas en los registros de la caza de ballenas, que el borde del hielo del APP ha retrocedido de manera significativa en el último siglo (De la Mare 1997). Si el retroceso del hielo marino es realmente la causa, la reducción de los *stocks* de

krill habría ocurrido de todas formas; y si las poblaciones de ballenas no hubieran sido explotadas o se hubieran recuperado desde entonces, ahora sufrirían o al menos se enfrentarían a una grave hambruna.

Las investigaciones acerca de la presencia y la densidad de krill bajo la cobertura de hielo marino indican que su distribución es muy poco uniforme, al igual que la de las algas del hielo marino. Las mayores densidades de krill se encuentran asociadas a los témpanos de hielo marino coloreados de marrón por las algas (foto 2.8). Generalmente, el krill está ausente del hielo marino blanco, estéril (observaciones personales). El origen del hielo marino con diferentes concentraciones de algas puede estar relacionado con el momento de su formación. Así, la primera capa de hielo marino que se forma sobre el agua otoñal incorporará la mayor cantidad de partículas suspendidas, incluidas no solamente las algas y las bacterias, sino también los detritus. Como la columna de agua bajo el hielo marino es considerablemente transparente, las partículas que faltan sólo pueden haberse hundido o incorporado a la matriz de hielo en formación. Esta segunda opción está apoyada por pruebas procedentes de capturas de la trampa de sedimentos (falta de un pico otoñal en el flujo) y por investigaciones realizadas en los témpanos del «primer lavado». La capa de cristales de hielo flotantes que se origina en la capa superficial del agua cuando los vientos fríos soplan sobre el océano, antes de la compactación en témpanos, actúa como una «esponja» que «filtra» partículas de la columna de agua. A medida que se forma hielo, se des-



Foto 2.8: Un témpano de hielo, levantado por las olas de la superficie del mar, muestra la capa de algas del hielo que posee en su cara inferior, el hábitat ideal para el krill

prende salmuera, que homogeneiza verticalmente la columna de agua y reabastece el agua porosa de la matriz de hielo superficial, que finalmente se compacta en forma de témpanos. Posteriormente, estos témpanos de «primer lavado» se ven empujados uno sobre otro y originan crestas de presión, de manera que se forman nuevos témpanos en los tramos temporales de agua libre que han aparecido. La salmuera liberada durante la congelación de estos últimos témpanos mezclará la columna de agua a una profundidad mayor que la capa mezclada anteriormente, lo que hará ascender agua subsuperficial pobre en partículas. Así pues, cuanto más tarde se producen los témpanos en invierno, menos partículas, pero también menos hierro, contienen. Dado que los témpanos de «primer lavado» se mezclan con los témpanos más jóvenes –y por ello estériles– que se forman sobre el agua limpia, la distribución de témpanos productivos y estériles en la cobertura de hielo será muy poco uniforme, pero accesible a la explotación gracias a las habilidades natatorias del krill. Por tanto, el tamaño y la movilidad del krill le permiten realizar un uso óptimo de la falta de uniformidad inherente al hábitat del hielo marino.

Una de las cuestiones debatidas en la época de las investigaciones del Discovery fue si el krill era un animal de la banquisa o del océano abierto libre de hielo. La detallada monografía de Marr (1962) sobre la biología del krill, ampliamente aceptada, criticó duramente la posibilidad de que el hielo marino desempeñara algún papel. Marr ridiculizó los relatos de capitanes balleneros sobre el krill observado en la cara inferior de los témpanos de hielo volcados. La perspectiva de Marr se basaba en los resultados de una expedición que entró en la banquisa, pero no consiguió capturar krill mediante el arrastre vertical de las redes. En la actualidad sabemos, por observaciones directas de cámaras y submarinistas, que el krill está «acoplado» a la cara inferior del hielo, por lo que no puede capturarse mediante redes arrastradas a través de la columna de agua. Ahora que la importancia del hielo como hábitat invernal del krill parece estar ampliamente aceptada, debemos recordar que la mitad del hábitat del krill del APP está constituida por aguas libres permanentemente. Los satélites indican una gran falta de uniformidad mesoescalar, debida probablemente a características hidrográficas del APP. Sin embargo, la densidad de los *stocks* de krill predominantes en el APP antes de la caza de ballenas es hoy día difícil de imaginar. Pero dichos *stocks* debían de existir, pues sabemos cuántas ballenas dependían de ellos. Así pues, ¿es la reducción de krill ocurrida tras la caza de ballenas una mera coincidencia y habría conducido actualmente a la muerte por inanición de las ballenas si éstas no hubieran sido exterminadas? A continuación argumentaré que la cadena alimentaria simple de los gigantes (diatomeas-krill-ballenas) era mantenida precisamente por los gigantes. Los enormes *stocks* de krill del pasado disminuyeron, y las ballenas no dejaron tras sí ningún excedente de krill. En la actualidad, el APP parece estar volviendo al estado de una zona «normal» de océano HNLC dominado por salpas.

2.7. CONDICIONAMIENTO DEL ECOSISTEMA POR LA CADENA ALIMENTARIA DE LOS GIGANTES

¿Cómo podían los depredadores superiores mejorar el tamaño de la población de su presa? La respuesta rompería el curso «normal» de los acontecimientos, es decir, los mecanismos y rutas que imperan en los ecosistemas pelágicos en ausencia de densidades elevadas de ballenas. Pero primero debemos formarnos una imagen cuantitativa de las densidades de fauna predominantes en esta zona antes de la caza de ballenas. Esto puede conseguirse leyendo los informes escritos por Hardy (1967) durante las expediciones del Discovery en el momento álgido de la caza de estos animales. Según sus diarios, se encontraban grandes ballenas, generalmente en grupos, más o menos a diario en la ACC al sur de África. Por el contrario, yo sólo he visto unos 10 o 20 rorcuales enanos, pero apenas un puñado de grandes ballenas, a lo largo de las 6 expediciones científicas de 2 meses de duración que he realizado en diferentes estaciones anuales durante los pasados 15 años en esta región a bordo del RV Polarstern.

Una de dichas expediciones tuvo lugar en la zona del límite del hielo del mar de Escocia (APP), donde no vimos ballenas azules, pero sí asistimos a la llegada y el pastoreo de un enjambre de krill, a lo largo de varias horas, sobre un florecimiento de diatomeas que estábamos estudiando durante una parada larga. Las densidades de krill eran tan grandes, que interfirieron en las mediciones de la luz y dejaron atrás concentraciones de amoníaco nunca antes registradas en la ACC superficial (Treguer y Jacques 1992). Las especies de diatomeas devoradas por el krill, que constituyen una flora típica del borde del hielo, fueron sustituidas por criptófitos. Aunque difícil de cuantificar, el impacto del banco de krill en toda la biota pelágica fue inmenso. La analogía con un enjambre de langostas o una manada de elefantes surgió cuando los datos pasaron a estar disponibles, poco después de que el cardumen de krill se marchara. Con toda seguridad, un enjambre como éste influye también en el balance de hierro, ya sea exportándolo fuera del sistema en forma de heces descendentes o intensificando la tasa de reciclaje. El que nosotros observamos dejó atrás una gran cantidad de materia fecal en la columna de agua, pero sus patrones de distribución vertical no indicaron que la exportación fuera el destino principal (González 1992). La impresión que obtuvimos fue que la mayor parte se recicló en la capa superficial.

Sería interesante seguir el destino del hierro en las comunidades de fitoplancton consumidas por el krill. La cuestión es que tales enjambres de krill debieron de ser mucho más abundantes en el pasado. En realidad, sus densidades habrían provocado un «condicionamiento» regular del medio. De hecho, la presión de pastoreo ejercida por el krill que vimos conllevó la transferencia de nutrientes esenciales desde el clásico florecimiento de diatomeas del borde del hielo –dominado por diatomeas pennadas de pequeño tamaño– hasta un florecimiento de flagelados que, muy probablemente, se desarrolló porque el krill había eliminado sus depredadores protis-

tas, como los ciliados, junto con las diatomeas. Este efecto mejoraría el reciclaje y prolongaría la vida útil de los átomos de hierro individuales en la capa superficial.

El enjambre de krill fue seguido por petreles, pero los mamíferos brillaron por su ausencia. Los bancos de krill como éste habrían sido el objetivo de las abundantes grandes ballenas que había antes del exterminio. Dado que las ballenas comían proteínas, pero acumulaban lípidos, secuestraban energía, y es muy posible que reciclaran elementos esenciales, en concreto hierro, que devolvían al ecosistema para que el fitoplancton pudiera fijar más energía. Las heces de las aves y los mamíferos marinos tienden a ser fluidas (foto 2.9) y, como están relativamente calientes, suben a la superficie antes de dispersarse (yo mismo he presenciado este fenómeno). Tomando la analogía terrestre de las sabanas y las estepas, donde el crecimiento de la hierba preferida por los ungulados herbívoros es estimulado por ellos mismos, conjeturo que el comportamiento alimentario de las ballenas y sus productos residuales condicionaban la capa superficial de una manera que fomentaba la abundancia de krill. Los escarabajos peloteros y las lombrices de tierra hacen de mediadores entre las heces de los ungulados y las hierbas del suelo, por lo que es posible que algunas especies del zooplancton, como *Oithona* o el harpacticóide *Microsetella*, desempeñen un papel similar en la zona pelágica. Tal «mecanismo de fertilización»



Foto 2.9: Un rorcual enano que se había alimentado de krill, fotografiado en el Penacho de la Península Antártica mientras defeca en el agua superficial, donde se aprecia la naturaleza fluida de las heces

Fuente: Smetacek y Nicol 2005. Agradecemos al capitán J. Borkowski III, del RV *Nathaniel Palmer*, la autorización para reproducir esta foto.

llevado a cabo por las ballenas habría aumentado la extensión espacial de la región productiva. En su ausencia, la productividad reciclada ha bajado, el área productiva se ha reducido y las salpas se han instalado en la zona.

Un mecanismo adicional mediante el cual los animales que nadan, incluido el zooplancton de más de 1 cm, pueden influir en su entorno consiste en la mezcla turbulenta de la columna de agua profunda, más allá de la profundidad que alcanza la zona de mezcla debida al viento. Este sorprendente efecto, planteado por primera vez a partir de consideraciones teóricas por Huntley y Zhou (2004), y confirmado ahora por mediciones de campo del krill del Pacífico norte (*Euphasia pacifica*) en migración vertical, tiene el potencial de mejorar la entrada de nutrientes a través de la piconclina hasta la capa superficial (Kunze et al. 2006). Dadas las altas densidades de krill y de ballenas que predominaban en el APP hace 100 años, el efecto debió de ser bastante significativo. Incluso se ha sugerido que el agotamiento global de peces y *stocks* de ballenas podría tener una influencia medible en la intensidad de la cinta transportadora del océano y, por tanto, también en el clima, a causa de la reducción de la mezcla turbulenta en el océano profundo (Kerr 2006). El impacto de este efecto «agitador» necesita ser investigado en diferentes regiones, pero constituye un buen ejemplo de cómo los animales de gran tamaño pueden modificar su entorno condicionándolo.

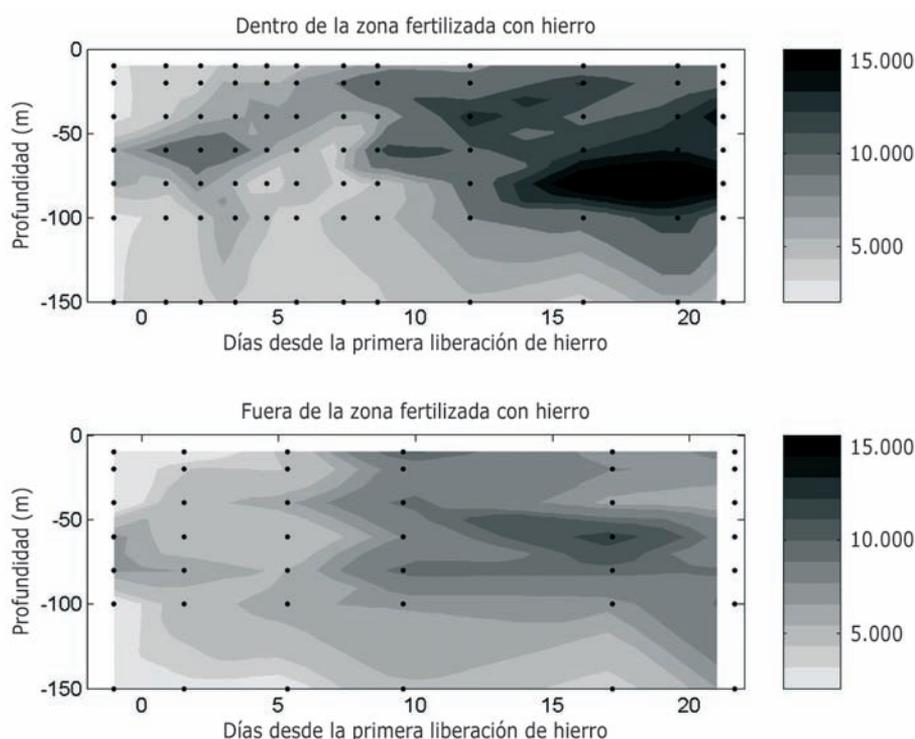
Los efectos positivos del condicionamiento ambiental, ya sea por fertilización o agitación, o por ambos métodos, aumentan con el incremento de la densidad de la población de ballenas. La capacidad de sustentación del sistema impone un límite, es decir, la competición por los recursos dentro de la población restringe el tamaño de ésta. Sin embargo, en el contexto del condicionamiento ambiental, dicha capacidad está vinculada al tamaño de la población de un modo dinámico. Es probable que las poblaciones de ballenas de las épocas glaciales del pasado fueran más grandes y que sus conexiones con las diatomeas y el krill fueran más estrechas como consecuencia de la mayor extensión y productividad de la zona de hielo marino estacional gracias a una mejor entrada de polvo (Abelmann et al. 2006). Además, la superficie total del hábitat habría sido mayor a causa del desplazamiento hacia el ecuador que experimentó el borde del hielo marino. Es posible que la ausencia en la ACC de pequeños peces planctívoros que formaban cardúmenes, como las sardinas, se debiera a la antigua presión de predación ejercida por los misticetos. Al parecer, las temperaturas bajas hacen más vulnerables a los peces frente al ataque de predadores de sangre caliente, a diferencia de lo que ocurre con invertebrados como los cefalópodos y el krill, que se cree que conservan su agilidad a través de un intervalo de temperaturas más amplio.

La cuestión que se plantea al considerar esta conexión es la siguiente: ¿qué tipo o fase de sistema pelágico secuestraría más CO₂ de la atmósfera por átomo de hierro: el sistema explosión-colapso de un florecimiento de diatomeas, que exporta grandes cantidades de biomasa nueva con contenido de hierro hacia las profundidades en la

estación de crecimiento (Smetacek, Assmy y Henjes 2004), o bien el sistema de reciclaje, en el que se consume la explosión y se impide así que se hunda? Los productos residuales del reciclaje serían devueltos posteriormente a un sistema alterado por la actividad de alimentación de los herbívoros. El segundo de los sistemas sufriría también pérdidas en las partículas descendentes, aunque ello ocurriría durante un periodo de tiempo dilatado, en el que la energía en forma de lípidos, canalizada hacia el exterior de la rueda de producción regenerada basada en el hierro, podría acumularse en los herbívoros y depredadores a lo largo de sucesivos ciclos anuales.

Conviene advertir que los tamaños del *stock* de copépodos en la ACC pueden hallarse en el mismo rango que las biomásas de los florecimientos de fitoplancton (Henjes et al. 2007). Suponiendo una eficacia ecológica del 30%, esta gran población de zooplancton necesitaría comer tres veces el equivalente a su biomasa en las aguas circundantes para poder duplicar su propio peso. Por tanto, el impacto del pastoreo, incluso únicamente el de los copépodos, es grande, y todavía podría haber sido mayor cuando aún había krill (gráfico 2.3). Así pues, la cuestión plan-

Gráfico 2.3: Acumulación de caparazones silíceos de diatomeas rotos (frústulas por litro) como indicador del pastoreo efectuado por los copépodos dentro y fuera de una zona fertilizada con hierro, en una imagen obtenida durante el experimento EisenEx



Fuente: Assmy et al. 2007. Datos de P. Assmy, AWI.

teada anteriormente se reduce a esta otra: ¿aumenta o disminuye la ratio Fe/C de las partículas descendentes a lo largo del gradiente que va de las células de diatomea nuevas a las heces recicladas? En realidad, ¿se hunde el hierro en forma de partículas oxidadas insolubles durante la producción regenerada o está siempre unido a alguna molécula orgánica, ya sea en forma disuelta o particulada? Los experimentos de fertilización que se han realizado indicaban algo distinto, porque el precipitado de hidróxido férrico coloidal –que debió de formarse a medida que la solución de sulfato ferroso acidificado liberada por la embarcación se mezclaba con el agua de mar alcalina– era utilizado por las diatomeas en mayor o menor grado. Por tanto, poco hierro se perdió, aunque esta forma de entrada fue, sin duda, la que con más probabilidad se hundió antes de ser utilizada. De hecho, este último destino se había predicho ya antes de los primeros experimentos. Así pues, o bien las diatomeas pueden absorber hidróxido férrico insoluble, o bien éste se hace accesible en otra forma a través de mecanismos que implican la participación de ligandos (moléculas orgánicas que fijan el hierro) presentes en el agua.

2.8. VERIFICACIÓN DE LA HIPÓTESIS

Todas estas relaciones hipotéticas analizadas hasta aquí no pueden comprobarse a partir de investigaciones de campo llevadas a cabo en transectos y cuadrículas, ni estudiarse en ensayos realizados en espacios cerrados. En los últimos 10 años han cobrado importancia los experimentos de fertilización in situ con hierro, como método fiable para la comprobación de hipótesis biogeoquímicas y ecológicas que no pueden confirmarse por otros medios. Efectuar experimentos a una escala mayor que los anteriores nos permitiría determinar el alcance actual de la limitación alimentaria del krill. De hecho, si se indujera un extenso florecimiento por fertilización y un enjambre de krill presente en la zona respondiera a dicho florecimiento aumentando sus niveles de pastoreo, tamaño individual y tasas de producción de huevos, todo ello podría interpretarse como una limitación actual del alimento. Una respuesta como ésta se ha descrito recientemente para una especie de copépodo (*Rhincalanus gigas*), que desarrolló sus gónadas y puso una cantidad inusualmente elevada de huevos tras la estimulación mediante un florecimiento inducido por la fertilización con hierro (Jansen et al. 2006). Asimismo, podría deducirse el impacto sobre las salpas: si su cantidad disminuyera en el florecimiento, se trataría en realidad de criaturas de aguas poco productivas; si se acrecentara su número durante el florecimiento, serían de hecho competidores del krill, tal como algún investigador ha sugerido. En ambos casos avanzaríamos en el conocimiento y la comprensión de las cadenas alimentarias pelágicas.

Un experimento de fertilización con hierro llevado a cabo en el APP para ampliar la estación de crecimiento añadiendo el suministro de hierro al sistema estival en regeneración no sólo verificaría la hipótesis del reciclaje y sus perspectivas de estimular los *stocks* de krill, actualmente en declive, sino también la hipótesis de John

Martin (1990) y su objetivo de secuestrar CO_2 . Ambas hipótesis resuelven cuestiones fundamentales de la ciencia del sistema integrado terrestre que son relevantes para nuestra comprensión del papel de la biosfera marina en el cambio climático, tanto en el pasado como en el presente. No solamente proporcionarían información básica sobre la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas pelágicos, sino que también ayudarían a validar diversos aspectos acerca de la paleoproductividad y el descenso del CO_2 atmosférico en las épocas glaciales. Midiendo la composición y la magnitud del flujo vertical (fitoplancton no consumido *versus* heces de zooplancton), aprenderíamos a optimizar la técnica de fertilización para secuestrar tanto carbono como sea posible por unidad de hierro. Debe señalarse que, si todos los macronutrientes no utilizados en la región HNLC de la ACC fueran absorbidos por el fitoplancton y convertidos en biomasa en la capa superficial mezclada que va hasta los 60 metros de profundidad, la cantidad de CO_2 extraído de la atmósfera para compensar el déficit resultante sería aproximadamente equivalente a la tasa anual de acumulación de CO_2 antropogénico en la atmósfera (unas 3 gigatoneladas). No está claro con qué frecuencia podría ser absorbida dicha cantidad, pero la humanidad no puede permitirse no considerar seriamente esta opción. Y si el krill y las ballenas se benefician de esta fertilización, tanto mejor. Sería el equivalente marino de la restauración y el mantenimiento del ecosistema.

2.9. CONCLUSIÓN

Tal como hemos indicado más arriba, la verdadera paradoja de la zona de hielo marino estacional de la Antártida es, o más bien era, la concentración de grandes *stocks* de animales, en concreto krill y sus depredadores vertebrados de respiración aérea, en una región relativamente pequeña, el APP, caracterizada hoy por una productividad moderada. Desafortunadamente, la «cadena trófica de los gigantes» ya no existe, por lo que no puede ser investigada, y su estructura y sus patrones de productividad primaria no pueden compararse con los de otras regiones, como el mar de Ross, para averiguar los mecanismos de mantenimiento de las elevadas concentraciones de biomasa animal. La regla general que establece eficacias de transferencia ecológica de 10:1 entre los niveles tróficos no puede aplicarse en este caso, lo que implica que esta «cadena trófica de los gigantes» debió de funcionar de una manera diferente, canalizando energía a niveles tróficos superiores con una eficacia mayor que la de las cadenas tróficas cuantificadas en cualquier otra región. Sin embargo, tal como muestran Jackson et al. (2001) en una evaluación de ecosistemas costeros de latitudes más bajas, los *stocks* de grandes animales marinos anteriores a la explotación humana debieron de ser mucho más grandes de lo que son desde épocas históricas. Así pues, la paradoja antártica quizá se deba simplemente al hecho de que, a causa de su inaccesibilidad, este océano fue el último ecosistema marino en ser esquilado por los humanos, y eso se produjo en un periodo en que el exterminio pudo documentarse sistemáticamente (Smetacek y Nicol 2005).

Los datos obtenidos al reconstruir las densidades de krill características del primer tercio del siglo XX son difíciles de creer si se comparan con las cifras actuales, ya que los *stocks* de krill han disminuido de manera significativa. Se piensa que el retroceso del hielo a lo largo de la Península Antártica como consecuencia del calentamiento global ha influido en este declive, porque el hielo marino de esta región ofrece protección y alimento –en forma de algas del hielo– a las larvas de krill durante su ascenso hacia la capa superficial. A lo largo de este artículo he sostenido que la actual merma de los *stocks* de krill es un resultado de la ruptura de la cadena trófica diatomeas-krill-ballas que tuvo lugar después de la eliminación de las ballenas. Aunque el efecto del retroceso del hielo marino debido al calentamiento global no puede ignorarse como causa de la reducción del krill, el papel de las ballenas en el mantenimiento de una alta productividad del fitoplancton y, por tanto, de una elevada biomasa de krill, en virtud del reciclaje de hierro, probablemente haya sido más significativo. Fundamento esta conclusión en las consideraciones siguientes:

1. La reducción de los *stocks* de ballenas no estuvo acompañada de un aumento significativo en el tamaño de los *stocks* de otros depredadores de krill más pequeños, lo que implica que no se acumuló ningún excedente de krill después de la desaparición de las ballenas.
2. La productividad del área ocupada por la cadena trófica de los gigantes parece haber disminuido, tal como se deduce de la comparación entre imágenes de satélite obtenidas en los años setenta del siglo XX (CZCS) y en la primera década del siglo XXI (SeaWiFS).
3. La proliferación de las salpas en la misma región es también un indicador de una productividad decreciente.
4. No es probable que el descenso de la productividad se deba a una reducción en la entrada de hierro «nuevo», pero sí a una disminución del hierro reciclado liberado por la alimentación de las ballenas y el krill.

La «hipótesis del reciclaje de hierro» para explicar el descenso de los *stocks* de krill puede verificarse mediante experimentos de fertilización con hierro a gran escala en el mar de Escocia. Aparte de aumentar nuestra comprensión del funcionamiento del ecosistema pelágico, dichos experimentos proporcionarían una ventaja adicional: comprobar la viabilidad de una fertilización a gran escala con hierro para secuestrar cantidades significativas de CO₂ atmosférico y, por tanto, mitigar los efectos del cambio climático, no sólo en los ecosistemas polares, sino también en los globales. El hielo marino antártico no está amenazado por un retroceso rápido a lo largo de este siglo, como sí ocurre con la banquisa ártica. Sin embargo, si se permite que las concentraciones de CO₂ atmosférico aumenten durante el próximo siglo, hay poca duda de que el hielo marino austral y sus ecosistemas dependientes del hielo también se verán gravemente afectados.

AGRADECIMIENTOS

Este artículo ha sido terminado durante mi estancia como científico adjunto en el Instituto Nacional de Oceanografía de Goa (India).

BIBLIOGRAFÍA

- ABELMANN, A., R. GERSONDE, G. CORTESE, G. KUHN y V. SMETACEK. «Extensive phytoplankton blooms in the Atlantic sector of the glacial Southern Ocean». *Paleoceanography* 21 (2006): PA1013, doi: 10.1029/2005PA001199.
- ANDERSON, R.F., Z. CHASE, M.Q. FLEISHER y J. SACHS. «The Southern Ocean's biological pump during the Last Glacial Maximum». *Deep Sea Research II* 49 (2002): 9-10.
- ASSMY, P., J. HENJES, C. KLAAS y V. SMETACEK. «Mechanisms determining species dominance in a phytoplankton bloom induced by the iron fertilization experiment EisenEx in the Southern Ocean». *Deep Sea Research I* (2007): doi: 10.1016/j.dsr.2006.12.005.
- ATKINSON, A., V. SIEGEL, E.A. PAKHOMOV y P. ROTHERY. «Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean». *Nature* 432 (2004): 100-103.
- BARBEAU, K., J. MOFFETT, D. CARON, P. CROOT y D. ERDNER. «Role of protozoan grazing in relieving iron limitation of phytoplankton». *Nature* 380 (1996): 61-64.
- BOYD, P.W., T. JICKELLS, C.S. LAW, S. BLAIN, E.A. BOYLE, K.O. BUESSELER, K.H. COALE et al. «A synthesis of mesoscale iron-enrichment experiments 1993-2005: key findings and implications for ocean biogeochemistry». *Science* 315 (2007): 612-617.
- BRANCH, T.A., K. MATSUOKA y T. MIYASHITA. «Evidence for increases in Antarctic blue whales based on Bayesian modelling». *Marine Mammal Science* 20 (2004): 726-754.
- CHISHOLM, S., P. FALKOWSKI y J. CULLEN. «Dis-crediting ocean fertilization». *Science* 294 (2001): 309-310.
- CLARKE, A., L.B. QUETIN y R.M. ROSS. «Laboratory and field estimates of the rate of faecal pellet production by Antarctic krill, *Euphausia superba*». *Marine Biology* 98 (1988): 557-563.
- EVERSON, I., J.L. WATKINS, D.G. BONE y K.G. FOOTE. «Implications of a new acoustic target strength for abundance estimates of Antarctic krill». *Nature* 345 (1990): 338-340.
- FALKOWSKI, P.G., R.T. BARBER y V. SMETACEK. «Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production». *Science* 281 (1998): 200-206.
- GONZÁLEZ, H.E. «The distribution and abundance of krill faecal material and oval pellets in the Scotia and Weddell Seas (Antarctica) and their role in particle flux». *Polar Biology* 12 (1992): 81-91.
- GREGG, W.W., y M.E. CONKRIGHT. «Decadal changes in global ocean chlorophyll». *Geophysical Research Letters* 29 (2002): 20 (21-24).
- HAGEN, W., E.S. VAN VLEET y G. KATTNER. «Seasonal lipid storage as overwintering strategy of Antarctic krill». *Marine Ecology Progress Series* 134 (1996): 85-89.
- HAMNER, W.M., y P.P. HAMNER. «Behaviour of Antarctic krill (*Euphausia superba*): schooling, foraging, and antipredatory behaviour». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57 (suplemento S3) (2000): 192-202.
- HARDY, A. *Great Waters*. New York: Harper and Row, 1967.

- HART, T.J. «Phytoplankton periodicity in Antarctic surface waters». *Discovery Reports* XXI (1942): 261-356.
- HENJES, J., P. ASSMY, C. KLAAS, P. VERITY y V. SMETACEK. «Response of microzooplankton (protists and small copepods) to an iron-induced phytoplankton bloom in the Southern Ocean (EisenEx)». *Deep Sea Research I* 54 (3) (2007): 363-384.
- HUNTLEY, M.E., M.D.G. LÓPEZ y D.M. KARL. «Top predators in the Southern Ocean as a major leak in the biological carbon pump». *Science* 253 (1991): 64-66.
- HUNTLEY, M.E., y M. ZHOU. «Influence of animals on turbulence in the sea». *Marine Ecology Progress Series* 273 (2004): 65-79.
- JACKSON, J.B.C., M.X. KIRBY, W.H. BERGER, K.A. BJORNALD, L.W. BOTSFORD, B.J. BOURQUE, R.H. BRADBURY et al. «Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems». *Science* 293 (2001): 629-638.
- JANSEN, S., C. KLAAS, S. KRÄGEFSKY, L. VON HARBOU y U. BATHMANN. «Reproductive response of the copepod *Rhincalanus gigas* to an iron-induced phytoplankton bloom in the Southern Ocean». *Polar Biology* 29 (2006): 1039-1044.
- KERR, R.A. «Creatures great and small are stirring the ocean». *Science* 313 (2006): 1717.
- KNOX, G.A. *The Biology of the Southern Ocean*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994.
- KUNZE, E., J.F. DOWER, I. BEVERIDGE, J. DEWEY y K.P. BARTLETT. «Observations of biologically generated turbulence in a coastal inlet». *Science* 313 (2006): 1768-1770.
- LAWS, R. «Seals and whales of the Southern Ocean». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 279 (1977): 81-96.
- LOEB, V., V. SIEGEL, O. HOLM-HANSEN, R. HEWITT, W. FRASER, W. TRIVELPIECE y S. TRIVELPIECE. «Effects of sea-ice extent and salp or krill dominance on the Antarctic food web». *Nature* 387 (1997): 897-900.
- MARE, W.K. DE LA. «Abrupt mid-twentieth-century decline in Antarctic sea ice extent from whaling records». *Nature* 389 (1997): 57-60.
- MARR, J.W.S. «The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana)». *Discovery Reports* 32 (1962): 437-465.
- MARTIN, J.H. «Glacial-interglacial CO₂ change: The iron hypothesis». *Paleoceanography* 5 (1990): 1-13.
- MORI, M., y D.G. BUTTERWORTH. «A first step towards modeling the krill-predator dynamics of the Antarctic ecosystem». *CCAMLR Science* 13 (2006): 217-277.
- NICOL, S., T. PAULY, N.L. BINDORFF, S. WRIGHT, D. THIELE, G.W. HOSIE, P.G. STRUTTON y E. WOEHLE. «Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent». *Nature* 406 (2000): 504-507.
- PAKHOMOV, E.A., P.W. FRONEMAN y R. PERISSINOTTO. «Salp/krill interactions in the Southern Ocean: spatial segregation and implications for the carbon flux». *Deep Sea Research* 49 (2002): 9-10.
- PAULY, D. «Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries». *Trends in Ecology and Evolution* 10 (1995): 430.
- PEINERT, R., B. V. BODUNGEN y V. SMETACEK. «Food web structure and loss rates». En W.H. Berger, V.S. Smetacek y G. Wefer, eds. *Productivity of the Ocean: Present and Past*. Chichester: John Wiley & Sons Ltd., 1989. 35-48.

- PRIDDLE, J., I.L. BOYD, M.J. WHITEHOUSE, E.J. MURPHY y J.P. CROXALL. «Estimates of Southern Ocean primary production – Constraints from predator carbon demand and nutrient drawdown». *Journal of Marine Systems* 17 (1998): 275-288.
- SMETACEK, V. «Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance». *Marine Biology* 84 (1985): 239-251.
- SMETACEK, V., R. SCHAREK y E.-M. NÖTHIG. «Seasonal and regional variation in the pelagic and its relationship to the life history cycle of krill». En K. Kerry y G. Hempel. *Antarctic Ecosystems*. Heidelberg: Springer-Verlag, 1990. 103-114.
- SMETACEK, V., P. ASSMY y J. HENJES. «The role of grazing in structuring Southern Ocean pelagic ecosystems and biogeochemical cycles». *Antarctic Science* 16 (2004): 541-558.
- SMETACEK, V., y S. NICOL. «Polar ocean ecosystems in a changing world». *Nature* 437 (2005): 362-368.
- TREGUER, P., y G. JACQUES. «Dynamics of nutrients and phytoplankton, and fluxes of carbon, nitrogen and silicon in the Antarctic Ocean». *Polar Biology* 12 (1992): 149-162.

ÍNDICE DE FOTOGRAFÍAS

Foto 2.1:	Ballena jorobada o yubarta (<i>Megaptera novaeangliae</i>). © Juan Carlos Muñoz	46
Foto 2.2:	Krill (<i>Euphasia superba</i>). © Institute of Marine and Coastal Sciences-Rutgers University	49
Foto 2.3:	Krill alimentándose de algas del hielo en la cara inferior del hielo marino. © Peter Marschall/AWI	54
Foto 2.4:	Dos individuos de krill en un acuario alimentándose en un denso cultivo de diatomeas del hielo agregadas. © Ulf Riebesell/AWI	56
Foto 2.5:	Ballena azul (<i>Balaenoptera musculus</i>). © Mark Carwardine/naturepl.com	59
Foto 2.6:	Yubarta durante la época de cría en aguas tropicales. © Juan Carlos Muñoz	63
Foto 2.7:	Pingüinos de Adelia (<i>Pygoscelis adeliae</i>). © Juan Carlos Muñoz	66
Foto 2.8:	Un témpano de hielo, levantado por las olas de la superficie del mar, muestra la capa de algas del hielo que posee en su cara inferior, el hábitat ideal para el krill. © Instituto Alfred Wegener para la Investigación Polar y Marina	70
Foto 2.9:	Un rorcual enano que se había alimentado de krill, fotografiado en el Penacho de la Península Antártica mientras defeca en el agua superficial, donde se aprecia la naturaleza fluida de las heces. © J. Borkowski III	73

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

Mapa 2.1:	Distribución de la clorofila en el océano Glacial Antártico	52
Gráfico 2.1:	Capturas de ballenas en las aguas antárticas desde 1904 hasta 1981	48
Gráfico 2.2:	Reducción de los <i>stocks</i> de krill en el Atlántico suroccidental desde 1976 hasta 2003	67
Gráfico 2.3:	Acumulación de caparazones silíceos de diatomeas rotos (frústulas por litro) como indicador del pastoreo efectuado por los copépodos dentro y fuera de una zona fertilizada con hierro, en una imagen obtenida durante el experimento EisenEx	75
Esquema 2.1:	El krill, su alimento principal (diatomeas y copépodos) y sus depredadores (aves, focas y ballenas), con su hábitat preferido como telón de fondo (fotos © B. Meyer/AWI)	55

3. EL CAMBIO CLIMÁTICO Y SUS REPERCUSIONES PARA LA MEGAFUNA ANTÁRTICA

Jaume Forcada
British Antarctic Survey
Consejo Nacional de Investigaciones Medioambientales
Cambridge, Reino Unido



LA MEGAFUNA ANTÁRTICA comprende la mayoría de las especies depredadoras que respiran aire: aves y mamíferos marinos. Estas especies tienen una elevada longevidad y una reproducción lenta, y por ello son vulnerables a cambios climáticos que aumentan la variabilidad en la tasa de crecimiento de sus poblaciones. Casi todas se sitúan en lo alto de las cadenas tróficas marinas, y el krill antártico constituye el principal alimento de muchas de ellas. A excepción de los cetáceos, con vida totalmente acuática, todas las demás especies dependen del medio terrestre para reproducirse. El impacto del cambio climático sobre la megafauna es mayor a nivel regional y presenta distintos niveles de expresión. Se manifiesta como consecuencia de alteraciones del clima y la meteorología a distintas escalas temporales, incluyendo años, décadas o periodos entre éstas, y generalmente está relacionado con fenómenos globales, como la Oscilación Sur de El Niño (ENSO, del inglés El Niño-Southern Oscillation). A lo largo del océano Glacial Antártico, diversas poblaciones de aves y mamíferos marinos han mostrado alteraciones cíclicas en su éxito reproductor, productividad y supervivencia que son congruentes con las alteraciones ambientales relacionadas con la ENSO. Estas últimas se manifiestan como reducciones de la extensión de la capa de hielo marino y como elevaciones de la temperatura del agua y del aire, y modifican temporalmente la estructura de los ecosistemas marinos. Los efectos sobre el krill y otras presas, junto con la transformación del medio terrestre y del hielo, repercuten en aves y mamíferos marinos. La disminución del alimento y del hábitat disponible durante las épocas de cría altera la distribución y abundancia de las especies de pinnípedos, pingüinos y otras aves marinas. Únicamente aquellas especies capaces de adaptarse a un ambiente más variable pueden sobrevivir con éxito al cambio climático. Para las otras especies, esto significa cambios en su distribución, abundancia y algunos aspectos de su biología.

3.1. INTRODUCCIÓN

La megafauna antártica se compone de organismos acuáticos, como los mamíferos marinos y los pingüinos, y de otros que están adaptados a la vida en el mar, como

◀ **Foto 3.1: Grupo de pingüinos rey (*Aptenodytes patagonicus*).** Los pingüinos, las aves más genuinamente antárticas, se están viendo gravemente afectadas por el calentamiento global y sus efectos sobre las poblaciones de krill, que constituye su principal fuente de alimento.

las aves marinas que vuelan. La mayoría de ellos dependen del medio terrestre para completar su ciclo vital. Algunos desarrollan parte de este ciclo sobre el hielo, pero otros necesitan superficies no cubiertas por éste para sobrevivir. El continente antártico es un desierto helado del cual sólo el 4% aproximadamente queda libre de hielo durante el verano. Esta estación provee de las escasas zonas costeras, fundamentales para la reproducción de estas especies. Sin embargo, toda la megafauna antártica, en mayor o menor medida, depende del hielo para su descanso, cría y obtención de alimento. Las plataformas de hielo y el hielo marino, además de proporcionar hábitat crítico, aseguran el suministro de alimento para la mayoría de estas especies, gracias a su dinámica e influencia en los procesos oceanográficos que favorecen la producción primaria.

El continente antártico está cubierto de hielo, situado sobre el medio terrestre, incluido el fondo del mar cuando está helado, y sobre el medio pelágico, formando plataformas. Las plataformas de hielo son dinámicas, ya que varían en extensión, grosor y cohesión a lo largo del año. De éstas se desprenden los icebergs, que van a la deriva con las corrientes marinas (foto 3.2). Más allá de las plataformas de hielo se encuentra el hielo marino creado por congelación de la superficie del mar con las bajas temperaturas del invierno antártico. Tanto las plataformas como el hielo marino resultan sensibles a pequeños cambios de temperatura. Por eso, los efectos más importantes del calentamiento global sobre la megafauna, mediados



Foto 3.2: Un iceberg a la deriva, en el que se observan los distintos tipos de hielo formados durante diferentes etapas. La compresión del hielo y el aporte de minerales generan coloraciones diversas.

por el aumento de la temperatura de la atmósfera y del océano, están relacionados con la alteración de la dinámica del hielo, tanto marino como terrestre, de su grosor y de su extensión en el espacio y el tiempo. Además, el incremento del aporte de agua dulce al océano, a través del deshielo acelerado de glaciares, icebergs y plataformas de hielo, modifica la biodiversidad y estructura de los ecosistemas marinos, de los que la megafauna constituye una parte integral.

Los efectos del calentamiento sobre la megafauna son múltiples, pero destacan dos tipos principales: los relacionados con la pérdida o ganancia de hábitat crítico, sin el cual la megafauna no puede vivir –como, por ejemplo, el medio físico necesario durante la época de cría de algunas aves y mamíferos marinos–; y los que modifican las redes tróficas y tienen repercusiones directas sobre el alimento de la megafauna. La contracción del área ocupada por el hielo marino afecta a las especies que más dependen de él para completar su ciclo reproductor. Por el contrario, otras menos dependientes del hielo posiblemente se beneficien de su reducción, con lo cual es razonable esperar alteraciones de las redes tróficas, de las comunidades de especies, de su distribución y de su abundancia. En muchos casos, las consecuencias del calentamiento global resultan de la interacción de múltiples factores, lo que da lugar a diferentes tipos de respuestas poblacionales entre distintas especies, con los consiguientes cambios en las comunidades y en los ecosistemas. Estos cambios se expresan regionalmente y a distintas escalas temporales, en función del impacto local del calentamiento, de los ciclos climáticos relacionados con éste, y de sus repercusiones sobre cada especie de la megafauna.

Las consecuencias del calentamiento global sobre la megafauna tienen lugar al mismo tiempo que otros impactos antropogénicos, como, por ejemplo, el aumento de las pesquerías marinas y, en menor medida, el incremento del turismo en determinadas zonas del continente antártico. En el caso del turismo, las secuelas son probablemente escasas. Sin embargo, el aumento de distintas pesquerías en el océano Antártico puede desestabilizar algunos ecosistemas marinos y ocasionar efectos directos e indirectos sobre la megafauna. Así pues, entender las repercusiones de la acción del hombre requiere el estudio combinado de distintos impactos sobre los ecosistemas, con especial énfasis en las regiones más afectadas por el calentamiento global, donde éste es más detectable. En estas regiones, la modificación de los ecosistemas por la pérdida del hielo resulta más importante y son mayores los impactos sobre la megafauna, sobre todo en especies sensibles a la reducción del hielo.

El impacto del calentamiento global en la megafauna antártica no es tan aparente como en el Ártico, donde la pérdida acelerada de hielo marino, sobre todo en verano, afecta al éxito reproductor y a la supervivencia de algunas especies de megafauna, como el oso polar (*Ursus maritimus*) (Derocher 2005). En menor grado, también repercute sobre las focas de Groenlandia (*Pagophilus groenlandicus*) y de

casco (*Cystophora cristata*) (Johnston et al. 2005), pues ambas dependen estrictamente de las plataformas de hielo y del hielo marino para criar. Sin embargo, una de las regiones australes donde ya se detectan cambios parecidos en la megafauna es la Península Antártica.

El calentamiento al oeste de la Península Antártica ha sido uno de los más rápidos y mayores del planeta. Las medias anuales de incremento de temperatura registradas en algunas de sus bases científicas a lo largo de los últimos 50 años son hasta 10 veces superiores a la media anual de calentamiento para todo el planeta (Vaughan et al. 2003). En las últimas décadas, la temperatura superficial del océano en esta región se ha elevado alrededor de 1 °C, y la subida ha sido mayor en los meses de invierno (Meredith y King 2005). Desde los años sesenta, los cambios en la circulación atmosférica conocidos como el Modo Anular del Hemisferio Sur (SAM, del inglés Southern Annular Mode) han aumentado la fuerza de los vientos del oeste sobre esta zona (Marshall, Van Lipzig y King 2006). Estos impactos constituyen la prueba irrefutable de la conexión entre la actividad humana y la destrucción de extensas áreas de algunas plataformas de hielo, como la placa Larsen.

3.2. EL ECOSISTEMA MARINO ANTÁRTICO Y LA IMPORTANCIA DEL KRILL PARA LA MEGAFUNA

Los ecosistemas antárticos están condicionados por la alta estacionalidad del clima y las extremas temperaturas del largo invierno. Grandes cambios en la irradiación solar y en la cobertura del hielo crean condiciones muy diferentes entre verano e invierno, y éstas atañen directamente a los organismos antárticos. Algunos efectos importantes varían en función de la tolerancia y adaptación de cada especie a las temperaturas extremas (Peck, Webb y Bailey 2004). Sin embargo, los que predeterminan la distribución y abundancia de la mayoría de las especies son aquellos que afectan a la fuente de alimento, que depende de los escasos meses estivales en que las condiciones resultan favorables para su desarrollo. Éste es el caso del plancton marino, situado en la base de la cadena trófica, y del resto de organismos que dependen de él para desarrollar sus ciclos reproductores y sobrevivir durante los meses de escasez del invierno. Para el plancton, los márgenes continentales son las zonas marinas más productivas de la Antártida. El aporte de minerales de origen terrestre durante el deshielo estacional favorece la formación de florecimientos de fitoplancton cerca de la costa. Además, el deshielo ayuda a estabilizar las capas superficiales del mar, acumulando biomasa de algas. En este medio tan productivo abundan crustáceos y salpas (plancton gelatinoso), los componentes predominantes en el zooplancton y el principal alimento de los depredadores, la mayoría de los cuales forman parte de la megafauna. Debido a la corta duración del verano, las cadenas tróficas también son relativamente cortas (Clarke 1985) y se articulan alrededor de varias especies clave, entre ellas el krill antártico (*Euphasia superba*).



Foto 3.3: Krill (*Euphasia superba*). La disminución del krill por efecto del calentamiento está teniendo un negativo impacto en cascada en muchas de las especies predatoras que integran la comunidad de grandes aves y mamíferos marinos antárticos.

Dada su gran densidad en el océano Antártico, los crustáceos desempeñan un papel fundamental en la estructuración y función de las redes tróficas marinas (Smetacek y Nicol 2005; Murphy et al. 2007), especialmente los eupasiáceos (el krill), de los cuales las principales especies tienen ciclos de vida ligados a los ciclos estacionales del hielo marino. El krill antártico es muy abundante y se distribuye desde el hielo marino hasta el medio oceánico, por lo que constituye el alimento más importante para peces, calamares, aves y mamíferos marinos. En el hielo, sobre todo durante su estado larvario, el krill encuentra algas de las que alimentarse y refugio frente a depredadores (Smetacek y Nicol 2005). Debido a esta dependencia del hielo, probablemente el krill sea uno de los grupos más afectados por las consecuencias del calentamiento global. Este cambio climático también repercute, indirectamente, sobre los principales depredadores del krill, para los que resulta difícil localizar otra fuente tan copiosa de alimento. Estos impactos cobran una relevancia más grande en las regiones donde el krill es abundante y el retroceso del hielo mayor.

Una de las zonas más productivas del océano Antártico es su sector atlántico suroeste, desde la Península Antártica hasta la Convergencia Antártica y el Arco de Escocia, incluyendo Georgia del Sur y las islas Sándwich del Sur. En esta área se encuentra la mayor densidad de krill de todo el océano Antártico (Atkinson et al.

2004), así como la mayor diversidad y abundancia de sus principales depredadores, incluyendo focas, lobos marinos, ballenas, pingüinos y otras aves marinas, sobre todo albatros y petreles (Laws 1984). Distintos fenómenos oceanográficos del mar de Escocia, incluyendo el rápido paso de la Corriente Circumpolar Antártica, su accidentada batimetría, la influencia del clima y la interacción de éste con el océano Pacífico a través de la Corriente Circumpolar Antártica, junto con la dinámica del hielo en el mar de Weddell, alteran el transporte del krill producido al oeste de la Península Antártica hacia el Arco de Escocia y sus islas. Debido a estas interacciones, los efectos del calentamiento sobre el clima y los océanos, tanto en esta región como en otras conectadas remotamente a ella, alteran la disponibilidad y abundancia del krill. Estas conexiones entre el medio ambiente físico de regiones del planeta separadas por grandes distancias, como el mar de Escocia y el océano Pacífico tropical (Trathan y Murphy 2002), ocurren gracias a la transferencia de anomalías climáticas de la atmósfera, la circulación del océano y los procesos físicos derivados de la interacción océano-atmósfera (Turner 2004). Estas interacciones afectan a toda la cadena trófica y, en última instancia, a la dinámica poblacional de los depredadores marinos (Forcada et al. 2005; Forcada et al. 2006; Trathan et al. 2006).

En los últimos 50 años, la extensión del hielo marino en este sector del océano Antártico se ha reducido como consecuencia del calentamiento global, y los glaciares han retrocedido notablemente (Cook et al. 2005), con lo que ha aumentado el aporte de agua dulce al océano. Esto ha repercutido directamente en las redes tróficas mediante la alteración de la dinámica del hielo y su impacto negativo en el krill antártico (Murphy et al. 2007). El descenso del hielo marino en invierno modifica la variedad y composición regional del fitoplancton, lo que favorece la proliferación de salpas y desfavorece al krill, cuya densidad y disponibilidad para sus depredadores disminuyen significativamente (Loeb et al. 1997; Atkinson et al. 2004). El incremento en el aporte de agua dulce proveniente del deshielo de los glaciares ha contribuido a la modificación estacional de la diversidad de especies del fitoplancton y, en consecuencia, del zooplancton marino (Moline et al. 2004). Teniendo en cuenta la oceanografía y la dinámica del hielo en el mar de Weddell, al sur del mar de Escocia, así como los efectos del clima global y la oceanografía en el océano Pacífico, el impacto del calentamiento sobre la Península Antártica no sólo afecta a los límites del hielo y a sus depredadores, sino también a los de sus islas subantárticas.

En otras regiones antárticas, la dinámica del hielo es distinta (Zwally et al. 2002; Parkinson 2004) y los efectos del calentamiento global sobre los ecosistemas marinos resultan menos detectables. Por ejemplo, en el mar de Ross, en el sector pacífico del océano Antártico, la extensión de hielo marino parece haberse ampliado en los últimos años, y los efectos del calentamiento son quizá menos perceptibles que en la Península Antártica; sin embargo, las temperaturas de la troposfera y las capas altas de la atmósfera también parecen haber aumentado

considerablemente en estas regiones (Turner et al. 2006), y su dinámica está desligada de la de las capas más bajas, en contacto con el hielo. Por eso no se conocen con exactitud las consecuencias a largo plazo de este rápido calentamiento y es importante evaluar sus efectos desde un punto de vista regional. Para obtener conclusiones globales sobre los impactos del calentamiento necesitamos realizar estudios comparativos sobre los diferentes efectos en los ecosistemas marinos de distintas regiones antárticas.

3.3. MEGAFUNA ANTÁRTICA: BIOLOGÍA, ADAPTACIÓN AL HIELO Y HÁBITATS CRÍTICOS

En la megafauna hay grupos de especies que dependen del medio terrestre para completar su ciclo vital, como los pinnípedos (focas y lobos marinos) y las aves marinas (principalmente pingüinos, albatros y petreles), y especies exclusivamente acuáticas, como los cetáceos. De entre estos grupos, no todas las especies evolucionaron y se adaptaron a ambientes antárticos del mismo modo, ni durante el mismo periodo geológico, y, por tanto, lo hicieron en un contexto ecológico distinto. La variación en los valores de diferentes parámetros biológicos (edad de maduración sexual, fecundidad, crecimiento y tasa de supervivencia) como respuesta a ambientes extremos resulta específica para cada especie, y esta variación



Foto 3.4: Pingüinos emperador (*Aptenodytes forsteri*) buceando. Se trata de los vertebrados mejor adaptados a las inhóspitas condiciones de la Antártida, hasta el punto de ser los únicos pingüinos capaces de soportar el invierno en estas latitudes, con temperaturas de hasta $-50\text{ }^{\circ}\text{C}$.

determina sus procesos demográficos y su dinámica poblacional. A su vez, la demografía determina su distribución y abundancia. Por otro lado, las adaptaciones ecofisiológicas de cada especie (por ejemplo, la tolerancia a temperaturas extremas o la vida acuática o semiacuática) limitan o favorecen su adaptación al hielo y otras condiciones de vida extremas. Por eso es necesario distinguir estrategias biológicas y mecanismos de adaptación específicos para entender las consecuencias del calentamiento global sobre distintas especies.

Debido a la marcada estacionalidad de los ecosistemas antárticos, las especies de la megafauna tuvieron que adaptar sus ciclos vitales a los cambios climatológicos y físicos extremos que se producen entre verano e invierno. Así, la casi totalidad de la megafauna se reproduce durante el verano austral, cuando la extensión del hielo marino retrocede y hace el medio terrestre más accesible. Sin embargo, este espacio libre de hielo es muy reducido, por lo que la competición por él resulta localmente importante. Finalizada la reproducción, la mayoría de las especies realizan movimientos migratorios o de dispersión, ya que no pueden sobrevivir al invierno antártico. Algunas vagan y viven en el océano en busca de alimento; otras efectúan dispersiones hacia territorios invernales más al norte; y, finalmente, otras permanecen en el hielo, cerca de zonas donde el alimento resulta accesible, como ocurre en las polinias, aberturas en el hielo marino –formadas por fuertes corrientes oceánicas– que permiten el acceso seguro al mar para encontrar alimento.

Dada la alta estacionalidad de los ciclos vitales, todas las especies dependen de estímulos o señales ambientales que les indican cuándo es el momento adecuado para emprender sus movimientos migratorios o desarrollar las distintas fases de su ciclo vital. La alteración de estos estímulos por el calentamiento global (por ejemplo, los cambios en el inicio del deshielo en primavera o en la formación del hielo en otoño, o los cambios de temperatura) puede tener consecuencias importantes para las poblaciones y las comunidades de organismos (Barbraud y Weimerskirch 2006). En años en los que el retroceso del hielo resulta extremo debido a anomalías del clima, aunque existe más espacio disponible para la cría de aves y pinnípedos, éstos normalmente no retornan a nidificar o a criar en mayor cantidad, ya que también suele haber una menor disponibilidad de alimento asociada al clima adverso.

La escasez de territorio no cubierto de hielo y la influencia del clima y los cambios físicos del continente antártico hacen que las islas antárticas y subantárticas sean muy importantes para la megafauna. Su disponibilidad de territorio y su fácil acceso al alimento suelen ser mayores que en el continente, y constituyen lugares de reproducción óptimos para aves marinas y pinnípedos. Muchas de estas islas se hallan alejadas del continente, como las islas del Arco de Escocia o las del sector índico del océano Antártico, incluyendo los archipiélagos de Kerguelen y Crozet. En estos archipiélagos, la mayoría de los depredadores dependen casi exclusivamente del alimento que encuentran en el medio pelágico. Sin embargo, la disponibilidad de este alimento, constituido principalmente por el

krill o por especies depredadoras del krill, puede resultar mucho más variable e impredecible que en otras zonas, debido a las interacciones entre el clima y distintos fenómenos oceanográficos.

3.3.1. Variabilidad biológica y adaptación al hielo

Durante la época de cría, que se reduce a los escasos meses de verano, tanto mamíferos como aves marinas se congregan en colonias situadas en tierra o sobre el hielo. Sin embargo, la adaptación a ciclos estacionales es distinta en ambos grupos y varía principalmente en función de sus requerimientos energéticos.

3.3.1.1. AVES MARINAS

En las aves marinas, la mayor inversión de energía en la reproducción se produce durante la alimentación de los pollos, que se alarga hasta que éstos se independizan de sus padres. En los pingüinos, la independencia suele ocurrir un mes después de la eclosión de los huevos. Durante este tiempo, los padres realizan múltiples viajes de alimentación al mar y deben asegurar un suministro constante de presas para garantizar el éxito reproductor y el mantenimiento de los pequeños. En esta época dependen del medio marino, que debe abastecerlos de presas, pero están limitados por la distancia que pueden viajar desde la colonia de cría para encontrarlas, así como por el tiempo máximo que pueden invertir en estos viajes sin perjudicar el desarrollo de los pollos. En otras aves marinas, y en particular en los albatros, los pollos se toman más tiempo para alcanzar la independencia. En el caso extremo del albatros viajero (*Diomedea exulans*), la independencia puede tardar hasta ocho meses, con lo que la inversión energética de los padres en la cría resulta mucho mayor, y esto da lugar a ciclos de cría bianuales.

Los efectos del calentamiento sobre las aves marinas se han detectado principalmente entre aquellas especies que dependen de una fuente abundante, constante y cercana de alimento, y cuyos pollos alcanzan rápidamente la independencia, como los pingüinos. Para éstos, los efectos del calentamiento sobre los ecosistemas conllevan una disminución del alimento disponible, que repercute principalmente en su éxito reproductor (Fraser y Hofmann 2003; Forcada et al. 2006; Trathan et al. 2006). En años en los que la extensión del hielo marino es baja, debido al aumento de las temperaturas, la disponibilidad de krill disminuye. Éste constituye la presa principal de muchos pingüinos y algunos petreles, que deben permanecer mayor tiempo en el mar buscando alimento.

En otras aves marinas menos dependientes del entorno físico y biológico más próximo a las colonias de cría, la obtención de alimento puede producirse a centenares o incluso a miles de kilómetros de distancia. Por ejemplo, muchos albatros que nidifican en islas subantárticas viajan durante días recorriendo centena-

res de kilómetros en busca de alimento antes de volver a sus nidos y alimentar a sus pollos. Éste es el caso del albatros de ceja negra (*Talassarche melanophrys*) y del albatros de cabeza gris (*Talassarche chrysostoma*) (foto 3.5), los cuales anidan en Georgia del Sur y viajan regularmente hasta la plataforma continental patagónica o la Península Antártica, en pos de presas como calamares y krill, respectivamente. La capacidad de desplazarse largas distancias en poco tiempo les permite acceder a presas más lejanas y dispersar el esfuerzo de búsqueda de alimento, con lo cual pueden maximizar la cantidad de comida que transfieren a los pollos tras su regreso a la colonia. Para estas especies que no dependen directamente del hielo marino, las anomalías ambientales relacionadas con cambios climáticos tienen un efecto menor.

En otras especies de petreles, como el petrel de nieve (*Pagodroma nivea*) (foto 3.6), la dependencia del hielo limita el acceso al alimento. Este petrel nidifica estrictamente en zonas cubiertas de hielo o nieve, a veces situadas a centenares de kilómetros de distancia de su fuente principal de alimento, el krill. Para nutrir a sus pollos, los padres deben recorrer estas distancias frecuentemente, con lo que invierten gran cantidad de energía en viajar. Dada la relación del krill con el hielo marino, el petrel de nieve se ve afectado en años en los que el hielo retrocede significativamente y reduce la disponibilidad de krill y de otro tipo de recursos dependientes del hielo (Jenouvrier, Barbraud y Weimerskirch 2005). Como la



Foto 3.5: Un albatros de cabeza gris (*Talassarche chrysostoma*) cebando a su polluelo en Georgia del Sur, tras un largo viaje en busca de alimento

mayoría de petreles y albatros, el petrel de nieve es una especie longeva, que se reproduce despacio y tarda en alcanzar la madurez sexual. Esto requiere una regulación efectiva de la energía que invierte en la reproducción en comparación con la que utiliza para sobrevivir. Dado que la reproducción puede ser costosa, el petrel de nieve sobrevive a expensas de no reproducirse en aquellos años en los que el clima y la dinámica del hielo marino afectan a la cobertura de hielo marino y a la disponibilidad de alimento.

De entre los pingüinos antárticos, el de Adelia (*Pygoscelis adeliae*) y el emperador (*Aptenodytes forsteri*) son los más afines al hielo. El pingüino emperador es uno de los vertebrados antárticos más adaptados al hielo, capaz de sobrevivir a temperaturas inferiores a $-50\text{ }^{\circ}\text{C}$ durante las tormentas del invierno, en uno de los ambientes más extremos y hostiles del planeta. Presenta uno de los ciclos reproductores más largos, que empieza en marzo, durante el invierno, y finaliza en diciembre, durante el verano. La cría tiene lugar en el hielo marino de rápida formación, que es el que solidifica en invierno sobre el mar y rompe en verano. Durante la incubación y eclosión de su único huevo, así como en las primeras semanas de vida del pollo, los machos resisten más de tres meses sin alimento, expuestos a temperaturas extremas, y llegan a perder hasta el 45% de su peso corporal. Durante este periodo, las hembras se alimentan en el mar, principalmente de peces. Estudios sobre esta especie en el sector índico del océano Antártico indican



Foto 3.6: Petrel de nieve (*Pagodroma nivea*). Estas aves marinas crían en zonas permanentemente heladas alejadas del mar, por lo que deben desplazarse cientos de kilómetros para encontrar el krill, principal alimento con que ceban a sus pollos.

que los machos sobreviven menos que las hembras, debido a su mayor inversión de energía en la reproducción. Sin embargo, el aumento de temperatura en verano y en invierno puede reducir la supervivencia en ambos sexos; en particular, la disminución extrema de la extensión de hielo marino puede incrementar la mortalidad en los machos (Jenouvrier, Barbraud y Weimerskirch 2005), como consecuencia de la posible menor disponibilidad de alimento.

Las estrategias biológicas del pingüino emperador y del petrel de nieve –las aves más adaptadas al hielo antártico– contrastan en diversos aspectos (Jenouvrier, Barbraud y Weimerskirch 2005). El pingüino emperador se reproduce casi cada año, a pesar de las condiciones extremas y del coste que esto representa para los machos adultos, mientras que el petrel de nieve puede diferir la reproducción para evitar dicho coste y presenta un ciclo reproductor más corto. El pingüino emperador empieza pronto a reproducirse, mientras que el petrel de nieve puede tardar más de siete años y su longevidad es posiblemente mayor a la del pingüino emperador. Sin embargo, para ambas especies una mayor reducción del hielo marino podría dar lugar a cambios poblacionales importantes a largo plazo.

3.3.1.2. MAMÍFEROS MARINOS

A diferencia de las aves marinas, cuyo esfuerzo reproductor se limita a la puesta y el desarrollo del huevo, los mamíferos tienen una larga gestación, cuya última fase requiere un elevado gasto energético para las madres. Entre los pinnípedos antárticos, el periodo de gestación equivale habitualmente al intervalo entre dos veranos consecutivos. Después, durante la lactancia, las hembras deben transferir a las crías una cantidad de energía aún mayor que durante la gestación. En las focas (fócidos), la lactancia dura un mes como máximo; y entre los otarios, concretamente en el lobo marino antártico (*Arctocephalus gazella*), cerca de cuatro meses. Por lo general, la lactancia en los otarios (lobos y leones marinos) suele dilatarse cerca de un año, pero el acortamiento a cuatro meses quizá sea la única adaptación posible que permite al lobo marino sobrevivir a la estacionalidad antártica. La mayoría de las especies de pinnípedos pueden reproducirse en veranos consecutivos, por lo que la nueva gestación comienza mientras la cría del año lacta. Esto hace que las hembras sean más dependientes del medio terrestre cuando llega el momento de los nacimientos, al margen de las condiciones ambientales y de la disponibilidad de alimento. Para el lobo marino antártico, cuyo éxito reproductor se basa en una lactancia más reducida que la de otros congéneres y en una independencia más temprana de las crías, las condiciones de escasez de alimento son aún más difíciles de sobrellevar que para otros pinnípedos.

Para poder completar el ciclo reproductor y transferir toda la energía necesaria durante la lactancia, los pinnípedos han desarrollado dos estrategias distintas de alimentación y almacenamiento de energía (figura 3.1). Una de ellas, llamada reproducción capital, consiste en la acumulación de reservas energéticas en forma

Figura 3.1: Estrategias reproductivas de los pinnípedos antárticos



A: En el elefante marino austral, la lactancia de las crías depende del almacenamiento de reservas lipídicas, acumuladas por las madres lejos de las zonas de reproducción. **B:** En el lobo marino antártico, la cría y lactancia son simultáneas a la obtención de comida por parte de las madres, que dependen del alimento cercano a las zonas de reproducción; esto, junto con una lactancia más prolongada, las hace más vulnerables a la disminución de recursos debida a los efectos del calentamiento. Ciclo reproductor: Ov: ovulación; Oe: estrus; Di: diapausa; Im: implantación del embrión; Ge: gestación; Pa: parto; La: lactancia; De: destete.

de tejido lipídico, las cuales se movilizan y utilizan durante la época de cría, en la que los adultos generalmente no se alimentan, lo cual exige también reservas suficientes para mantener sus funciones corporales y su metabolismo. Esta estrategia es la que emplean todas las focas antárticas, desde el elefante marino austral (*Mirounga leonina*) hasta las focas leopardo (*Hydrurga leptonyx*), cangrejera (*Lobodon carcinophagus*), de Weddell (*Leptonychotes weddelli*) y de Ross (*Ommatophoca rossi*) (figura 3.2). La otra estrategia, llamada reproducción por inversión, requiere una fuente de alimento cercana a la colonia de cría y suficiente para abastecer las necesidades energéticas de madres e hijos. Al igual que hacen los pingüinos durante la reproducción, las madres de lobo marino realizan múltiples viajes de alimentación al mar y deben volver al medio terrestre para amamantar a sus crías. Esto limita el tiempo de alimentación en el mar –por lo general no superior a una semana–, durante el cual transforman gran parte del alimento ingerido en leche. Esta estrategia utilizada por el lobo marino antártico aumenta mucho su dependencia de las condiciones ambientales que determinan la disponibilidad de alimento cerca de las colonias de cría.

Los efectos del calentamiento global sobre los pinnípedos se observan principalmente durante la época de cría o en los meses previos, cuando los adultos deben acumular reservas suficientes. Las repercusiones más evidentes están relacionadas

Figura 3.2: Variación latitudinal de la distribución de focas y lobos marinos antárticos



En la figura, cada color representa a una especie, y la variación de tono en la escala latitudinal de la derecha indica la variabilidad en su distribución sur-norte; los colores más intensos equivalen al centro de su distribución, y los menos intensos corresponden a los límites de ésta. La foca de Weddell es el pinnípedo más adaptado al hielo y el más resistente a condiciones extremas. El lobo marino antártico es el menos adaptado al hielo y necesita superficies libres de éste para la cría.



Foto 3.7: Lobo marino antártico (*Arctocephalus gazella*). El éxito reproductor de este otárido se halla condicionado por los cambios que se producen en el clima y en la cantidad de krill.

con las alteraciones climáticas que modifican los ecosistemas y la fuente de alimento principal de los individuos reproductores. Así, por ejemplo, en el lobo marino antártico que cría en Georgia del Sur se ha visto que la productividad, el éxito reproductor y otros parámetros vitales disminuyen con los cambios ambientales derivados del fenómeno de El Niño en el Pacífico tropical (Forcada et al. 2005). Esta alteración climática se transfiere al sector atlántico suroeste del océano Antártico y se manifiesta mediante elevadas temperaturas del mar y con una reducción de la extensión del hielo marino en invierno. En esta región, el descenso de la cobertura del hielo está asociado a una menor disponibilidad de alimento para los lobos marinos, tanto de krill antártico –su presa principal– como de las especies de peces que forman parte de su dieta.

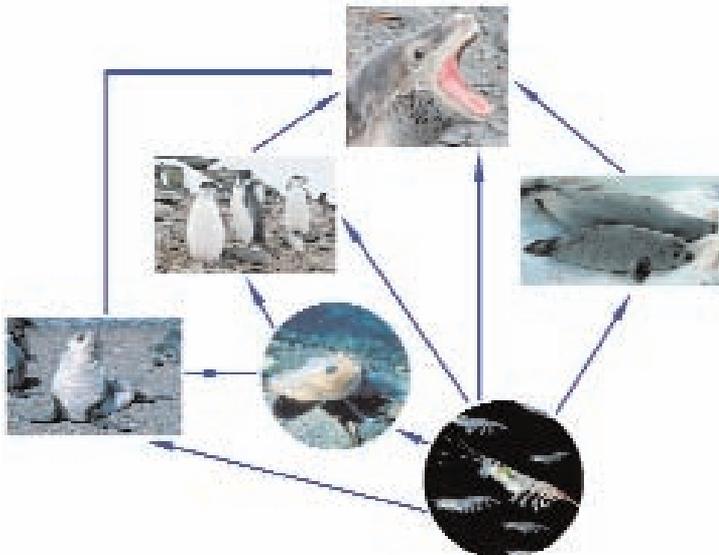
En el elefante marino austral, que tiene una estrategia completamente opuesta a la del lobo marino antártico y una distribución latitudinal más amplia, también se han observado los efectos de El Niño en la supervivencia de las crías. Las madres de elefante marino acumulan reservas lipídicas ingiriendo más alimento en la última fase de la gestación. Por lo general, esto suele ocurrir por encima de los límites de la Convergencia Antártica, la zona que separa el océano Antártico de aguas templadas y subtropicales. Tras el nacimiento de las crías, éstas son amamantadas durante un mes escaso, en el que se les transfiere una enorme cantidad de energía. Las crías se independizan con el destete, y a partir de ese momento deben sobrevivir utilizando sus propias reservas y otros recursos. En algunos años de El Niño, la disponibilidad de alimento para madres y crías es mayor, ya que repercute positivamente sobre la abundancia de calamares, una de sus presas principales. La mayor inversión de energía en años de anomalías climáticas parece favorecer la supervivencia de las crías de primer año en la isla Macquarie (McMahon y Burton 2005). En esta especie y región del océano Antártico, El Niño tiene efectos opuestos a los observados en el lobo marino antártico de Georgia del Sur.

Entre las focas propiamente antárticas, los efectos del calentamiento no son tan evidentes, debido a su capacidad para sobrevivir de las reservas de alimento acumuladas fuera de la época de cría. En estas especies, a diferencia de lo que sucede con las focas árticas, como la ocelada, la reducción del hielo marino no supone una pérdida de acceso a la fuente principal de alimento, ni tampoco una pérdida de protección de las crías frente a depredadores. De entre las focas antárticas, la más adaptada al hielo es la de Weddell (figura 3.2), que se alimenta principalmente de grandes peces bentónicos, cuya disponibilidad no parece haber disminuido con el retroceso del hielo marino. Por otra parte, la foca de Weddell está adaptada a temperaturas extremas, y su éxito reproductor depende de las condiciones ambientales. En condiciones de temperaturas extremas y fuertes tormentas se puede producir la pérdida de la cría. Sin embargo, las madres están suficientemente bien adaptadas y capacitadas para sobrevivir a estas condiciones. La estabilidad de las poblaciones queda así asegurada, ya que las madres sobreviven a pesar de perder ocasionalmente a las crías. Por el contrario, los efectos ambientales extremos en el lobo marino

antártico afectan tanto a madres como a crías, lo cual conlleva una mayor variabilidad en las trayectorias demográficas y el crecimiento neto de sus poblaciones, que a largo plazo puede producir disminuciones poblacionales importantes.

En otras focas antárticas, la adaptación al hielo es distinta. Por ejemplo, la foca leopardo (esquema 3.1), uno de los principales depredadores antárticos, se asocia al hielo, especialmente al hielo marino de rápida formación, así como a fragmentos de hielo flotantes e icebergs, en los que suele descansar después de sus actividades depredadoras. El nacimiento de sus crías ocurre en las plataformas de hielo y en el hielo marino de rápida formación, pero, a diferencia de la foca de Weddell, la foca leopardo no permanece todo el tiempo sobre el hielo. Durante la época de cría, la foca leopardo se alimenta de especies animales también asociadas al hielo, como el krill antártico, algunas especies de peces bentónicos, pingüinos y, sobre todo, de las crías de otros pinnípedos, especialmente de foca cangrejera. En muchas regiones antárticas, las crías de foca cangrejera constituyen una fuente principal de alimento, hasta el punto de que se especula sobre el hecho de que la foca leopardo presenta un ciclo reproductor más flexible y adaptable a la estacionalidad antártica que el de otras focas (por ejemplo, la foca de Weddell y la cangrejera) como mecanismo que le permite tener sus propias crías cuando otras especies, como la foca cangrejera, ya han parido las suyas, para así poder alimentarse de estas últimas. Por otro lado, al no tratarse de un depredador selectivo, la foca leopardo puede

Esquema 3.1: La foca leopardo y sus principales presas



La foca leopardo es uno de los mayores depredadores antárticos. No se trata de un depredador específico, por lo que puede alimentarse tanto de krill como de las crías de otros pinnípedos. Sin embargo, los efectos en cascada que ocurren en las redes tróficas con los cambios climáticos pueden alterar negativamente la disponibilidad de muchas de sus presas a la vez, dificultando con ello su obtención de alimento.



Foto 3.8: Foca leopardo (*Hydrurga leptonyx*). Esta foca es el mayor y más eficaz predador presente en aguas antárticas, lo que la sitúa en la cúspide de la cadena alimentaria. Entre sus presas figuran crías de otras focas y pingüinos. La foto muestra el momento en que una foca leopardo captura, bajo el agua, un pingüino de Adelia.

cambiar de presas en función de su disponibilidad, lo que en principio la haría menos sensible a cambios climáticos que disminuyan la abundancia de alimento. Sin embargo, en épocas en que las anomalías climáticas reducen la extensión del hielo marino también desciende considerablemente para las focas leopardo la disponibilidad tanto de krill antártico como de sus múltiples depredadores, ya que estas condiciones alteran significativamente las redes tróficas. Además, la foca leopardo tiene una época de dispersión después del periodo reproductor que está asociada a los cambios ambientales de origen climático (Jessopp et al. 2004), por lo que en años de elevadas temperaturas marinas y menor cobertura de hielo se altera la fase dispersiva y baja cuantiosamente el número de focas leopardo que viajan a las colonias reproductoras de pingüinos y lobos marinos de islas antárticas y subantárticas. Estas condiciones están asociadas a una menor abundancia de krill para los pingüinos en las colonias de cría (Fraser y Hofmann 2003) y parecen indicar también que hay menos alimento disponible para las focas leopardo.

La información sobre los efectos del calentamiento en el resto de las focas antárticas es más escasa, especialmente en la foca de Ross, cuya biología aún se desconoce en gran medida. Por otro lado, todavía se especula acerca de la expansión en la distribución y el aumento poblacional de la foca cangrejera como resultado de

la eliminación o disminución de las ballenas en muchas regiones antárticas. Al reducir la presión de depredación de las ballenas sobre el krill, las focas cangreje-ras, cuyo principal alimento también es el krill, podrían haber acrecentado sus efectivos poblacionales gracias al llamado «superávit» de krill. Durante muchos años se ha considerado que esta especie de foca representa casi el 70% de la bio-masa mundial de pinnípedos y alcanzó este estatus gracias al citado superávit. Pero al tratarse de una especie fundamentalmente dependiente del krill, también podría pensarse que sería una de las más perjudicadas, indirectamente, por los efectos del calentamiento sobre éste. Sin embargo, no se sabe con certeza si esto está ocurrien-do, ya que las estimaciones de abundancia disponibles no resultan muy fiables y se desconocen los efectivos poblacionales reales de esta especie.

La teoría del superávit de krill, que actualmente podría cuestionarse debido a las pruebas sobre la disminución de sus efectivos (Atkinson et al. 2004; v. capítulo 2), también se ha utilizado como una posible explicación para los cambios observa-dos entre especies de pingüinos antárticos (Fraser et al. 1992). Sin embargo, como se explica en el siguiente apartado, resultan más convincentes los efectos combina-dos del calentamiento global sobre la transformación de hábitats críticos, por un lado, y, por otro, sobre el aumento de la fluctuación de los ecosistemas marinos y la consiguiente alteración de la disponibilidad de alimento de estas especies (Fra-ser y Hofmann 2003; Forcada et al. 2006).

En los cetáceos, principalmente en las ballenas, no se han podido establecer con claridad las repercusiones del cambio climático, ya que su gran dispersión a lo largo del océano Glacial Antártico, sus amplios movimientos migratorios y su baja densidad poblacional dificultan el estudio detallado de su ecología en relación con la dinámica del hielo y el clima. Sin embargo, se han identificado varios escenarios e hipótesis acerca de los efectos adversos que podría ocasionar el calentamiento sobre algunas especies. Entre éstos, los más probables están relacionados con los efectos del clima global sobre el medio ambiente mediados por fenómenos climá-ticos cíclicos como El Niño. Éste es el caso de la ballena franca austral (*Eubalae-na australis*), cuya productividad y éxito reproductor parecen disminuir con el aumento de la temperatura global (Leaper et al. 2006). Sin embargo, aún se desco-nocen la distribución exacta y la abundancia de la mayoría de las especies de balle-nas en la Antártida, ya que muchas poblaciones fueron intensamente explotadas para su comercialización. Existen indicios de recuperación en algunas poblacio-nes, incluidas las de las especies más perjudicadas, como la ballena azul (*Balaenop-tera musculus*), pero su gran dispersión invernal y la baja densidad en toda su área de distribución siguen poniendo bastantes trabas para su estudio. En general es posible que la reducción de su presa principal provocada por el aumento en la fre-cuencia de anomalías climáticas, especialmente las que tienen efectos extremos sobre el medio ambiente, y en particular sobre el hielo marino, determine el esta-do nutritivo de las madres y cause variabilidad en algunos parámetros de la biolo-gía reproductiva.

3.3.2. Adaptación al hielo y hábitats críticos

Uno de los ejemplos más claros de los efectos del calentamiento global sobre la megafauna es el cambio poblacional y de distribución observado en especies congénicas de pingüinos que habitan y crían en las mismas regiones. Aquí se combina la transformación o pérdida del hábitat crítico para la cría con la fluctuación del ecosistema marino y la consecuente alteración de la disponibilidad de alimento. Las secuelas más evidentes se han detectado en la Península Antártica e islas adyacentes.

El pingüino de Adelia, junto con el barbijo (*Pygoscelis antarctica*) y el papúa (*Pygoscelis papua*), todos ellos pinguicélidos y de morfología y hábitos parecidos, son los más afectados por las consecuencias del calentamiento, observadas sobre todo en la Península Antártica y en las islas antárticas y subantárticas adyacentes (Fraser y Hofmann 2003; Forcada et al. 2006). El pingüino papúa es una especie esencialmente subantártica y cuenta con una subespecie en la Península Antártica. El pingüino de Adelia presenta una distribución circunantártica –sobre todo en el continente–, ligada estrechamente al hielo, y en invierno se encuentra principalmente en la zona marginal de éste. El pingüino barbijo se restringe a la porción marítima de la zona norte del continente, y durante la época de cría habita sobre todo islas antárticas y subantárticas. Las tres especies a veces concurren en las mismas áreas geográficas, por lo que se las considera especies simpátricas. Sin embargo, existe cierta segregación ecológica entre ellas, debida especialmente a la adaptación a sus hábitats preferidos –caracterizados mayormente por la dominancia o la ausencia de hielo marino–, pero también a las diferencias en cuanto a hábitos alimentarios, patrones migratorios, biología y fenología de la reproducción (cronología de los distintos eventos). Las consecuencias del calentamiento global para estas especies dependen de su afinidad a hábitats inicialmente dominados por la presencia de hielo, de la transformación experimentada por dichos hábitats, de su habilidad para explotar nichos ecológicos alternativos y de las alteraciones suscitadas en la cronología de la reproducción.

Los efectos del calentamiento en el pingüino de Adelia (foto 3.9) son quizá los más importantes, ya que suponen la pérdida de hábitat crítico –el hielo marino–, sobre todo en la época de cría, así como el descenso de su presa principal –el krill–, debido a la variabilidad del ecosistema marino y la modificación de las redes tróficas por culpa de los cambios climáticos. Esta especie necesita el hielo marino para sobrevivir, y el aumento de su inestabilidad disminuye la posibilidad de completar su ciclo reproductor en años de climas extremos, lo que da lugar a oscilaciones poblacionales importantes que la hacen más vulnerable frente a los efectos del calentamiento que sus congéneres. De éstos, el pingüino barbijo (foto 3.9) se beneficia de la ampliación del territorio desprovisto de hielo durante la época de cría, pero se ve perjudicado igualmente por la mengua de alimento provocada por la reducción del hielo marino. Esta especie se alimenta casi exclusivamente de krill en aquellos hábitats dominados por este crustáceo, y no parece seleccionar otras presas en años en los que el krill es localmente más escaso. Por eso, sus poblaciones fluctúan con condi-



Foto 3.9: Pingüinos de Adelia (derecha) y barbijo (izquierda). Ambas especies crían en islas antárticas, en algunos casos con su congénere, el pingüino papúa. La disminución de la extensión y cobertura del hielo marino les afecta, alterando su hábitat de reproducción y la disponibilidad de alimento durante la cría.



Foto 3.10: Pingüinos papúa, una de las especies que posiblemente se beneficien de los efectos del calentamiento en algunas regiones. Aunque el hábitat de cría del pingüino papúa aumenta al retroceder el hielo marino como consecuencia del calentamiento, éste también modifica el ecosistema marino y disminuye la disponibilidad de su alimento.

ciones climáticas extremas, aunque menos que las del pingüino de Adelia. Para el pingüino papúa (foto 3.10), adaptado a hábitats libres de hielo, el descenso de la extensión y cobertura de hielo generado por el calentamiento incrementa la disponibilidad de hábitat para la cría. Sin embargo, las consecuencias del calentamiento sobre sus presas principales afectan a su éxito reproductor y, posiblemente, a otros parámetros poblacionales. Debido a su menor densidad, en comparación con las demás especies, su competencia con éstas por el alimento y otros recursos es más baja. Además, a diferencia de las otras especies, no suele depredar predominantemente krill, sino que también se alimenta de peces y otras especies marinas, con lo cual puede explotar un nicho ecológico distinto. Debido a estas diferencias, es posible que esta especie se beneficie de los efectos del calentamiento en algunas regiones.

3.4. RESULTADO DE LAS INTERACCIONES ENTRE EFECTOS ANTROPOGÉNICOS SOBRE LA MEGAFUNA ANTÁRTICA

Para varios grupos de especies antárticas, los efectos del calentamiento global se añaden a otros efectos antropogénicos adversos, como la contaminación por vertidos de petróleo y la introducción de especies no autóctonas (por ejemplo, las ratas y los gatos), las cuales han proliferado y han eliminado poblaciones enteras de aves nidificantes en algunas islas subantárticas. La mayoría de las especies invasoras provienen de climas templados y se beneficiarán del aumento de temperatura durante el verano, lo que dificultará su erradicación, si es que ésta se intenta llevar a cabo, en aquellas islas donde ya están establecidas. Sin embargo, los peores efectos antropogénicos que se conocen sobre la megafauna son las capturas incidentales en las pesquerías y la pérdida de alimento provocada con la intensificación de éstas.

Los grupos de especies más afectados por las capturas incidentales son los albatros y petreles que nidifican en islas subantárticas, muchos de los cuales realizan largos viajes de alimentación sobre el océano, donde además tienen fases de dispersión juvenil que pueden durar años. Las peores pesquerías son las de palangre pelágico y de fondo. El palangre pelágico, con artes de más de 130 km de longitud y miles de anzuelos, se utiliza para pescar especies muy valiosas comercialmente, como los atunes y los peces espada. Los albatros han aprendido a alimentarse del cebo usado para estas capturas, y se cree que estas artes pueden llegar a ocasionar anualmente la muerte por ahogamiento de decenas e incluso centenares de miles de ejemplares de aves marinas. El palangre de fondo, cuyo objetivo suele ser la pesca de la merluza chilena, se emplea sobre todo en aguas de la plataforma continental y también provoca numerosas capturas incidentales.

Se estima que 17 de las 24 especies de albatros existentes se encuentran seriamente amenazadas por este problema, y las poblaciones de algunas de las que viven gran parte del año en aguas del océano Antártico se hallan en peligro de extinción. A pesar de los esfuerzos de diversos grupos internacionales –incluidos grupos



Foto 3.11: Albatros viajero (*Diomedea exulans*). Es el ave marina de mayor envergadura y una de las que presentan un ciclo reproductor más largo, por lo que la cría tiene una periodicidad bianual. Durante la reproducción, puede llevar a cabo desplazamientos de hasta cientos de kilómetros y varios días de duración en busca de alimento antes de regresar al nido para cebar a su único pollo.

especiales de Naciones Unidas que han desarrollado programas de observación para evaluar los daños de estas pesquerías y promovido el uso de mecanismos de exclusión y reducción de capturas incidentales—, la FAO considera que muchos países todavía no han conseguido afrontar satisfactoriamente el problema. Además, la merluza chilena es una especie objetivo de pesquerías ilegales, muchas de ellas con barcos de bandera de conveniencia, para las cuales las capturas incidentales sólo suponen una molestia y un trastorno, no un problema de conservación por el que parezcan interesarse. Los albatros que nidifican en Georgia del Sur son especialmente sensibles a estas pesquerías, y sus poblaciones se citan entre las más amenazadas del mundo. Para algunas de estas especies, en particular el albatros de cabeza gris y el de ceja negra, los efectos del calentamiento sobre la disminución de su alimento constituyen un grave problema añadido para su éxito reproductor.

3.5. ¿ES EL CALENTAMIENTO GLOBAL UN PROBLEMA REAL PARA LA MEGAFaUNA ANTÁRTICA?

La mayoría de las poblaciones de megafauna estudiadas en diversas regiones del océano Antártico muestran cambios o fluctuaciones que en última instancia se correlacionan con los efectos del calentamiento global sobre el medio físico, es

decir, con aumentos significativos de la temperatura y reducciones en la extensión del hielo marino. En determinadas regiones, estas poblaciones muestran periodicidad en determinados parámetros, como el éxito reproductor, una periodicidad que coincide con los ciclos de la ENSO. En los casos examinados con detalle, los procesos poblacionales de escala medio-trófica –como, por ejemplo, aquellos que afectan al krill– y de escala alto-trófica –los que repercuten sobre los depredadores del krill– están conectados con la variabilidad ambiental local observada en algunas regiones del océano Antártico y en el Pacífico tropical en relación con la ENSO. Estas correlaciones a corto plazo detectadas durante oscilaciones de la ENSO tienen consecuencias potenciales a largo plazo para la estructura y función de los ecosistemas antárticos que difícilmente pueden explicarse por otra razón que no sea el cambio global. El efecto en cascada provocado sobre las redes tróficas y, en última instancia, sobre la megafauna es actualmente medible. Así, por ejemplo, aunque sigue sin demostrarse que los ciclos de la ENSO hayan sido alterados directamente por el calentamiento global, sí está claro que El Niño ha incrementado su frecuencia de aparición en los últimos 20 años, y esto ha ocurrido junto a una disminución progresiva de la extensión del hielo marino en invierno, fruto de una elevación de la temperatura de origen antropogénico.

3.6. ¿ES POSIBLE PREDECIR EL FUTURO?

Para predecir cómo va a afectar a los ecosistemas antárticos el aumento de las emisiones de gases de efecto invernadero podemos utilizar modelos climáticos que nos permiten estudiar el clima antártico y sus relaciones con el medio físico. Los modelos actuales vaticinan un calentamiento de algunos grados centígrados sobre la mayoría de la zona continental antártica a lo largo de este siglo. Sin embargo, las temperaturas medias sobre la mayoría del continente no se espera que suban por encima del punto de descongelación, con lo cual es posible que el calentamiento en los próximos 100 años no contribuya a una pérdida significativa de la mayoría del hielo continental. Pero también se pronostica un aumento de temperatura del océano Antártico, que puede dar lugar a la pérdida de un 25% del hielo marino, aunque existe gran incertidumbre sobre esta predicción. Igualmente, las aguas más calientes del océano pueden provocar un efecto negativo sobre las plataformas de hielo y acelerar su fragmentación y deshielo. Parece claro que el continuado retroceso del hielo marino seguirá afectando a las distintas especies de la megafauna antártica en diversa medida. Las consecuencias estarán directamente relacionadas con la dependencia de cada especie del hielo marino como hábitat crítico y con su adaptación a las perturbaciones producidas en la estacionalidad actual de la disponibilidad de alimento. Las alteraciones de la cadena trófica y la variación de las presas disponibles también modificarán la capacidad de carga del medio ambiente para muchas especies, cuyas poblaciones aumentarán o disminuirán en función de los cambios en dicha capacidad.

BIBLIOGRAFÍA

- ATKINSON, A., V. SIEGEL, E. PAKHOMOV y P. ROTHERY. «Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean». *Nature* 432 (2004): 100-103.
- BARBRAUD, C., y H. WEIMERSKIRCH. «Antarctic birds breed later in response to climate change». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (2006): 6248-6251.
- CLARKE, A. «Food webs and interactions: an overview of the Antarctic ecosystem». En W.N. Bonner y D.W.H. Walton. *Key Environments – Antarctica*. Oxford: Pergamon Press, 1985. 329-352.
- COOK, A.J., A.J. FOX, D.G. VAUGHAN y J.G. FERRIGNO. «Retreating glacier fronts on the Antarctic Peninsula over the past half-century». *Science* 308 (2005): 541-544.
- DEROCHER, A. «Population ecology of polar bears at Svalbard, Norway». *Population Ecology* 47 (2005): 267-275.
- FORCADA, J., P.N. TRATHAN, K. REID y E.J. MURPHY. «The effects of global climate variability in pup production of Antarctic fur seals». *Ecology* 86 (2005): 2408-2417.
- FORCADA, J., P.N. TRATHAN, K. REID, E.J. MURPHY y J.P. CROXALL. «Contrasting population changes in sympatric penguin species in association with climate warming». *Global Change Biology* 12 (2006): 411-423.
- FRASER, W.R., W.Z. TRIVELPIECE, D.G. AINLEY y S.G. TRIVELPIECE. «Increases in Antarctic penguin populations: reduced competition with whales or a loss of sea ice due to environmental warming?». *Polar Biology* 11 (1992): 525-531.
- FRASER, W.R., y E.E. HOFMANN. «A predator's perspective on causal links between climate change, physical forcing and ecosystem response». *Marine Ecology Progress Series* 265 (2003): 1-15.
- JENOUVRIER, S., C. BARBRAUD y H. WEIMERSKIRCH. «Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species». *Ecology* 86 (2005): 2889-2903.
- JESSOPP, M.J., J. FORCADA, K. REID, P.N. TRATHAN y E.J. MURPHY. «Winter dispersal of leopard seals (*Hydrurga leptonyx*): environmental factors influencing demographics and seasonal abundance». *Journal of Zoology* 263 (2004): 251-258.
- JOHNSTON, D.W., A.S. FRIEDLAENDER, L.G. TORRES y D.M. LAVIGNE. «Variation in sea ice cover on the east coast of Canada from 1969 to 2002: climate variability and implications for harp and hooded seals». *Climate Research* 29 (2005): 209-222.
- LAWS, R.M. *Antarctic Ecology*. Londres: Academic Press, 1984.
- LEAPER, R., J. COOKE, P.N. TRATHAN, K. REID, V. ROWNTREE y R. PAYNE. «Global climate drives southern right whale (*Eubalaena australis*) population dynamics». *Biology Letters* 2 (2006): doi: 10.1098/rsbl.2005.0431.
- LOEB, V., V. SIEGEL, O. HOLM-HANSEN, R. HEWITT, W. FRASER, W. TRIVELPIECE y S. TRIVELPIECE. «Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web». *Nature* 387 (1997): 897-900.
- MARSHALL, G.J., A. ORR, N.P.M. VAN LIPZIG y J.C. KING. «The impact of a changing southern hemisphere annular mode on Antarctic Peninsula summer temperatures». *Journal of Climate* 19 (2006): 5388-5404.
- MCCMAHON, C.R., y H.R. BURTON. «Climate change and seal survival: evidence for environmentally mediated changes in elephant seal, *Mirounga leonina*, pup survival». *Proceedings of the Royal Society B* 272 (2005): 923-928.

- MEREDITH, M.P., y J.C. KING. «Rapid climate change in the ocean west of the Antarctic Peninsula during the second half of the 20th century». *Geophysical Research Letters* 32 (2005): L19604, doi: 10.1029/2005GL024042.
- MOLINE, M.A., H. CLAUSTRE, T.K. FRAZER, O. SCHOFIELD y M. VERNET. «Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend». *Global Change Biology* 10 (2004): 1973-1980.
- MURPHY, E.J., J.L. WATKINS, P.N. TRATHAN, K. REID, M.P. MEREDITH, S.E. THORPE, N.M. JOHNSTON et al. «Spatial and temporal operation of the Scotia Sea ecosystem: a review of large-scale links in a krill centred food web». *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362 (2007): 113-148.
- PARKINSON, C.L. «Southern Ocean sea ice and its wider linkages: insights revealed from models and observations». *Antarctic Science* 16 (2004): 387-400.
- PECK, L.S., K.E. WEBB y D.M. BAILEY. «Extreme sensitivity of biological function to temperature in Antarctic marine species». *Functional Ecology* 18 (2004): 625-630.
- SMETACEK, V., y S. NICOL. «Polar ocean ecosystems in a changing world». *Nature* 437 (2005): 362-368.
- TRATHAN, P.N., y E.J. MURPHY. «Sea surface temperature anomalies near South Georgia: relationships with the Pacific El Niño regions». *Journal of Geophysical Research* 108 (2002): art. n.º 8075.
- TRATHAN, P.N., E.J. MURPHY, J. FORCADA, J.P. CROXALL, K. REID y S.E. THORPE. «Physical forcing in the southwest Atlantic: ecosystem control». En I.L. Boyd, S. Wanless y C.J. Camphuysen, eds. *Top Predators in Marine Ecosystems: Their Role in Monitoring and Management*. Cambridge: Cambridge University Press, 2006. Vol. 12: 28-45.
- TURNER, J. «El Niño-southern oscillation and Antarctica». *International Journal of Climatology* 24 (2004): 1-31.
- TURNER, J., T.A. LACHLAN-COPE, S. COLWELL, G.J. MARSHALL y W.M. CONNOLLEY. «Significant warming of the Antarctic winter troposphere». *Science* 311 (2006): 1914-1917.
- VAUGHAN, D.G., G.J. MARSHALL, W.M. CONNOLLEY, C. PARKINSON, R. MULVANEY, D.A. HODGSON, J.C. KING, C.J. PUDSEY y J. TURNER. «Recent rapid regional climate warming on the Antarctic Peninsula». *Climate Change* 60 (2003): 243-274.
- ZWALLY, H.J., J.C. COMISO, C.L. PARKINSON, D.J. CAVALIERI y P. GLOERSEN. «Variability of Antarctic sea ice 1979-1998». *Journal of Geophysical Research* 107(9) (2002): 1-19.

ÍNDICE DE FOTOGRAFÍAS

Foto 3.1: Grupo de pingüinos rey (<i>Aptenodytes patagonicus</i>). © Juan Carlos Muñoz	84
Foto 3.2. Un iceberg a la deriva, en el que se observan los distintos tipos de hielo formados durante diferentes etapas. © Jaime Forcada	86
Foto 3.3: Krill (<i>Euphasia superba</i>). © Ingo Arndt	89
Foto 3.4: Pingüinos emperador (<i>Aptenodytes forsteri</i>) buceando. © Doug Allan/naturepl.com	91
Foto 3.5: Un albatros de cabeza gris (<i>Talassarche chrysostoma</i>) cebando a su polluelo en Georgia del Sur, tras un largo viaje en busca de alimento. © Jaime Forcada	94
Foto 3.6: Petrel de nieve (<i>Pagodroma nivea</i>). © Simon King/naturepl.com	95
Foto 3.7: Lobo marino antártico (<i>Arctocephalus gazella</i>). © Juan Carlos Muñoz	99
Foto 3.8: Foca leopardo (<i>Hydrurga leptonyx</i>). © Doug Allan/naturepl.com	102
Foto 3.9: Pingüinos de Adelia (derecha) y barbijo (izquierda). © Jaime Forcada	105
Foto 3.10: Pingüinos papúa, una de las especies que posiblemente se beneficien de los efectos del calentamiento en algunas regiones. © Jaime Forcada	105
Foto 3.11: Albatros viajero (<i>Diomedea exulans</i>). © Juan Carlos Muñoz	107

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

Figura 3.1: Estrategias reproductivas de los pinnípedos antárticos (fotos © Jaime Forcada)	97
Figura 3.2: Variación latitudinal de la distribución de focas y lobos marinos antárticos (fotos © Jaime Forcada/Donald Malone)	98
Esquema 3.1: La foca leopardo y sus principales presas (fotos © Jaime Forcada/British Antarctic Survey)	101

4. IMPLICACIONES DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LOS PROCESOS Y ECOSISTEMAS PELÁGICOS DEL ÁRTICO

Paul Wassmann
Norwegian College of Fishery Science
Universidad de Tromsø
Tromsø, Noruega



EL ÁRTICO DESEMPEÑA UN PAPEL IMPORTANTE, aunque hasta ahora insuficientemente conocido, en el clima global. Recientes estudios observacionales han puesto de relieve significativas reducciones en la cobertura y el grosor del hielo marino del Ártico, así como una elevación en las temperaturas del aire y el océano, lo que indica que quizá estemos ante las primeras señales de calentamiento de un ecosistema a punto de sufrir transformaciones dramáticas. El calentamiento de las regiones septentrionales supera en varias veces al de Europa central, y los acusados cambios del Ártico pueden utilizarse como índices del estado general del hemisferio norte. Las modificaciones que se registran actualmente en el Ártico tienen consecuencias para las pesquerías, la abundancia y diversidad animal, la formación de aguas profundas –que influye en la concentración de CO₂ atmosférico–, los patrones de las tormentas y las condiciones de vida de los habitantes de dicho hemisferio. Como el Ártico es una parte integral de nuestras vidas, no podemos ignorarlo por el hecho de que esté lejos y viva poca gente en él. Antes de mediados de este siglo, la mayor parte de la cobertura de hielo puede llegar a desaparecer de las plataformas panárticas a finales del verano, con la excepción de un núcleo de hielo ubicado justo encima del Polo Norte. La franja que comprende el área de hielo marginal y las polinias grietadas (polinias entre hielo a la deriva y hielo fijo), y que abarca toda la cuenca, está situada sobre las plataformas en el Ártico actual, pero en un futuro cercano se desplazará hacia zonas más profundas de este océano, lo que constituye el síntoma más visible de nuestra era de cambio climático.

En este artículo describimos parte de la variabilidad, la dinámica y el descenso del hielo marino, y explicamos cómo la producción de materia biogénica en las aguas libres del Ártico y en la zona de hielo marginal varía en función de la cobertura de hielo y de la estructura física de la columna de agua. También mostramos que un clima más cálido, con menor cobertura de hielo, provocará un aumento de la producción primaria, una reducción de las masas de agua estratificadas en el sur, cambios en la relación entre los procesos biológicos de la columna de agua y los sedimentos, una mengua de los nichos en los niveles tróficos superiores y una sustitución de especies árticas por especies boreales. Además, el incremento del aporte de los grandes ríos siberianos y la disminución del permafrost (capa de

◀ Foto 4.1: Paisaje helado, característico del océano Glacial Ártico, cerca de la isla de Spitzbergen (archipiélago de Svalbard, Noruega)

hielo permanente) darán lugar a una mayor turbiedad, una menor producción primaria y un mayor suministro de materia biogénica vieja al océano Glacial Ártico. Los cambios que se avecinan probablemente modificarán de forma intensa la productividad, las relaciones funcionales y la biodiversidad de este océano.

4.1. INTRODUCCIÓN

Las regiones subárticas han desempeñado un papel importante en el desarrollo de Europa, pues el pescado desecado y el aceite de ballena utilizado para las lámparas han sido básicos para la vida de los europeos en épocas anteriores. Mientras que dichas regiones constituyen todavía la superficie de pesca más importante de Europa, la extracción marina de gas y petróleo se desplaza sin cesar hacia el norte a causa del calentamiento del clima y la reducción del hielo. Dentro de poco se introducirán actividades económicas básicas en el Ártico euroasiático, con la creación de la mayor planta marina de gas, Shtokman Field, en la zona centro-oriental del mar de Barents. Existen proyectos similares para otros enclaves, ya que se supone que el 25% de las reservas de gas y petróleo del mundo están en el Ártico. Así pues, el Ártico ha dejado de ser ese lugar inhóspito, remoto y cubierto de hielo de épocas pasadas, para convertirse en una región bien integrada en nuestra economía global contemporánea y con un papel significativo para la población del hemisferio norte.

El principal forzamiento de los ecosistemas árticos viene determinado por el clima, y tanto las observaciones como los modelos indican que el clima está cambiando (v. Sorteberg et al. 2005). Los ecosistemas de la plataforma ártica probablemente sean más sensibles a las perturbaciones climáticas que los de las plataformas de zonas más templadas, primero porque en ellos se espera un calentamiento desproporcionado (v. Hassol 2004), y segundo porque tienen, en comparación, pocos enlaces tróficos y una biodiversidad baja (v. Sakshaug et al. 1994). De hecho, estudios recientes han demostrado reducciones significativas en la cobertura ártica de hielo a escala tanto panártica (Johannessen et al. 2002) como regional (Shimada et al. 2006), y posiblemente estemos ante los estadios iniciales de ecosistemas a punto de sufrir un cambio dramático (v. Grebmeier et al. 2006). La disminución del grosor, la extensión y la duración de la cobertura de hielo, y las variaciones en los patrones de las corrientes y los frentes probablemente tendrán consecuencias graduales (predecibles) y también catastróficas (inesperadas). Así, los factores físicos y químicos que controlan las comunidades y los ecosistemas (por ejemplo, la estratificación, la mezcla y el afloramiento del agua) cambiarán con toda seguridad; los depredadores clave de una determinada región pueden reubicarse o extinguirse; los ecosistemas pueden pasar de un acoplamiento pelágico-bentónico fuerte a uno débil. Las transformaciones en la criosfera provocarán efectos en cascada en todo el ecosistema, desde la alteración de los patrones de producción primaria (Wassmann et al. 2006a) hasta cambios en la estructura trófica y en las rutas de los ciclos fundamen-

tales (v. Grebmeier et al. 2006), pasando por la introducción de especies boreales y el desplazamiento de especies árticas (v. Berge et al. 2005), así como por modificaciones en los mecanismos de transporte oceánico y atmosférico (v. Olsen, Johannessen y Rey 2003). Las perturbaciones del sistema ocasionadas por el cambio climático interaccionarán con las actividades humanas, como la pesca, la extracción de minerales y la explotación y el transporte marítimo de gas y petróleo, que crecerán de forma significativa en un futuro próximo. Como el cambio puede ser rápido y radical, posiblemente se requieran medidas de conservación nuevas y extraordinarias para dar a los animales la resiliencia o capacidad de adaptación necesaria para reubicarse a medida que los biomas actuales resulten alterados por el forzamiento climático, ya sea éste natural, antropogénico o de ambos tipos.

En contraste con la cuenca profunda y de baja productividad del océano Glacial Ártico, los mares marginales circundantes del Ártico europeo albergan algunos de los ecosistemas más dinámicos y productivos del mundo, los cuales sustentan cadenas tróficas que culminan en grandes poblaciones de aves marinas, mamíferos y especies clave para las pesquerías de la región cuyo mantenimiento resulta fundamental para la sostenibilidad del sistema y los habitantes de las zonas septentrionales (v. Wassmann et al. 2006b). La estructura y el funcionamiento de dichos ecosistemas se hallan estrechamente vinculados a la dinámica del océano y del hielo marino, así como a los procesos de intercambio biogeoquímico. Estas áreas de productividad elevada parece que van a ser más sensibles a las perturbaciones climáticas que las zonas templadas, debido al calentamiento desmedido que se espera en ellas y a que sus ecosistemas se caracterizan por poseer, en comparación, pocos enlaces tróficos (Carroll y Carroll 2003; Hassol 2004).

Observaciones recientes han puesto de manifiesto reducciones significativas en la cobertura y el grosor del hielo marino del Ártico, además de una elevación en las temperaturas del aire y del océano (Lindsay y Zhang 2005). Necesitamos estudios capaces de predecir los efectos y las respuestas a largo plazo que tendrán lugar en los ecosistemas del Ártico y sus mares marginales ante los cambios en el clima y las actividades humanas. Sin embargo, nuestro conocimiento ambiental del océano Glacial Ártico resulta bastante limitado y escasean las series temporales de larga duración. Nos enfrentamos a preguntas extremadamente difíciles de responder en la actualidad. Tenemos, pues, ante nosotros una ingente tarea para investigar y comprender el funcionamiento básico del Ártico, y esa tarea debe realizarse en un momento en el que ya se está produciendo un rápido cambio ambiental, lo que genera complicaciones adicionales.

En este artículo presentamos, en primer lugar, el escenario geográfico y las dinámicas ecológicas básicas, física y marina, de la zona pelágica del océano Glacial Ártico. A continuación describimos la dinámica anual de los ecosistemas, concretamente en lo que respecta a la producción primaria, ofreciendo una perspectiva general y con un ejemplo más detallado de una de las plataformas árticas más

conocidas, el mar de Barents. Asimismo, investigamos el papel del acoplamiento pelágico-bentónico en el océano Ártico y especulamos sobre cómo el calentamiento global alterará los ciclos biogeoquímicos en las décadas venideras. Después analizamos dichos cambios a la luz de la variabilidad de los ecosistemas a lo largo de escalas de tiempo geológicas. Y finalmente nos ocupamos de la necesidad futura de cooperación internacional para hacer frente a los enormes retos científicos que supone investigar una región remota y cubierta de hielo.

4.2. ALGUNOS DATOS SOBRE LA ÚLTIMA *TERRA INCOGNITA* DEL MUNDO: EL OCÉANO GLACIAL ÁRTICO

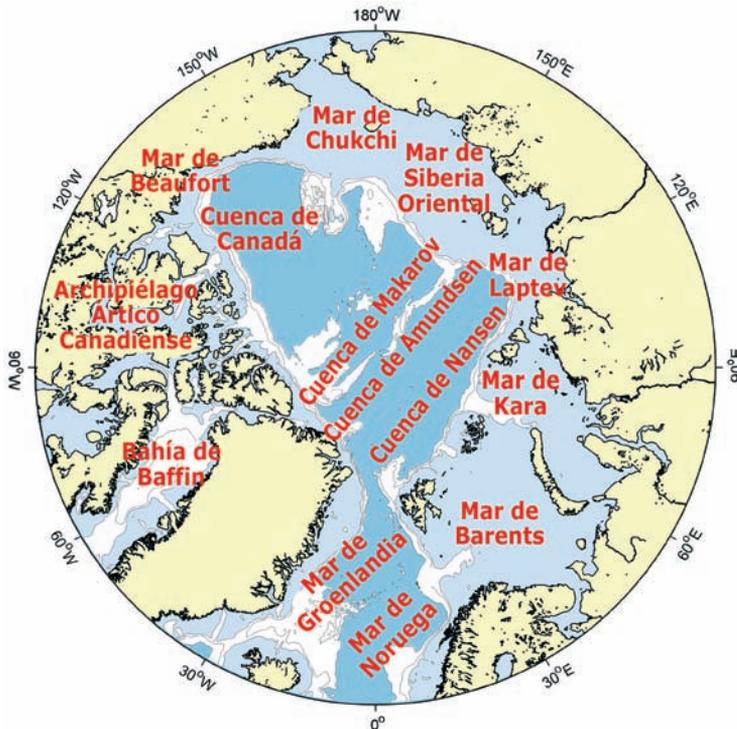
Tras las primeras exploraciones del océano Glacial Ártico (v. Nansen 1906) y varias expediciones científicas a la zona de hielo marginal (ZHM) del mar de Groenlandia (v. Gran 1902), antes de la Primera Guerra Mundial se realizaron algunas investigaciones biológicas marinas cerca de la isla de Spitsbergen y la Tierra de Francisco José, en el mar de Barents y en el mar Blanco (v. Zenkievich 1963; Vetrov y Romankevich 2004). Los científicos rusos desarrollaron una actividad considerable entre las dos guerras mundiales en el mar de Barents y a lo largo de las plataformas siberianas (v. Zenkevich 1963), así como en el océano Ártico central (v. Ugryumov y Korovin 2005). El cierre del paso norte-este por parte de la Unión Soviética después de la Segunda Guerra Mundial impidió las actividades de investigación internacionales y panárticas en el océano Glacial Ártico. En la plataforma siberiana, la Unión Soviética se centró en estudios sobre dinámica del hielo y oceanografía física, pero no puso tanto énfasis en el bentos, y mucho menos en el plancton o en la dinámica de ecosistemas (no obstante, en Codispoti y Richards 1968 encontramos una investigación realizada por buques intrusos de la marina estadounidense). El escenario geopolítico de la guerra fría desencadenó un gran interés por los océanos polares meridionales, y el Año Geofísico Internacional 1957-1958 fue dedicado a la Antártida. Ésta ha sido la tendencia dominante en la investigación polar hasta hace poco.

Gracias a una serie de programas de investigación, tanto recientes como en curso (SHEBA, PRO MARE, SBI, CASES y CABANERA, por mencionar algunos), se han obtenido conocimientos básicos de determinadas áreas de la superficie de la plataforma panártica (para consultar dos resúmenes actuales, v. Stein y Macdonald 2004; Wassmann 2006). Sin embargo, algunas regiones de la plataforma no se han estudiado nunca, y en la mayoría de ellas sólo se han llevado a cabo trabajos durante un periodo de tiempo limitado (sobre todo de verano a principios de otoño). Más allá de la plataforma panártica y del límite con el talud continental, la información sobre el océano Ártico profundo resulta escasa, aunque hay algunos proyectos como SBI y CASES. Las zonas del borde de la plataforma y los taludes constituyen uno de los principales objetivos del Año Polar Internacional 2007-2008, y se espera conseguir importantes avances en un futuro cercano.

Las plataformas del Ártico son notablemente diferentes respecto a las de los demás océanos del mundo. Cerca del 50% de la superficie del océano Glacial Ártico se compone de plataformas (mapa 4.1). Estas plataformas rodean a cuatro cuencas árticas de más de 3.000 metros de profundidad y separadas por profundas dorsales, como las de Lomonosov y Gackel. Las cuencas de Nansen y Amundsen se hallan estrechamente conectadas con el Atlántico, mientras que la cuenca de Canadá está enlazada de una forma relativamente débil al Pacífico y es la que queda más aislada; por su parte, la cuenca de Makarov ocupa una posición intermedia entre las anteriores. A su vez, existen diferencias significativas entre las plataformas panárticas. Así, mientras que las de Norteamérica son típicamente estrechas, las de Eurasia son anchas y con taludes muy inclinados. Las plataformas más superficiales son las del mar de Chukchi, el mar de Siberia Oriental y el mar de Laptev (a menudo sólo poseen unas decenas de metros de profundidad), mientras que las del mar de Barents y el archipiélago Ártico Canadiense son relativamente profundas.

El Ártico es un «océano mediterráneo» en el sentido literal del término latino *media terra*. Sus plataformas están conectadas con el interior por algunos de los

Mapa 4.1: Topografía del océano Glacial Ártico y las plataformas panárticas



La imagen permite apreciar la anchura de las plataformas, representadas en azul claro, la estructura circular del océano Glacial Ártico y la separación de las cuencas profundas, representadas en azul oscuro, mediante dorsales.

mayores ríos del mundo (Lena, Obi, Mackenzie, etc.), los cuales drenan inmensos territorios que se extienden hasta zonas tan meridionales como Asia Central y Norteamérica. Aproximadamente el 10% del aporte de agua dulce del mundo al océano llega al Ártico. Este aporte de agua dulce, con una distribución muy estacional, permite la formación de hielo marino a medida que el agua estratificada se va congelando rápidamente. La mayor parte del océano Glacial Ártico está cubierta de hielo en invierno y primavera, una extensión que se reduce durante el verano y a principios del otoño (foto 4.2). La cobertura de hielo destaca entre los factores primordiales que determinan los procesos ecológicos de este océano, como la producción primaria y la respiración, y la fluctuación de dicha cobertura determina el ritmo estacional e interanual de la productividad. Las plataformas árticas se caracterizan también por las polinias, que son aberturas de aguas libres rodeadas de hielo y constituyen lugares importantes para la producción de hielo nuevo y materia biogénica; pueden ser persistentes o temporales, y las principales son las polinias grietadas, que, más avanzada la estación, se unen con las ZHM permanentes del mar de Barents y el mar de Groenlandia, y en conjunto crean un borde de hielo marginal continuo que se desplaza hacia el norte, hasta la región permanentemente cubierta de hielo del Polo Norte.

La importación y la exportación de agua son importantes para la dinámica oceanográfica del Ártico. La mayor parte del agua importada llega con la Corriente



Foto 4.2: Imagen de la zona de hielo estacional, con aproximadamente un 10% de aguas libres

Atlántica Noruega, ya sea a través del mar de Barents o a lo largo del oeste de la isla de Spitsbergen (Wassmann et al. 2006b). El agua del Pacífico entra en el océano Glacial Ártico a través del estrecho de Bering (Woodgate y Aagaard 2005). La contribución del Atlántico supera en más de seis veces a la del Pacífico, y la mayor parte de la fauna del océano Ártico parece tener un origen atlántico (Zenkevich 1964; Wassmann et al. 2006b). El agua y el hielo árticos fluyen sobre las plataformas de exportación (v. Carmack et al. 2006) de la parte occidental del estrecho de Fram y pasan a través del archipiélago Ártico Canadiense.

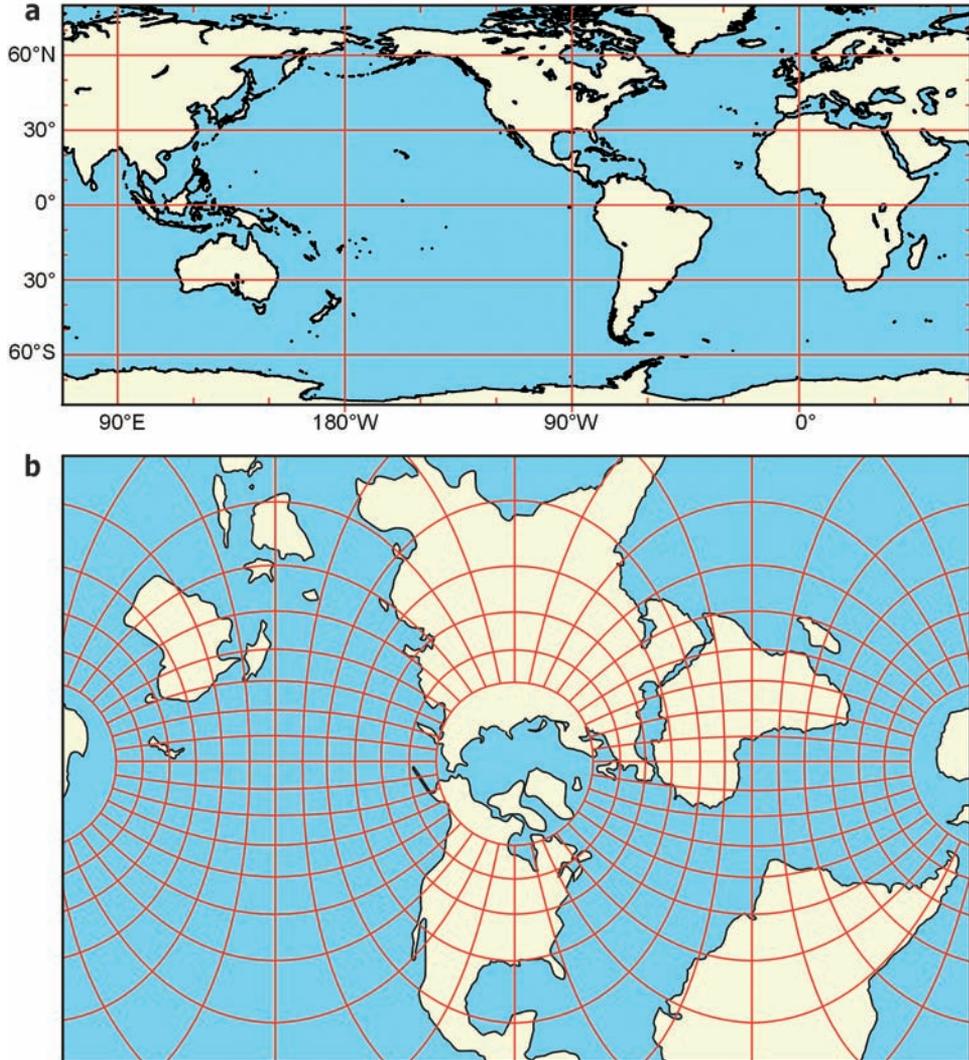
La percepción general de la gente sobre el Ártico ha estado fuertemente influida por la proyección elegida para realizar los mapas. La proyección del globo terráqueo más utilizada ha sido la de Mercator (mapa 4.2a), que refleja con bastante exactitud la distancia y la proporción de las regiones situadas entre 60° de latitud norte y 60° de latitud sur, pero donde las zonas de latitud elevada, como los polos, parecen áreas remotas, vastas y «lineales», y donde, por ejemplo, se presenta a los océanos Atlántico y Pacífico como separados y alejados uno de otro por el Ártico. En realidad, el océano Glacial Ártico es pequeño y circular, existe una pequeña distancia de separación entre el Atlántico y el Pacífico y hay una conexión directa entre ambos océanos (mapa 4.2b). Por ello, para comprender la oceanografía del hemisferio norte resultan esenciales las proyecciones polares, como la del mapa 4.2b. La comparación muestra también que la investigación puede mejorar si antes de llevar a cabo cualquier tipo de estudio se determina cuál es la perspectiva más apropiada.

4.3. PRODUCCIÓN PRIMARIA Y BALANCE DE CARBONO EN EL OCÉANO GLACIAL ÁRTICO

A lo largo de los últimos 30 años, nuestra imagen del océano Glacial Ártico ha cambiado considerablemente. Frente a las creencias de épocas antiguas, cuando este océano se consideraba como una región con muy poca variabilidad, ahora hemos llegado a la conclusión de que se trata del océano con mayor variabilidad, tanto a escala espacial como temporal (Wassmann et al. 2004). Además, la estimación de la producción primaria anual propia del océano Ártico se ha incrementado aproximadamente de 10 a 30 g de carbono por m² (g C m⁻²) (Sakshaug 2004). La cuantificación de la producción primaria anual de las plataformas y las polinias oscila entre 10-20 g C m⁻² en el mar de Laptev y supera los 300 g C m⁻² en la polinia North Water (Deming, Fortier y Fukuchi 2002). El aumento general en las cifras de producción primaria es ante todo el resultado de un mayor número de mediciones, no una consecuencia de la disminución de la extensión o de la pérdida de grosor del hielo a causa del calentamiento global.

Por el momento no es posible tener una visión general completa sobre la producción primaria en el océano Glacial Ártico (v., sin embargo, Sakshaug 2004). Por lo tanto, comenzaremos nuestra presentación con un resumen de los principios

Mapa 4.2: Dos proyecciones geográficas diferentes del globo terráqueo: la proyección de Mercator (a) y una perspectiva polar del hemisferio norte con el Polo Norte en el centro (b)



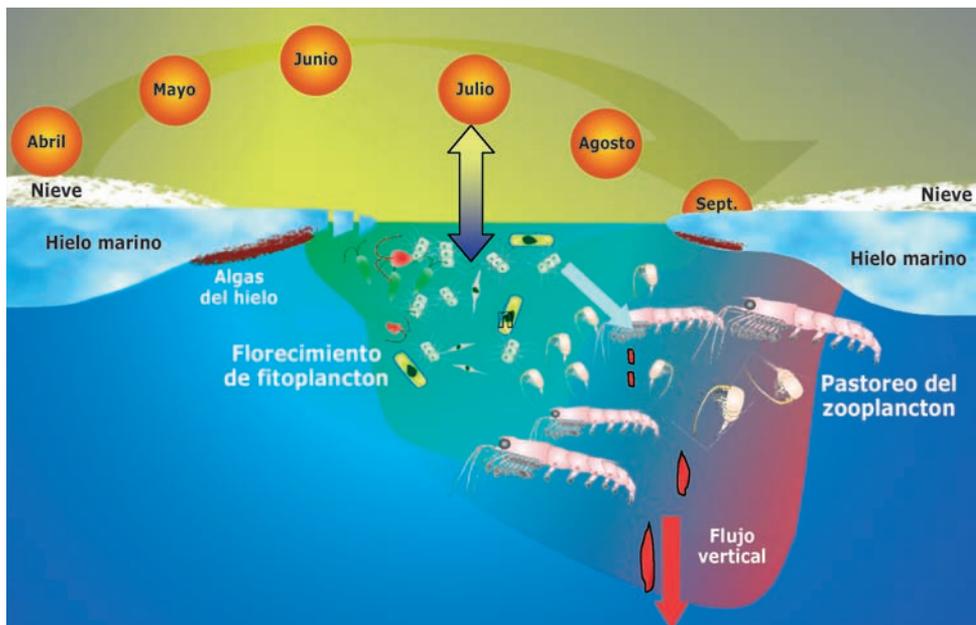
Estos dos mapas ponen de manifiesto que las diferentes proyecciones geográficas elegidas determinan nuestra visión del Ártico.

Fuente: Mapas redibujados a partir de Carmack y Wassmann 2006.

generales sobre la producción primaria en las aguas cubiertas de hielo del Ártico (esquema 4.1) y con una descripción más detallada de la producción primaria en el mar de Barents (mapa 4.3). La producción primaria del océano Ártico está determinada principalmente por la disponibilidad de luz, que varía en función de la penetración de la luz –dependiente a su vez del grosor del hielo, la cobertura de

hielo, la cobertura de nieve y la atenuación de la luz—, la abundancia de algas del hielo y fitoplancton, la disponibilidad de nutrientes y la estratificación del agua superficial. En invierno y al principio de la primavera, el sol está por debajo del horizonte o a poca altura (esquema 4.1), lo que, junto con la nieve y la cobertura de hielo, impide el crecimiento de las algas. Las primeras señales de la primavera pueden advertirse ya en marzo (Reigstad et al. 2002); pero sólo cuando el hielo pierde grosor y la nieve desaparece, las algas del hielo proliferan en la cara inferior del hielo (esquema 4.1). Entonces, los nutrientes son abundantes. Tras la ruptura del hielo y la formación de una ZHM, se produce un importante y fugaz florecimiento durante unas semanas, fundamentalmente de fitoplancton (Sakshaug y Skjoldal 1989) (esquema 4.1). El mesozooplancton de mayor tamaño del océano Glacial Ártico, que ha adaptado su ciclo vital al impredecible suministro de alimento mediante estrategias de hibernación, se traslada de su lugar de hibernación a sus zonas de alimentación potenciales antes del florecimiento primaveral (Falk-Petersen et al. 1999; Kosobokova 1999; Arashkevich et al. 2002). Así pues, la época de pastoreo se extiende a lo largo de toda la estación productiva (esquema 4.1), y no sólo está parcialmente acoplada a la producción, como sucede en las aguas

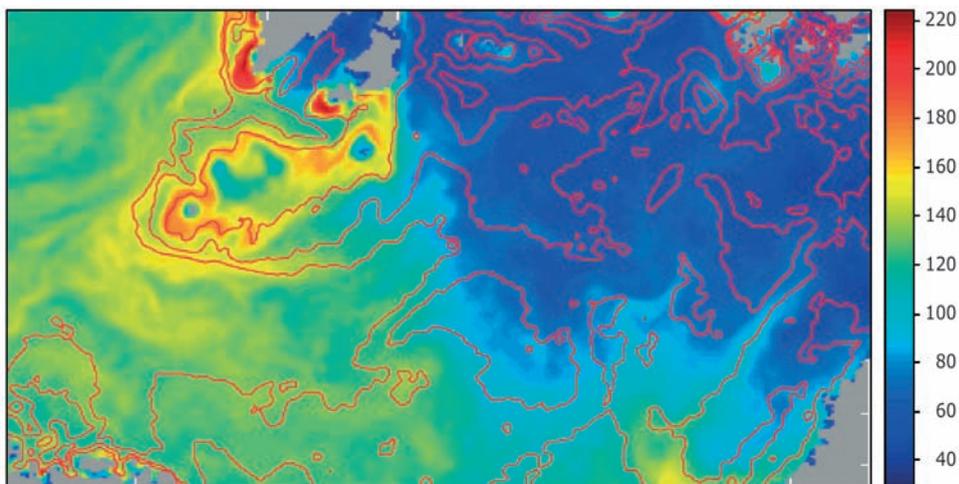
Esquema 4.1: Ciclo anual del forzamiento físico y respuesta biológica en el Ártico



La figura muestra la variación en la profundidad de la zona eufótica, la predominancia de la autotrofia y los cambios hacia la heterotrofia a lo largo del tiempo (de verde a rojo). La flecha vertical simboliza el intercambio de CO₂ desde y hasta la atmósfera, lo que indica que el océano Glacial Ártico desempeña un papel importante en la dinámica del CO₂ atmosférico.

Fuente: Wassmann et al. 2004.

Mapa 4.3: Producción primaria anual media en el mar de Barents, según un modelo tridimensional con acoplamiento físico-biológico obtenido a partir de una base de datos meteorológicos retrospectiva



La media de la producción primaria anual, expresada en g de carbono por m² (v. escala), se ha hallado tomando como base los datos de cuatro años diferentes. En el mapa también se muestra la batimetría de 100-300 metros (isóbatas en rojo). Abajo a la izquierda se observa la zona septentrional de Noruega; arriba en el centro, la isla de Spitsbergen; arriba a la derecha, la Tierra de Francisco José; y abajo a la derecha, el archipiélago de Nueva Zembla.

Fuente: Wassmann et al. 2006a.

boreales y templadas. A pesar de la fuerte presión de pastoreo del zooplancton –que reduce la cantidad de materia biogénica que puede hundirse y produce partículas fecales con una elevada tasa de hundimiento–, el florecimiento tiene lugar porque el crecimiento del fitoplancton supera a las actividades de alimentación en la primavera biológica (Wassmann et al. 1999). En las condiciones del Ártico, el ecosistema es autótrofo neto, pero con el tiempo se convierte en heterótrofo neto (denotado por el cambio de verde a rojo en el esquema 4.1), a medida que la zona eufótica se hace cada vez más profunda. Con la acusada disminución de la luz solar a principios de otoño, vuelve a empezar la formación de hielo, acompañada por el crecimiento de algas del hielo y por una drástica reducción de la disponibilidad de luz en la columna de agua. El zooplancton desciende entonces a las profundidades para hibernar. Lamentablemente, sabemos muy poco sobre el invierno en el océano Glacial Ártico.

Entre las plataformas árticas más conocidas cabe citar el mar de Barents, que es muy productivo y soporta una de las pesquerías más grandes del mundo (v. Falk-Petersen et al. 2000; Wassmann et al. 2006b). Algunas de las dinámicas típicas de la producción primaria del Ártico se ejemplificarán elaborando modelos de resultados correspondientes a dicha plataforma (mapa 4.3) (para más detalles, v. Slagstad y McClimans 2005; Wassmann et al. 2006a). Las diferencias anuales entre las

zonas del noreste y las del suroeste del mar de Barents son más que significativas en cuanto a producción primaria, que oscila entre menos de 30 y más de 200 g C m⁻² al año (mapa 4.3). Estas cantidades se deben básicamente a la cobertura de hielo. Las regiones donde la producción primaria anual no llega a 80 g C m⁻² están cubiertas de hielo en primavera y dejan una capa superficial muy estratificada en el borde del hielo menguante, lo que limita el crecimiento del fitoplancton. En las áreas sin hielo y con influencia del agua del Atlántico, en la zona suroeste, la producción primaria anual se sitúa aproximadamente en el intervalo de 120-160 g C m⁻², pero se aprecian claramente ciertas estructuras de producción elevada (mapa 4.3). Esto ocurre sobre todo en la región del Banco de Svalbard e isla de Bear. Dicha región se caracteriza por una franja con una producción muy elevada, lo cual es consecuencia, por un lado, de las corrientes en cizalla del frente polar (entre las aguas del Atlántico y las del Ártico), situadas a 100 metros de profundidad, y, por otro, de las corrientes de las grandes mareas que afectan al Banco de Svalbard. Esto genera una alta productividad a lo largo del borde del Banco durante toda la estación productiva y una drástica reducción de nutrientes en su centro, lo que da lugar a un gradiente de aproximadamente 100 g C m⁻² al año a través del Banco. El modelo sugiere también la aparición de afloramiento de agua profunda cerca de la costa de la isla de Spitsbergen, pero este hecho todavía no se ha verificado. Por término medio, la producción primaria anual para todo el mar de Barents, sus sectores atlántico y ártico y el Banco de Svalbard se cifra, respectivamente, en 93, 130, 68 y 132 g C m⁻² (Wassmann et al. 2006a). Sin embargo, la variabilidad interanual –debida principalmente a cambios inducidos por el clima en la cobertura de hielo– resulta significativa, particularmente en el sector ártico, donde se estima en ±26%.

El corredor entre el mar de Barents y el océano Ártico europeo es un área de intercambio horizontal bidireccional y una zona clave para el intercambio físico de agua dulce –en forma de agua de baja salinidad y hielo– y de carbono desde el Ártico hasta el Atlántico norte (Aagaard y Carmack 1998). Los cambios en el volumen de agua dulce que entra en el Atlántico norte influyen en las propiedades de los demás océanos del mundo mediante su impacto en la circulación termohalina y la formación de agua profunda. El agua que abandona la cuenca ártica se caracteriza también por unos niveles de carbono orgánico disuelto (COD) bastante más altos que los del agua recibida del Atlántico norte, debido a las aportaciones de COD de los ríos siberianos al océano Glacial Ártico (Anderson, Olsson y Chierici 1998). En el otro sentido, las aguas del Atlántico, muy productivas, fluyen alrededor y a través del mar de Barents hacia la cuenca ártica, y transportan cantidades considerables de carbono orgánico recién fijado en forma de plancton vivo y detritus orgánicos (Wassmann 2001).

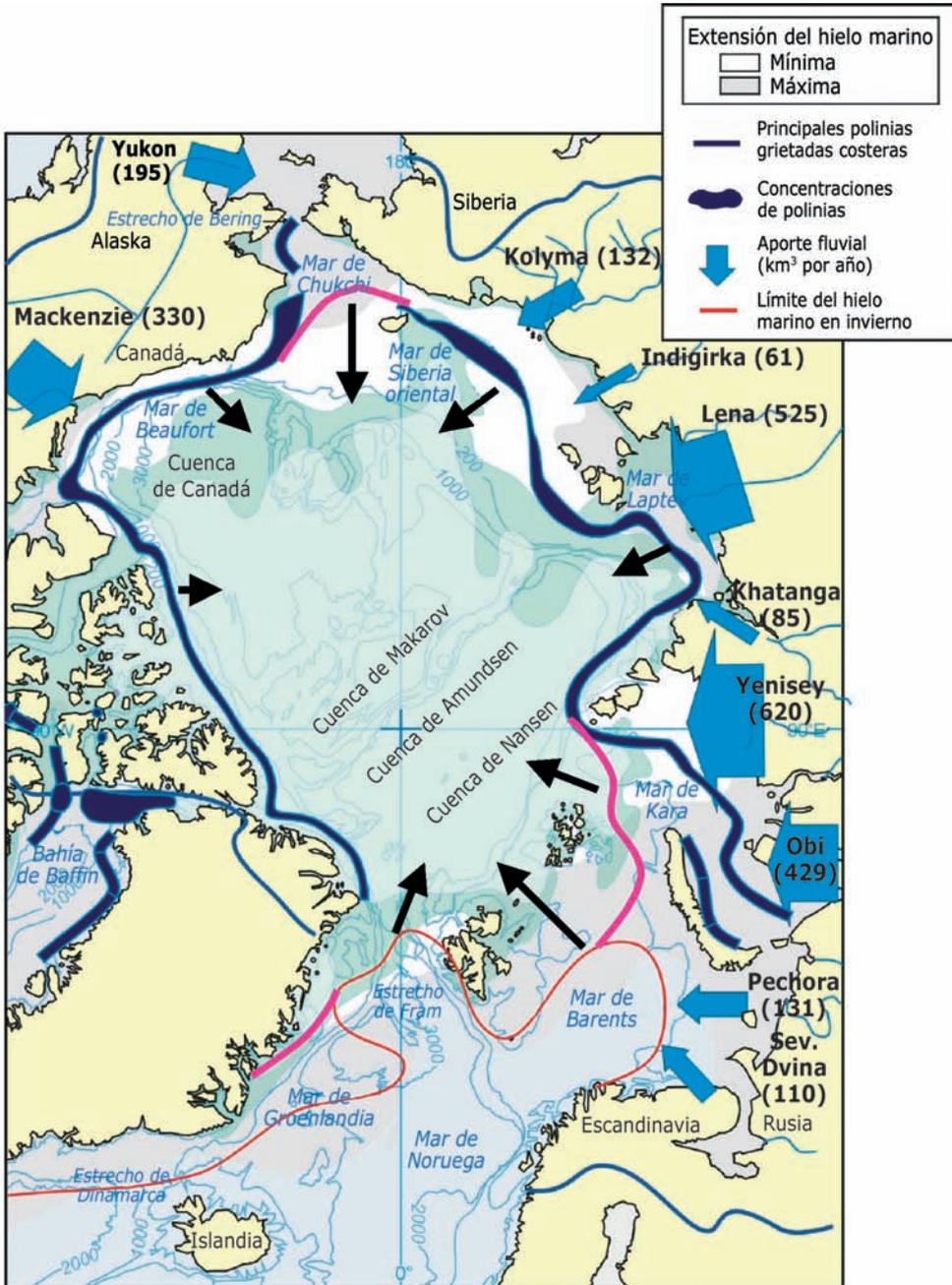
Un clima más cálido provocará una reducción de la cobertura de hielo y un aumento de la producción primaria, y dará lugar a una ancha franja de agua superficial muy estratificada que se extenderá desde el borde meridional poco profundo

de la zona de hielo estacional (ZHE) hasta las regiones permanentemente cubiertas de hielo –al menos hasta ahora– de las cuencas árticas profundas. Otras probables repercusiones de un clima más cálido serán la modificación del intercambio horizontal de agua dulce, del material orgánico disuelto y particulado –como consecuencia del aumento del aporte de los ríos, la precipitación y la pérdida de permafrost–, y de los organismos vivos existentes en el corredor entre el mar de Barents y el océano Ártico europeo. Las implicaciones de este fenómeno para los procesos del sistema, como los ciclos geoquímicos, las interacciones tróficas y el intercambio entre plataforma y cuenca, pueden ser significativas. El suministro de materia orgánica al bentos se elevará de manera importante, las especies boreales se extenderán hacia el norte y las de la plataforma ártica pueden verse literalmente «expulsadas» de ella. La llegada de especies boreales del Atlántico y del Pacífico (v. Berge et al. 2005) va a modificar profundamente la función ecológica y biogeoquímica de las regiones hoy cubiertas de hielo, por lo que podemos hablar de una «atlantificación» o «pacificación» de las plataformas árticas (v. Carmack et al. 2006).

4.4. RODEANDO EL OCÉANO GLACIAL ÁRTICO: ZONAS DE HIELO MARGINAL Y POLINIAS DE CANALES GRIETADOS

Antes de ocuparnos del acoplamiento pelágico-bentónico en el océano Glacial Ártico, investigaremos más su borde: las ZHE (foto 4.2), las ZHM y las polinias de canales grietados (mapa 4.4). Dentro de este borde de hielo marino se genera la mayor parte de la producción primaria del océano Ártico y se produce el mayor impacto del cambio global. La ZHE es la región cubierta de hielo que se funde cada año, es decir, la zona comprendida entre la extensión máxima del hielo (abril-mayo) y la mínima (septiembre-octubre). En el límite entre la región cubierta de hielo y las aguas libres está situada la ZHM, una zona físicamente complicada que puede tener más de 100 kilómetros de anchura. Más allá de la ZHE encontramos el hielo de varios años, que cubre el océano Ártico central y cuenta con varios metros de espesor. En el lado atlántico, la ZHE ha sido reemplazada por una ZHM permanente, mientras que en los sectores siberiano y pacífico el hielo fijo reciente conecta la ZHE a tierra firme (mapa 4.4). En la frontera entre el hielo fijo reciente y la ZHE se encuentran las polinias de canales grietados, canales permanente o periódicamente abiertos, que, junto con otras polinias, forman regiones específicas particularmente importantes para la productividad y el ciclo biogeoquímico del océano Glacial Ártico. Por ejemplo, en el mar de Laptev, los canales grietados son lugares importantes para la formación de hielo. El hielo nuevo se desplaza gracias a la deriva transpolar, que cruza todo el océano Ártico y se dirige hacia el estrecho de Fram, donde se funde el hielo y se liberan sedimentos y materiales terrestres (Bauch y Kassens 2005). La polinia North Water, una región muy productiva, constituye un enclave de aguas libres situado entre el noroeste de Canadá y el oeste

Mapa 4.4: Polinias grietadas y zonas de hielo marginal del océano Glacial Ártico



El borde continuo creado entre las polinias grietadas estacionales y la zona de hielo marginal rodea a las plataformas panárticas y al océano Glacial Ártico profundo propiamente dicho. En verde claro, cobertura de hielo mínima en verano.

de Groenlandia (Deming, Fortier y Fukuchi 2002) que alberga el asentamiento humano más septentrional del mundo, el poblado inuit de Thule. Las polinias intermitentes alrededor de la Tierra de Francisco José y la isla de Saint Lawrence sostienen ricas comunidades bentónicas y de morsas (v. Grebmeier et al. 2006).

Con el tiempo, la ZHM y las polinias de canales grietados se unen formando un ecosistema que rodea al océano Glacial Ártico, y la placa central de hielo se reduce hasta su mínimo, dominada por el hielo de varios años. En las décadas futuras, la mayor parte de los cambios relevantes para los ecosistemas y procesos pelágicos en el océano Ártico tendrán lugar en el complejo ZHE-ZHM-polinia. Dado que el avance del hielo invernal disminuirá, el límite de la ZHE exterior actualmente estratificada se verá modificado y afectado por las tormentas, por lo que se reducirá la estratificación. El tamaño de las regiones con una fuerte mezcla vertical en la columna de agua –como, por ejemplo, la zona suroeste del mar de Barents (mapa 4.3)– aumentará, y esto contribuirá al incremento general de la producción primaria del océano Ártico. Asimismo, la ZHE se ensanchará y permitirá elevaciones de la producción primaria en algunas áreas hoy cubiertas por hielo de varios años. No obstante, la estratificación y la delgada cobertura de hielo limitarán la producción primaria a una tasa relativamente baja.

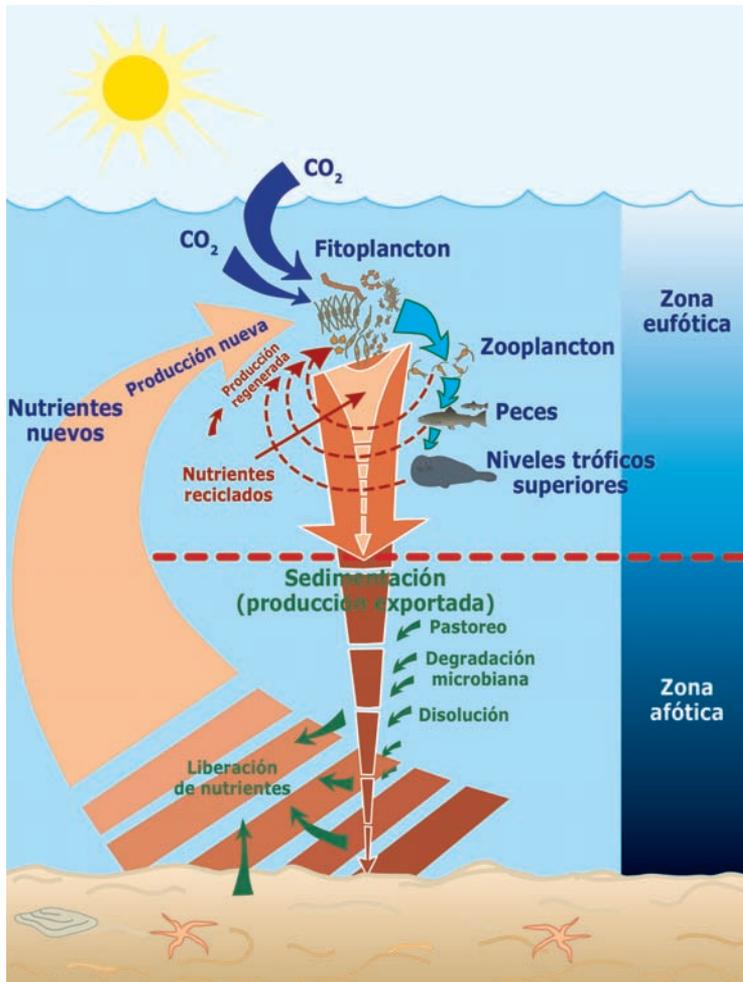
4.5. ACOPLAMIENTO Y AJUSTE ESCALONADO DE LOS SISTEMAS PELÁGICO-BENTÓNICO EN EL COMPLEJO «AGUAS LIBRES-ZHE-HIELO DE VARIOS AÑOS»: ALGUNAS CONSIDERACIONES FUNDAMENTALES

El CO₂ se transfiere a través de la interfaz atmósfera-océano y es absorbido por el fitoplancton con la ayuda de luz y nutrientes (esquema 4.2). Parte de la producción primaria se define como producción nueva porque está basada en nutrientes acumulados durante el invierno o recién suministrados, es decir, nuevos. La biomasa del fitoplancton constituye la base de la conexión entre los dominios pelágico y bentónico (Wassmann 1998) (esquema 4.2). El fitoplancton o las algas del hielo (foto 4.3) pueden hundirse directamente hasta el fondo o bien servir de alimento a organismos como los copépodos (foto 4.4). A su vez, los copépodos sirven de alimento a peces y mamíferos (Wassmann et al. 2006b) (esquema 4.2). En conjunto, todos estos organismos reciclan parte de la materia biogénica producida generando nutrientes, los denominados «nutrientes reciclados», que de nuevo vuelven a ser absorbidos por el fitoplancton, con lo que se sostiene la producción regenerada. Estos procesos de retención que tienen lugar en las capas más altas determinan en conjunto el flujo de materia biogénica hacia la capa bentónica limítrofe y el lecho marino. Investigar la conexión entre los dominios pelágico y bentónico requiere analizar los procesos de producción y retención de las capas superiores. Así, la estrecha conexión entre los dominios pelágico y bentónico puede deberse a una gran acumulación de biomasa en las capas superiores, a una baja efi-

cacia en la atenuación del flujo vertical, es decir, una baja retención, o bien a una combinación entre ambos factores (esquema 4.2). Si se trata de una conexión fuerte e inmediata, hablamos de «acoplamiento pelágico-bentónico». Si, por el contrario, hay una retención significativa y las demoras entre la producción primaria y la deposición de materia biogénica son considerables, hablamos de «ajuste escalonado de los sistemas pelágico-bentónico». Los nutrientes generados por el bentos se liberan en la columna de agua; son los nutrientes nuevos, que en última instancia se convierten en los nutrientes acumulados en invierno que alimentan el florecimiento primaveral en las ZHM (esquema 4.2).

El acoplamiento y el ajuste escalonado de los sistemas pelágico-bentónico están regulados por forzamientos físicos y por la composición, función y eficacia de

Esquema 4.2: Flujo de carbono, ciclo de nutrientes y acoplamiento pelágico-bentónico



la cadena trófica pelágica (esquema 4.3). Anteriormente se daba por supuesto que la cadena trófica de pastoreo que va del fitoplancton grande, como las diatomeas (foto 4.3), a los copépodos (foto 4.4) era tan dominante en el océano Glacial Ártico y en las plataformas adyacentes que se ponía un gran énfasis en dichos organismos. Los copépodos de gran tamaño, ricos en lípidos, constituyen organismos clave para muchos peces pelágicos y para las aves de la región (v. Falk-Petersen et al. 1998). Sin embargo, muchos de estos copépodos, que son herbívoros especializados y crecen bien durante los florecimientos de fitoplancton, también pueden adoptar una estrategia alimentaria omnívora. De hecho, en periodos con poca abundancia de fitoplancton –como, por ejemplo, tras el florecimiento primaveral–, su alimentación puede depender del microzooplancton y las partículas fecales. Era, por tanto, necesario revisar la cadena trófica planctónica tradicional e incluir también en ella la microbiana (esquema 4.3). Una completa gama de organismos autótrofos suministra energía a una amplia variedad de organismos heterótrofos, que en última instancia sostienen el crecimiento de larvas de peces y organismos más grandes (Buch 2002). Así pues, el Ártico no difiere fundamentalmente de los demás océanos, pero está caracterizado por una estacionalidad extrema y por algunas adaptaciones específicas a un entorno muy exigente y poco predecible.

Varios estudios concretos sobre la exportación vertical de materia biogénica sugieren algunas características específicas que también pueden ser típicas de otras zonas del océano Glacial Ártico (v. Wassmann et al. 2003; Olli et al. 2006; Wexels Riser et al. 2007). Según una serie de medidas realizadas durante 24 horas en 6-10 grupos de trampas de sedimentos flotantes que recibían los sedimentos procedentes de los 200 metros superiores, pueden describirse algunos perfiles característicos del flujo vertical (gráfico 4.1). El flujo vertical de materiales varía básicamente en función de la producción nueva, la acumulación de biomasa suspendida, el pastoreo del zooplancton y la degradación microbiana. Mientras que los dos primeros factores determinan la producción exportada, es decir, la cantidad de materia biogénica que entra en la zona afótica, los dos últimos determinan la eficacia de la atenuación del flujo vertical. En la región sur de la ZHE, caracterizada por notables florecimientos en el borde del hielo y por una plétora de organismos en el zooplancton, tanto la producción exportada como la atenuación del flujo vertical son elevadas; por consiguiente, la curvatura de la exportación vertical resulta considerable, en particular a más de 60 metros de profundidad (gráfico 4.1-A). En la zona norte de la ZHE, los florecimientos en el borde del hielo y la abundancia de zooplancton son menores, y la atenuación del flujo vertical, aquí más pequeña, ocurre principalmente en la parte más alta de la zona afótica (gráfico 4.1-B). Cerca del Polo Norte (Olli et al. 2006), el pastoreo y la retención de las bajas cantidades de materia biogénica recién producida son grandes y probablemente tienen lugar por encima de la trampa de sedimentos más elevada (30 metros), por lo que no hay flujo vertical (gráfico 4.1-C). En la parte de aguas libres del mar de Barents, con

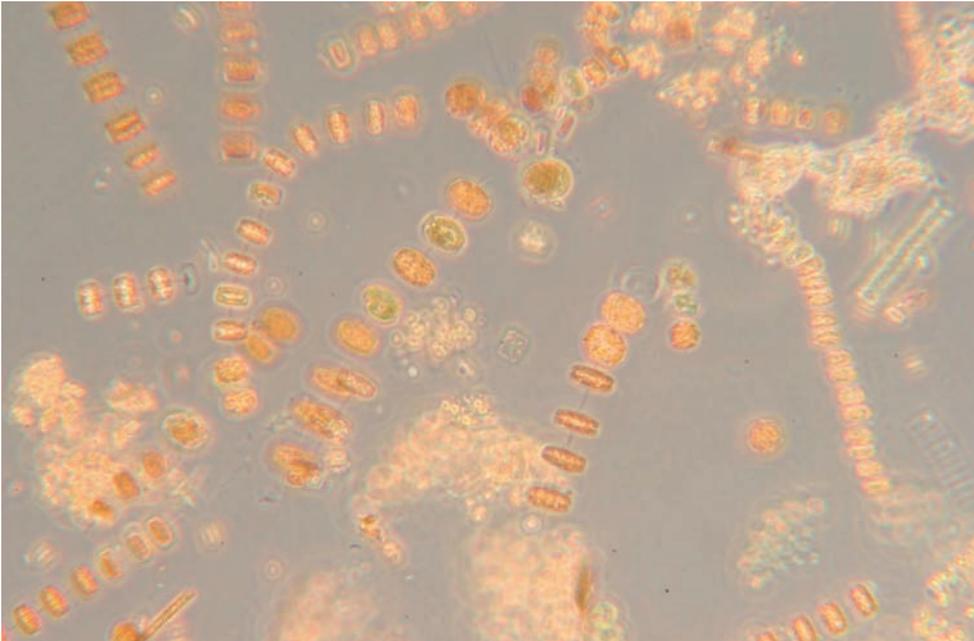
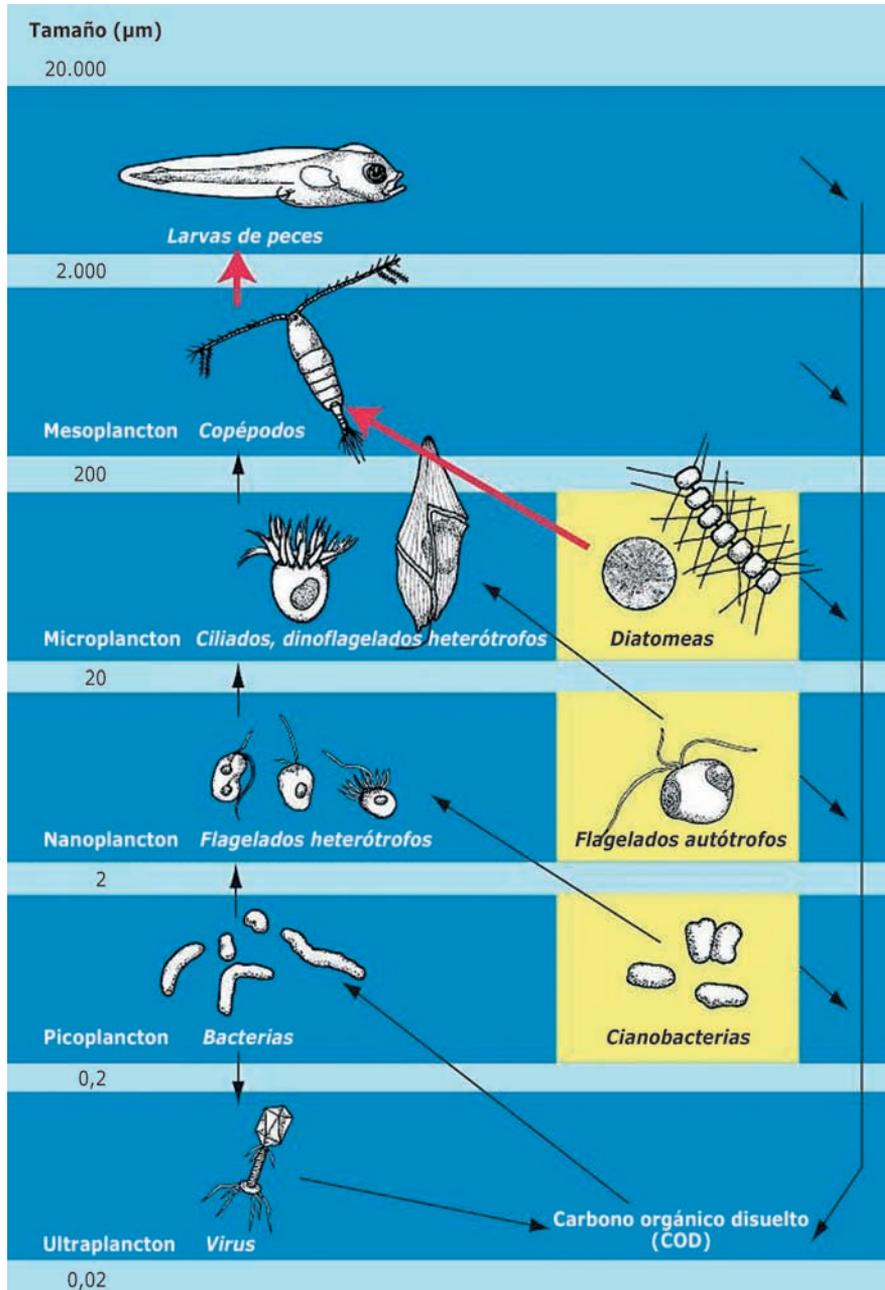


Foto 4.3: Imagen al microscopio de la diatomea marina ártica *Thalassiosira nordenskiöldii*



Foto 4.4: El copépodo calanoide *Calanus hyperboreus*, uno de los herbívoros más importantes del mar de Groenlandia y el océano Glacial Ártico

Esquema 4.3: La cadena trófica del Ártico, ordenada por tamaño y caracterizada por organismos clave (autótrofos a la derecha y heterótrofos a la izquierda)



Además de la importante cadena trófica clásica (fitoplancton grande, copépodos, larvas de peces), la cadena trófica microbiana también desempeña un papel significativo en el océano Glacial Ártico, según investigaciones recientes.

Fuente: Buch 2002.

su elevada producción primaria y su débil estratificación vertical, el grado de mezcla vertical resulta notable, por lo que las abundantes cantidades de exportación vertical no sólo son pastoreadas, sino también mezcladas a mayor profundidad en la columna de agua; como consecuencia, la exportación vertical desde las capas superiores es inferior que en la ZHE del sur, pero mayor en profundidad (gráfico 4.1-*D*). Por ello, el acoplamiento y el ajuste escalonado de los sistemas pelágico-bentónico probablemente resulten bastante dinámicos, tanto a escala espacial como temporal, y su variabilidad en el océano Glacial Ártico apenas se conoce.

Las mediciones del flujo vertical y los estudios mediante marcadores en las plataformas del océano Ártico indican fuertes conexiones entre los componentes pelágico y bentónico del ecosistema. El cambio climático puede influir en los procesos que controlan las rutas del ciclo biogeoquímico, como las capacidades de migración e hibernación del zooplankton y la dinámica de la cadena trófica microbiana, con consecuencias en cascada para las comunidades bentónicas, incluidas las especies perseguidas por las pesquerías. A continuación conjeturamos qué puede ocurrir en una región dominada actualmente por hielo de varios años, en términos de acoplamiento pelágico-bentónico, como consecuencia del calentamiento global y la reducción del hielo. De las cuatro situaciones reflejadas en el gráfico 4.1, comenzariamos con la *C*, seguida por la *B* y la *A*; finalmente, cuando el hielo retroceda de forma permanente y se rompa la estratificación del agua dulce restante, incluso es posible la situación *D*. El calentamiento global y la disminución del hielo no sólo cambiarán la producción primaria y el flujo vertical, sino que también afectarán intensamente al acoplamiento y al ajuste escalonado de los

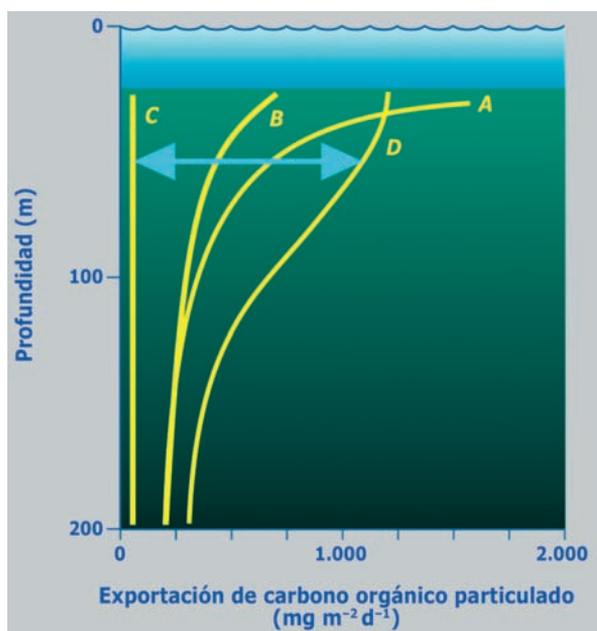


Gráfico 4.1: Perfiles esquemático y representativo de la exportación vertical de carbono orgánico particulado en los 200 metros superiores de las aguas libres del mar de Barents (*D*), su zona de hielo marginal (*A*, *B*) y el océano Ártico central cubierto permanentemente de hielo (*C*). La flecha horizontal indica el aumento potencial en la exportación vertical a unos 50 metros de profundidad al cambiar la cubierta de hielo permanente (*C*) por una situación de hielo marginal (*D*) a causa del calentamiento climático en el océano Glacial Ártico. El gráfico muestra cómo cambiará el flujo vertical de los materiales sedimentados si se pierde la cubierta de hielo, desde la curva *C* a la curva *D*.

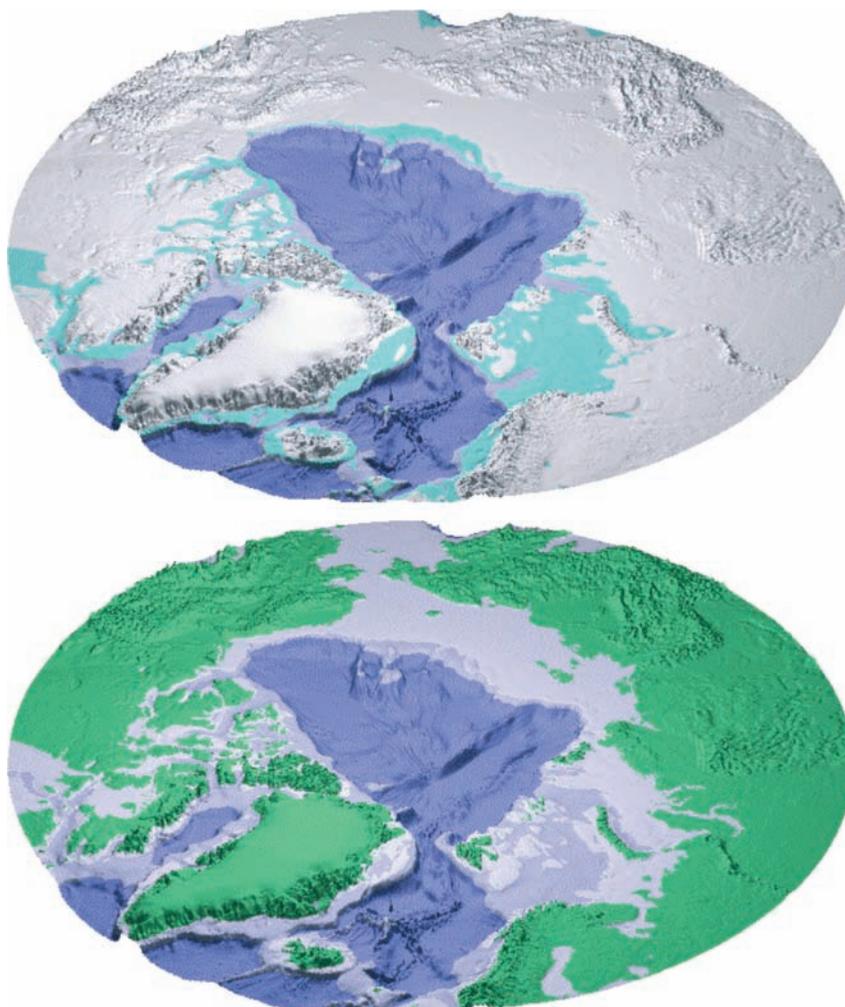
Fuente: Gráfico redibujado y modificado a partir de Carmack y Wassmann 2006.

sistemas pelágico-bentónico del océano Glacial Ártico, sobre todo en las plataformas menos profundas. Cuando la exportación vertical de materia biogénica pase de la situación A a la C, en profundidades inferiores a 50 metros aumentará en un orden de magnitud el suministro de materia biogénica a la capa bentónica limítrofe y a los sedimentos (gráfico 4.1). Por ello, el calentamiento global y las consiguientes pérdida de grosor y reducción de la extensión del hielo ocasionarán muy probablemente cambios radicales en las comunidades bentónicas de las plataformas más septentrionales. Sin embargo, se trata de cambios difíciles de predecir y evaluar, porque los datos y nuestro conocimiento del fenómeno resultan hoy por hoy insuficientes. Sólo mediante una combinación de experimentos específicos a largo plazo y estudios sintéticos en la región será posible evaluar los procesos clave de intercambio vertical y su sensibilidad al cambio climático.

4.6. FORZAMIENTO FÍSICO-BIOLÓGICO DE LAS PLATAFORMAS ÁRTICAS: PASADO, PRESENTE Y FUTURO

Los niveles actuales de CO₂ duplican ya los anotados en los picos registrados durante los ciclos glaciales e interglaciales, y están aumentando rápidamente. Debido a la continua descarga de gases de efecto invernadero a la atmósfera, es muy probable que el futuro océano Glacial Ártico tenga una cantidad de hielo de varios años sustancialmente inferior a la de ahora, y a largo plazo posiblemente se pierda por completo (v. Johannessen et al. 2002). Por ello podemos preguntarnos cuál habrá sido el funcionamiento de este océano en diversos momentos del pasado. Por ejemplo, ¿qué diferencias en cuanto a estructura y función presenta el océano Ártico de hoy respecto al del final del último periodo glacial? ¿Tuvo unas condiciones ambientales completamente distintas o ha cambiado gradualmente hasta su estado actual? En este punto resulta útil comenzar con el balance y la estratificación del agua dulce. En el Ártico contemporáneo, el balance de agua dulce está controlado por las aportaciones de los ríos, por los aportes del Pacífico a través del estrecho de Bering y por las transformaciones que experimenta la columna de agua en las extensas plataformas panárticas (mapa 4.5). Sin embargo, sólo 10.000 años atrás, el nivel del mar era más de 100 metros inferior, enormes glaciares bloqueaban la mayor parte de los ríos que desembocan hacia el norte, el estrecho de Bering estaba cerrado y prácticamente no había plataformas (mapa 4.5). Los ríos desaguaban directamente al océano Ártico por encima del límite con el talud continental, y tampoco existían las modificaciones producidas por las mareas en la columna de agua de las plataformas exteriores (Carmack et al. 2006). Apenas había ninguna plataforma, el permafrost se extendía hasta el actual borde de la plataforma, y el océano Ártico era fundamentalmente un conjunto de cuencas. Si retrocedemos en el tiempo hasta el Plioceno inferior (~ 5-3 millones de años antes del presente), el nivel del mar se encontraba más alto que hoy en día (unos 25 metros), las temperaturas en superficie eran mucho más elevadas y se cree que no había glaciares en el hemisferio norte.

Mapa 4.5: La región del océano Glacial Ártico hace 12.000 años (arriba) y en la actualidad (abajo)



En la imagen se aprecia el bajo nivel de agua que había al final de la última era glacial, cuando el estrecho de Bering estaba cerrado.

Fuente: Carmack y Wassmann 2006.

Estos «paleoescenarios» nos ofrecen diferentes futuros posibles en los que estudiar los impactos sobre las cadenas tróficas septentrionales. Por ejemplo, la esperada subida del nivel del mar en 1-2 metros durante las próximas décadas y el calentamiento del planeta provocarán una erosión a gran escala de las regiones costeras, y también se espera que crezca el aporte de agua de los ríos. En conjunto, estos fenómenos darán lugar a un mayor aporte de materia orgánica terrestre al océano Glacial Ártico y a una reducción de la producción primaria en las plataformas menos profundas –inducida por una mayor turbiedad–, y es posible que

las cadenas tróficas de las plataformas interiores se expandan. Además, Aagaard y Carmack (1994) han propuesto un modelo conceptual simple para la mezcla convectiva que se produce en varios lugares del océano Ártico y los mares adyacentes bajo diferentes situaciones de aumento y disminución del aporte de agua dulce. Si dichos sistemas físicos sufren cambios catastróficos (abruptos), ocurrirá lo mismo con sus funciones ecológicas. Una consecuencia lógica de todo ello es que los giros y los frentes cambiarán, y la cadena trófica actual irá variando su estructura y función a medida que se desplacen los hábitats físicos.

En el pasado geológico reciente, las plataformas panárticas han pasado por fases completamente diferentes, separadas por cambios de estado abruptos. Determinar si el océano Glacial Ártico está avanzando o no hacia un nuevo estadio del que no hay constancia en los registros antiguos conocidos depende, por tanto, del intervalo de tiempo que se considere. Los enormes cambios en el forzamiento climático del océano Glacial Ártico a lo largo de escalas de tiempo evolutivas relativamente cortas indican que sus ecosistemas son capaces de hacer frente a nuevos cambios climáticos, incluso a cambios abruptos, pero no se sabe si las especies podrán adaptarse a ellos. Los puntos de no retorno, en los que los forzamientos climáticos modifican el estado de un ecosistema de manera irreversible, son extremadamente difíciles de evaluar y puede que no se produzcan en el océano Ártico.

Recapitulando, podemos concluir que el calentamiento global, ya en la actualidad y aún más en el futuro, conllevará la disminución de la extensión y la pérdida de grosor del hielo, el incremento de la producción primaria, la llegada de especies



Foto 4.5: Morsas (*Odobenus rosmarus*). Estos corpulentos mamíferos marinos bucean hasta el fondo de las plataformas someras del Ártico para alimentarse de bivalvos. La pérdida de la cobertura de hielo sobre las plataformas continentales árticas está haciendo disminuir la extensión del hábitat idóneo para esta especie.

boreales y la reducción de las especies árticas, así como el aumento del aporte de materia orgánica a la capa bentónica limítrofe y a los sedimentos, en particular en las regiones de las plataformas panárticas situadas más al norte. En conjunto, estos fenómenos cambiarán profundamente la biogeoquímica del océano Glacial Ártico y tendrán consecuencias globales que no se conocen suficientemente. Además, dichos cambios afectarán a los niveles tróficos superiores y a los humanos que viven en las regiones septentrionales. Es posible que las colonias de aves marinas pierdan sus zonas de alimentación o no puedan acceder a ellas fácilmente, que las focas se queden sin sus sitios de descanso y que los osos polares se vean perjudicados por la pérdida de su hábitat alimentario y por el acceso del hombre a sus lugares de hibernación y pesca. Estos cambios interferirán con las comunidades humanas de cazadores, que, tras instalarse en asentamientos más permanentes, dispondrán de una menor capacidad para alcanzar sus zonas de caza, desplazadas hacia el norte, o bien las perderán por completo, lo que en ambos casos tendrá graves repercusiones sobre sus medios de vida.

4.7. INVESTIGACIÓN MARINA EN EL ÁRTICO: LA NECESIDAD FUNDAMENTAL DE COOPERACIÓN INTERNACIONAL

La falta de una percepción consistente sobre el océano Glacial Ártico comporta el objetivo de adquirir un conocimiento más sólido sobre las plataformas panárticas y sus cuencas oceánicas adyacentes profundas. La reducción del hielo marino y el establecimiento de importantes actividades económicas en lo que suele considerarse como uno de los ecosistemas más prístinos del planeta nos obligan a tener en cuenta las consecuencias ecológicas del cambio climático y de las actividades humanas en la región. Hagan lo que hagan científicos y responsables políticos, han de hacerlo juntos. Trabajando conjuntamente, los encargados de la toma de decisiones y los científicos deben intentar reconocer y comprender las características de todo el océano Ártico, incluidos el ámbito social y sus respuestas a los cambios. A partir de esta línea de acción pueden desarrollarse mejores estrategias de adaptación y mitigación para hacer frente al calentamiento global y a otras actividades antropogénicas que afectan al Ártico.

Los cambios físicos en el océano Glacial Ártico y sus efectos en el funcionamiento del ecosistema y en las condiciones de vida humanas en el hemisferio norte suponen un reto importante que merece la atención de todas las naciones de dicho hemisferio. Mejorar la investigación en el Ártico resulta indispensable para los intereses estratégicos de Europa. Se ha demostrado que la gestión de los sistemas marinos debe basarse en el conocimiento científico, en una explotación de recursos segura para el medio ambiente y en principios preventivos. La eficacia de la investigación ecológica marina europea en la región panártica requiere acciones y estructuras de investigación que amplíen la estrategia actual y la centren en principios científicos generales sobre temas oportunos.

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer a la Fundación BBVA la invitación a participar en el debate científico titulado Impactos del Calentamiento Global sobre los Ecosistemas Polares. Esta publicación ha recibido el apoyo del Norwegian Research Council, en el marco de los proyectos del programa NORDKLIMA denominados CABANERA (Carbon Flux and Ecosystem Feed Back in the Northern Barents Sea in an Era of Climate Change) y MACESIZ (Marine Climate and Ecosystems in the Seasonal Ice Zone).

BIBLIOGRAFÍA

- AAGAARD, K., y E.C. CARMACK. «The Arctic Ocean and climate: A perspective». En O.M. Johannessen, R. Muench y J. Overland, eds. *The Polar Oceans and Their Role in Shaping the Global Environment*. Geophysical Monograph. 85, American Geophysical Union, 1994. 4-20.
- AAGAARD, K., y E.C. CARMACK. «The role of sea ice and other fresh-water in the Arctic circulation». *Journal of Geophysical Research – Oceans* 94 (1998): 14485-14498.
- ANDERSON, L.G., K. OLSSON y M. CHERICI. «A carbon budget for the Arctic Ocean». *Global Biogeochemical Cycles* 12 (1998): 455-465.
- ARASHKEVICH, E., P. WASSMANN, A. PASTERNAK y C. WEXELS RISER. «Seasonal and spatial variation in abundance, composition, and development of zooplankton community in the Barents Sea». *Journal of Marine Systems* 38 (2002): 125-145.
- BAUCH, H.A., y H. KASSENS. «Arctic Siberian shelf environments – An introduction». *Global and Planetary Change* 48 (2005): 1-3.
- BERGE, J., G. JOHNSEN, F. NILSEN, B. GULLIKSEN y D. SLAGSTAD. «Ocean temperature oscillations enforce the reappearance of blue mussels in Svalbard after 1,000 years of absence». *Marine Ecology Progress Series* 303 (2005): 167-175.
- BUCH, E. «Present Oceanographic conditions in Greenland Waters». *Danish Meteorological Institute Scientific Report* 02-02 (2002).
- CARMACK, E., D. BARBER, J. CHRISTENSEN, R. MACDONALD, B. RUDELS y E. SAKSHAUG. «Climate variability and physical forcing of the food webs and the carbon budget on pan-Arctic shelves». *Progress in Oceanography* 71 (2006): 145-182.
- CARMACK, E., y P. WASSMANN. «Food webs and physical-biological coupling on pan Arctic shelves: unifying concepts and comprehensive perspective». *Progress in Oceanography* (2006) 71: 447-477.
- CARROLL, M.L., y J. CARROLL. «The Arctic seas». En K. Black y G. Shimmiel, eds. *Biogeochemistry of Marine Systems*. Oxford: Blackwell Publishing Ltd., 2003. 127-156.
- CODISPOTI, L.A., y F.A. RICHARDS. «Micronutrient distributions in east Siberian and Laptev Seas during summer 1963». *Arctic* 21 (2) (1968): 67.
- DEMING, J.W., L. FORTIER y M. FUKUCHI. «The International North Water Polynya Study (NOW): a brief overview». *Deep Sea Research II* 49 (22-23) (2002): 4887-4892.
- FALK-PETERSEN, S., J.R. SARGENT, J. HENDERSON, E.N. HEGSETH, H. HOP y Y.B. OKOLODKOV. «Lipids and fatty acids in ice algae and phytoplankton from the marginal ice zone in the Barents Sea». *Polar Biology* 20 (1998): 41-47.
- FALK-PETERSEN, S., G. PEDERSEN, S. KWASNIEWSKI, E.N. HEGSETH y H. HOP. «Spatial distribution and life-cycle timing of zooplankton in the marginal ice zone of the Barents

- Sea during the summer melt season in 1995». *Journal of Plankton Research* 21 (1999): 1249-1264.
- FALK-PETERSEN, S., H. HOP, W.P. BUDGELL, E.N. HEGSETH, R. KORSNES, T.B. LØYNING, J.B. ØRBÆK, T. KAWAMURA y K. SHIRASAW. «Physical and ecological processes in the marginal ice zone of the northern Barents Sea during the summer melt period». *Journal of Marine Systems* 27 (2000): 131-159.
- GRAN, H.H. «Das Plankton des Norwegischen Nordmeeres, vom Biologischen und Hydrographischen Gesichtspunkte behandelt». *Report on Norwegian Fishery and Marine Investigations* 2 (5) (1902): 222.
- GREBMEIER, J.M., J.E. OVERLAND, S.E. MOORE, E.V. FARLEY, E.C. CARMACK, L.W. COOPER, K.E. FREY, J.H. HELLE, F.A. McLAUGHLIN y S.L. MCNUTT. «A major ecosystem shift in the northern Bering Sea». *Science* 311 (2006): 1461-1464.
- HANSEN, A.S., T.G. NIELSEN, H. LEVINSEN, S.D. MADSEN, T.F. THINGSTAD y B.W. HANSEN. «Impact of changing ice cover on pelagic productivity and food web structure in Disko Bay, West Greenland: a dynamic model approach». *Deep Sea Research I* 50 (2003): 171-187.
- HASSOL, S.J., ed. *Impacts of a Warming Arctic: Arctic Climate Impact Assessment (ACIA)*. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.
- JOHANNESSEN, O.M., L. BENGTSSON, M.W. MILES, S.I. KUZMINA, V.A. SEMENOV, G.V. ALEKSEEV, A.P. NAGURNY et al. «Arctic climate change – Observed and modelled temperature and sea ice». *Tellus* 56A (2002): 328-341.
- KOSOBOKOVA, K. «The reproductive cycle and life history of the Arctic copepod *Calanus glacialis* in the White Sea». *Polar Biology* 22 (1999): 254-263.
- LINDSAY, J., y J. ZHANG. «The thinning of the Arctic sea ice, 1988-2003: Have we passed a tipping point?». *Journal of Climate* 18 (2005): 4879-4894.
- NANSEN, F. «Northern Waters, Captain Roald Amundsen's oceanographic observations in the Arctic Seas in 1901». *Videnskab-Selskabets Skrifter* 1, *Matematisk-Naturvidenskabelig Klasse* 1 (1906), Kristiania. 1-145.
- OLLI, K., P. WASSMANN, M. REIGSTAD, T.N. RATKOVA, E. ARASHKEVICH, A. PASTERNAK, P.A. MATRAI et al. «The fate of production in the central Arctic Ocean – Top-down regulation by zooplankton expatriates». *Progress in Oceanography* (2006): doi: 10.1016/j.pocean.2006.08.002.
- OLSEN, A., T. JOHANNESSEN y F. REY. «On the nature of the factors that control spring bloom development at the entrance to the Barents Sea and their interannual variability». *Sarsia* 88 (2003): 379-393.
- REIGSTAD, M., C. WEXELS RISER, S. ØYGARDEN, P. WASSMANN y F. REY. «Variation in hydrography, nutrients and suspended biomass in the marginal ice zone and the central Barents Sea». *Journal of Marine Systems* 38 (2002): 9-29.
- SAKSHAUG, E., y H. SKJOLDAL. «Life at the ice edge». *Ambio* 18 (1989): 60-67.
- SAKSHAUG, E., A. BJØRGE, B. GULLIKSEN, H. LOENG y F. MEHLUM. «Structure, biomass distribution and energetics of the pelagic ecosystem in the Barents Sea: A synopsis». *Polar Biology* 14 (1994): 405-411.
- SAKSHAUG, E. «Primary and secondary production in the Arctic seas». En R. Stein y R.W. Macdonald, eds. *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean*. Heidelberg-Berlín-Nueva York: Springer-Verlag, 2004. 57-81.
- SHIMADA, K., T. KAMOSHIDA, M. ITOH, S. NISHINO, E. CARMACK, F. McLAUGHLIN, S. ZIMMERMANN y A. PROSHUTINSKY. «Pacific Ocean inflow: influence on catastrophic

- reduction of sea ice cover in the Arctic Ocean». *Geophysical Research Letters* 33 (2006): L08605, doi: 10.1029/2005GL025624.
- SLAGSTAD, D., y T. MCCLIMANS. «Modelling the ecosystem dynamics of the Barents Sea including the marginal ice zone: I. Physical and chemical oceanography». *Journal of Marine Systems* 58 (2005): 1-18.
- SORTEBERG, A., T. FUREVIK, H. DRANGE y N.G. KVAMSTO. «Effects of simulated natural variability on Arctic temperature projections». *Geophysical Research Letters* 32 (18) (2005): art. n.º L18708.
- STEIN, R., y R.W. MACDONALD, eds. *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean*. Berlín-Heidelberg-Nueva York: Springer-Verlag, 2004.
- UGRYUMOV, A., y A. KOROVIN. *Tigu-Su. On ice flows to the North Pole*. Forlag Norden, Tromsø: 2005 (en noruego).
- VETROV, A.A., y E.A. ROMANKEVICH. *Carbon Cycle in the Russian Arctic Seas*. Berlín: Springer-Verlag, 2004.
- WASSMANN, P. «Retention versus export food chains: processes controlling sinking loss from marine pelagic systems». *Hydrobiologia* 363 (1998): 29-57.
- WASSMANN, P., T.N. RATKOVA, I. ANDREASSEN, M. VERNET, G. PEDERSEN y F. REY. «Spring bloom development in the marginal ice zone and the central Barents Sea». *P.S.Z.N.I.: Marine Ecology* 20 (3/4) (1999): 321-346.
- WASSMANN, P. «Vernal export and retention of biogenic matter in the north-eastern North Atlantic and adjacent Arctic Ocean: the role of the Norwegian Atlantic Current and topography». *Memoirs of the National Institute of Polar Research, Special Issue* 54 (2001): 377-392.
- WASSMANN, P., K. OLLI, C. WEXELS RISER y C. SVENSEN. «Ecosystem function, biodiversity and vertical flux regulation in the twilight zone». En G. Wefer, F. Lamy y F. Mantoura, eds. *Marine Science Frontiers for Europe*. Berlín: Springer-Verlag, 2003. 279-287.
- WASSMANN, P., E. BAUERNFEIND, M. FORTIER, M. FUKUCHI, B. HARGRAVE, B. MORAN, TH. NOJI, E.-M. NÖTHIG, R. PEINERT, H. SASAKI y V. SHEVCHENKO. «Particulate organic carbon flux to the sea floor». En R. Stein y R.W. Macdonald, eds. *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean*. Heidelberg-Berlín-Nueva York: Springer-Verlag, 2004. 101-138.
- WASSMANN, P., ed. «Structure and function of contemporary food webs on Arctic shelves: a pan-Arctic comparison». *Progress in Oceanography* 71 (2006): 123-477.
- WASSMANN, P., D. SLAGSTAD, C. WEXELS RISER y M. REIGSTAD. «Modelling the ecosystem dynamics of the marginal ice zone and central Barents Sea. II. Carbon flux and inter-annual variability». *Journal of Marine Systems* 59 (2006a): 1-24.
- WASSMANN, P., M. REIGSTAD, T. HAUG, B. RUDELS, M.L. CARROLL, H. HOP, G. WING GABRIELSEN et al. «Food web and carbon flux in the Barents Sea». *Progress in Oceanography* 71 (2006b): 233-288.
- WEXELS RISER, C., M. REIGSTAD, P. WASSMANN, E. ARASHKEVICH y S. FALK-PETERSEN. «Export or retention? Copepod abundance, faecal pellet production and vertical flux in the marginal ice zone through snap shots from the northern Barents Sea». *Polar Biology* 30 (2007): 719-730.
- WOODGATE, R.A., y K. AAGAARD. «Revising the Bering Strait freshwater flux into the Arctic Ocean». *Geophysical Research Letters* 32 (2005): doi: 10.1029/2004GL021747.
- ZENKEVICH, L.A. *Biology of the Seas of the USSR*. Londres: George Allen and Unwin Ltd., 1963.

ÍNDICE DE FOTOGRAFÍAS

Foto 4.1:	Paisaje helado, característico del océano Glacial Ártico, cerca de la isla de Spitzbergen (archipiélago de Svalbard, Noruega). © Jordi Bas	112
Foto 4.2:	Imagen de la zona de hielo estacional, con aproximadamente un 10% de aguas libres. © K. Olli	118
Foto 4.3:	Imagen al microscopio de la diatomea marina ártica <i>Thalassiosira nordenskioeldii</i> . © H. C. Eilertsen	129
Foto 4.4:	El copépodo calanoide <i>Calanus hyperboreus</i> , uno de los herbívoros más importantes del mar de Groenlandia y el océano Glacial Ártico. © K. Olli	129
Foto 4.5:	Morsas (<i>Odobenus rosmarus</i>). © Juan Carlos Muñoz	134

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

Mapa 4.1:	Topografía del océano Glacial Ártico y las plataformas panárticas	117
Mapa 4.2:	Dos proyecciones geográficas diferentes del globo terráqueo: la proyección de Mercator (a) y una perspectiva polar del hemisferio norte con el Polo Norte en el centro (b)	120
Mapa 4.3:	Producción primaria anual media en el mar de Barents, según un modelo tridimensional con acoplamiento físico-biológico obtenido a partir de una base de datos meteorológicos retrospectiva	122
Mapa 4.4:	Polinias grietadas y zonas de hielo marginal del océano Glacial Ártico	125
Mapa 4.5:	La región del océano Glacial Ártico hace 12.000 años (arriba) y en la actualidad (abajo)	133
Gráfico 4.1:	Perfiles esquemático y representativo de la exportación vertical de carbono orgánico particulado en los 200 metros superiores de las aguas libres del mar de Barents (<i>D</i>), su zona de hielo marginal (<i>A</i> , <i>B</i>) y el océano Ártico central cubierto permanentemente de hielo (<i>C</i>)	131
Esquema 4.1:	Ciclo anual del forzamiento físico y respuesta biológica en el Ártico ...	121
Esquema 4.2:	Flujo de carbono, ciclo de nutrientes y acoplamiento pelágico-bentónico	127
Esquema 4.3:	La cadena trófica del Ártico, ordenada por tamaño y caracterizada por organismos clave	130

5. EFECTOS DEL CALENTAMIENTO GLOBAL EN EL BENTOS ÁRTICO Y CONSECUENCIAS EN LA CADENA TRÓFICA

Paul E. Renaud¹, Michael L. Carroll¹ y William G. Ambrose Jr.^{1,2}

¹ Akvaplan-niva AS, Polar Environmental Centre, Tromsø, Noruega

² Departamento de Biología, Bates College, Lewiston, Maine, Estados Unidos



5.1. INTRODUCCIÓN

UNA CARACTERÍSTICA SOBRESALIENTE DEL OCÉANO GLACIAL ÁRTICO radica en la enorme extensión de la plataforma continental bajo los mares marginales. Mientras que la ecología de las comunidades del lecho (bentos) del océano Ártico profundo permanece en gran parte sin explorar, las investigaciones de los últimos 25 años han ampliado nuestra comprensión de la estructura y la función de las comunidades biológicas de los mares de la plataforma ártica. Una de las conclusiones obtenidas es que el bentos de la plataforma continental puede ejercer un papel más importante para el ciclo del carbono en el Ártico que en latitudes inferiores. El cambio climático, que según las predicciones será desproporcionadamente mayor en el Ártico que en latitudes inferiores, alterará probablemente la biodiversidad, la estructura de la comunidad y las interacciones tróficas del bentos. Esto tendrá lugar mediante vías directas, como el cambio de temperatura, y a través de efectos indirectos en las distribuciones del hielo y la masa de agua, la producción primaria y la sedimentación. Hemos extraído pruebas de series de datos a largo plazo, estudios de casos y resultados experimentales para predecir cambios potenciales en las comunidades bentónicas de la plataforma ártica y en el papel funcional que desempeñarán en los ecosistemas marinos árticos bajo situaciones de calentamiento climático. Dado que las comunidades bentónicas revisten importancia para las pesquerías, las aves marinas y los mamíferos marinos de la región, así como para la población indígena, los efectos del cambio climático no son meras conclusiones académicas, sino que se dejarán sentir probablemente en todo el tejido biológico, económico y social del Ártico y del mundo.

5.2. ¿POR QUÉ ESTUDIAR EL BENTOS?

Más del 70% de la superficie de la Tierra está habitada por comunidades bentónicas marinas. La mayor parte del lecho marino se sitúa en el océano profundo, una zona sin luz, con una densidad y una biomasa de organismos bajas y sobre la que sabemos muy poco. En cambio, muchos hábitats del fondo marino de las platafor-

◀ **Foto 5.1:** La zona costera de la isla de Spitzbergen alberga algunas de las comunidades bentónicas del Ártico mejor estudiadas

mas continentales son ecológicamente activos (por ejemplo, arrecifes de coral, bosques de laminaria, lechos de algas) y se encuentran entre los más productivos y diversos del mundo. Desde una perspectiva global, las comunidades bentónicas sostienen fértiles pesquerías comerciales y proporcionan importantes bienes y servicios a la sociedad (Costanza et al. 1997).

Muchas especies de peces (bacalao, solla, rodaballo, etc.) e invertebrados (por ejemplo, gambas, cangrejos y langostas) dependen de invertebrados de la infau-na y la epifauna, que les sirven de alimento durante al menos parte de su vida. Esas especies también necesitan los hábitats bentónicos como protección, en particular cuando son crías o jóvenes (Watling y Norse 1998; Turner et al. 1999), y los sedimentos blandos con vegetación constituyen un hábitat crítico para una amplia variedad de vertebrados e invertebrados (Heck, Nadeau y Thomas 1997). Las comunidades que viven en los sedimentos blandos del Ártico suponen una importante fuente de recursos para los mamíferos que se alimentan en el lecho (morsa, foca barbuda y ballena gris) y para las aves (éider) (Oliver et al. 1983; Dayton 1990). Sin embargo, además de proporcionar alimento y hábitat, el bentos tiene otras funciones ecológicas menos valoradas, pero igualmente significativas.

Las comunidades del lecho constituyen el lugar de depósito de buena parte de los materiales que llegan al océano procedentes del aporte de los ríos y la precipitación o que se producen en la columna de agua. La materia orgánica generada por la producción primaria en la columna de agua y los contaminantes contenidos en las partículas descendentes se acumulan en los sedimentos, donde su destino viene determinado por procesos físicos, biológicos y químicos que tienen lugar en la interfaz sedimento-agua y dentro del sedimento. Una gran porción de la materia orgánica que alcanza el bentos puede remineralizarse (descomponerse por la actividad microbiana), y los nutrientes fijados en este material pueden retornar a las aguas suprayacentes. Una fracción menor se acumula en los sedimentos de la costa y la plataforma, y cabe la posibilidad de que quede retirada del ciclo del carbono durante millones de años. Organismos como los corales y los moluscos incorporan bicarbonato (HCO_3) disuelto en sus esqueletos, lo que actúa como tampón en la química del océano. Los contaminantes que alcanzan el lecho se entierran o se degradan, con lo que se reduce su movimiento a través del ecosistema. Los procesos bentónicos, por tanto, pueden tener efectos importantes en el ciclo del carbono y los nutrientes, así como en la disponibilidad de contaminantes en los ecosistemas marinos.

La larga vida y la baja movilidad de muchos organismos bentónicos los convierten en indicadores ideales de la variabilidad medioambiental (Kröncke 1998; Schöne et al. 2003). Las partes duras de los organismos bentónicos se conservan bien tras la muerte y con frecuencia contienen un registro de las condiciones ambientales, como la temperatura (Klein, Lohmann y Thayer 1996; Ambrose et al. 2006),

los afloramientos (Jones y Allmon 1995), la productividad y la salinidad y/o hidrología (Khim et al. 2003; Müller-Lupp, Erlenkeuser y Bauch 2003) durante la vida del animal (foto 5.2). La columna de agua y los procesos bentónicos están acoplados de una manera particularmente estrecha en el Ártico (Grebmeier, Feder y McRoy 1989; Ambrose y Renaud 1995; Piepenburg et al. 1997; Wollenburg y Kuhnt 2000). Esto se debe a varios factores, como una fuerte estacionalidad, un desajuste entre las abundancias de algas planctónicas y el zooplancton herbívoro, y tal vez una menor eficacia de la comunidad microbiana pelágica. El estrecho acoplamiento pelágico-bentónico es responsable de que el bentos resulte especialmente útil para almacenar una imagen integrada y a largo plazo de las condiciones de la columna de agua en el Ártico.

Muchas comunidades bentónicas sostienen una rica diversidad de invertebrados, que tienen importantes funciones en el ecosistema (foto 5.3). La del océano profundo es la menos conocida de todas ellas, y se ha estimado que podría contener hasta 10 millones de especies, muchas más que las 250.000 descritas (Grassle y Maciolek 1992). Se han descrito tan pocos grupos taxonómicos del océano profundo, que su papel en la estructura y función del ecosistema correspondiente, o su posible valor comercial en la producción de fármacos, resultan en gran parte desconocidos. Las comunidades bentónicas de latitudes altas se han estudiado incluso menos. Debido al escaso muestreo de los hábitats bentónicos del Ártico, es difícil hacer generalizaciones sobre su diversidad o sobre la estructura de sus comunidades. No hay pruebas de que las plataformas árticas sean menos diversas que las de latitudes inferiores (foto 5.3; Kendall 1996), y el patrón de reducción de

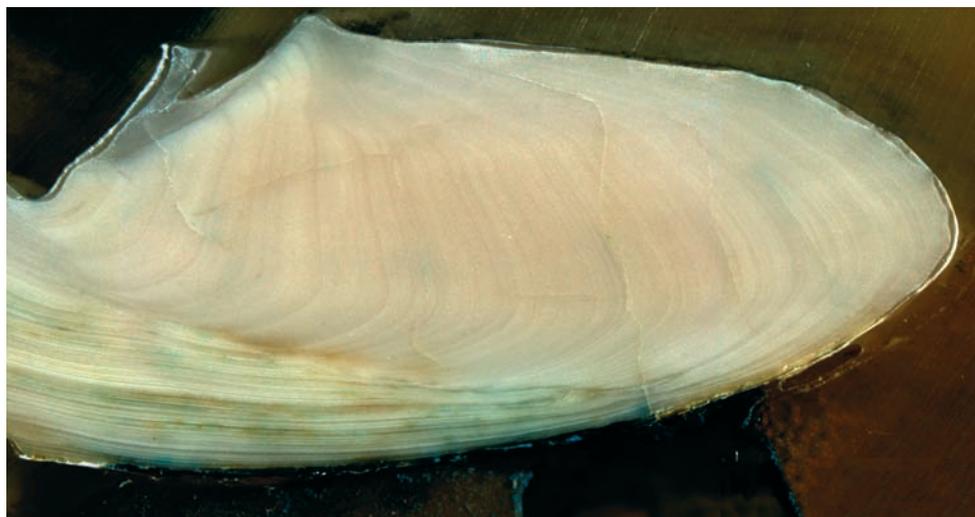


Foto 5.2: Bandas de crecimiento en una concha de una gran almeja de Islandia (*Arctica islandica*), recogida en 1906 en la costa norte de Noruega. Las distancias entre las 56 líneas de crecimiento anual contienen un registro parcial de las condiciones medioambientales entre 1850 y 1906.

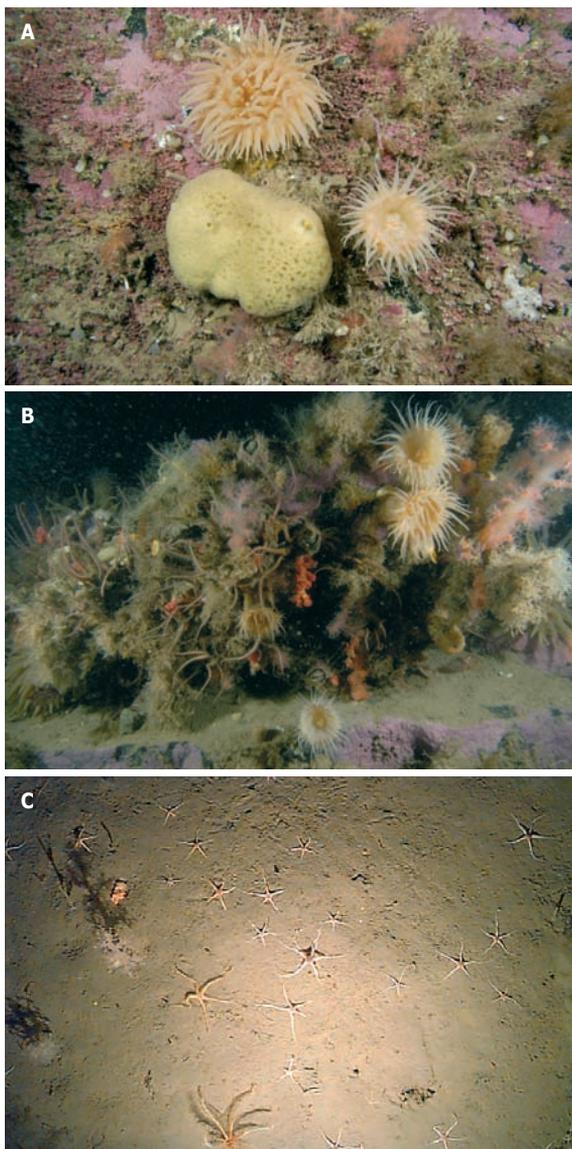


Foto 5.3: Las comunidades bentónicas de latitudes altas albergan una rica diversidad de especies, las cuales desempeñan un papel muy importante en el funcionamiento del ecosistema ártico

A y B: Dos comunidades bentónicas de elevada diversidad a unos 20 m de profundidad en la zona nororiental de Svalbard (Noruega), en el océano Glacial Ártico. Se pueden apreciar algas coralinas, invertebrados filtradores y pequeños animales móviles. La dimensión horizontal de lo que se observa en las fotos es de 50 cm aproximadamente.

C: Bentos de fondo blando a 180 m de profundidad en el mar de Beaufort, en el Ártico canadiense. Ofiuras, crinoideos (comatulídes) y corales blandos son claramente visibles en la foto, pero la mayor parte de la biodiversidad de los hábitats de fondo blando se encuentra bajo la superficie del sedimento. El área de la imagen es de 0,6 m² aproximadamente.

la diversidad con el aumento de la latitud, común en muchos grupos taxonómicos terrestres, no resulta válido para organismos del sedimento blando marino (Kendall y Aschan 1993; Kröncke 1998).

El bentos ártico desempeña papeles cruciales en el funcionamiento de los ecosistemas regionales. Los sedimentos blandos dominan las plataformas de latitudes altas y sostienen una de las biomasas de infauna y epifauna más elevadas de los océanos del planeta (v. Piepenburg 2000). Varias comunidades de la plataforma

ártica destacan entre las más productivas del océano (Highsmith y Coyle 1990). La respuesta de dichas comunidades al cambio climático tendrá un efecto dominó en todo el ecosistema ártico. Así pues, la predicción del impacto del cambio climático en los ecosistemas de la plataforma ártica depende en gran medida de la anticipación de la respuesta del bentos ártico.

5.3. ALCANCE DE ESTE ARTÍCULO

La ecología del bentos ártico ha sido tratada en revisiones recientes (v. Piepenburg 2005), y no es nuestra intención aquí reproducir dichas investigaciones. En su lugar, nuestro objetivo consiste en predecir los posibles efectos del cambio climático en las comunidades bentónicas y sus consecuencias para los ecosistemas marinos árticos en general. Como es de esperar, sabemos mucho más acerca de la ecología bentónica de las plataformas árticas, libres de hielo según la estación, que sobre el talud cubierto de hielo permanente y el océano profundo. Se han realizado pocos estudios sobre la estructura de la comunidad de macrofauna en el océano profundo del Ártico (Kröncke 1994, 1998; Bluhm et al. 2005; Renaud et al. 2006a), y menos aún sobre foraminíferos (Wollenburg y Kuhnt 2000), meiofauna (Vanreusel et al. 2000) y procesos bentónicos (Clough et al. 1997, 2005). Las plataformas del océano Glacial Ártico representan el 25% de todas las plataformas oceánicas (mapa 5.1), y los procesos que tienen lugar en ellas influyen en zonas más profundas del Ártico (Davis y Benner 2005), así como en los ciclos biogeoquímicos a escala global (Carroll y Carroll 2003). Los mares marginales del océano Glacial Ártico (por ejemplo, Barents, Bering y Laptev) están razonablemente bien estudiados, y se sabe que los procesos ocurridos en estos mares influyen en zonas mucho más grandes. Nuestra atención, por tanto, se centrará en las plataformas y los mares marginales del océano Glacial Ártico, aunque también tendremos en cuenta el impacto del probable retroceso septentrional del hielo permanente –en respuesta al cambio climático– sobre las comunidades del talud y el océano profundo.

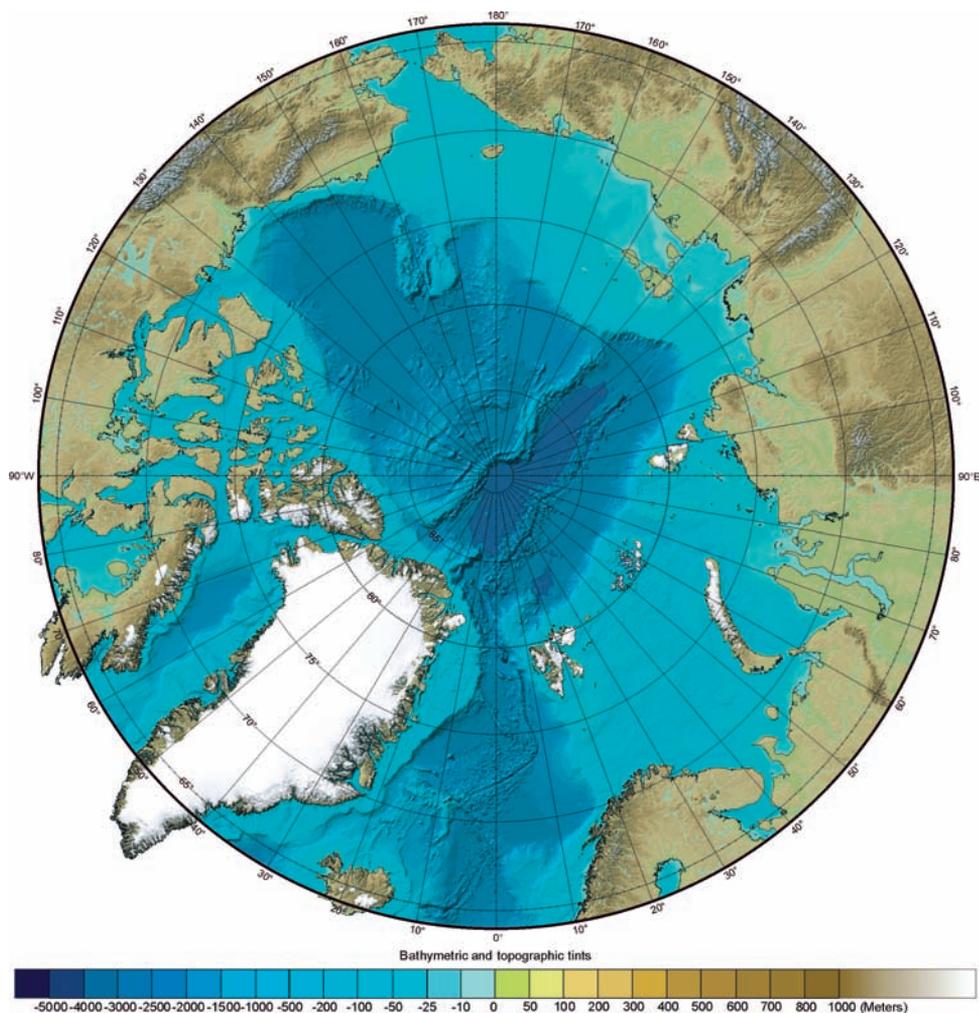
5.4. CAMBIO CLIMÁTICO Y VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN EL ÁRTICO

5.4.1. Un periodo de cambio climático

El clima de la Tierra, aunque siempre está en proceso de cambio, en la actualidad experimenta una rápida modificación. La temperatura media del aire en superficie subió 0,6 °C durante el siglo XX, un incremento susceptible de haber sido el mayor de cualquier otro siglo a lo largo del último milenio (IPCC 2001). Este periodo de cambio climático ha coincidido con aumentos sin precedentes y bien documentados en las concentraciones de gases de efecto invernadero (CO_2 , CH_4 , CO , NO_x). Sin embargo, la complejidad del sistema atmósfera-océano-biosfera de la Tierra ha

hecho difícil atribuir definitivamente la causa de las fluctuaciones climáticas a las actividades humanas. No obstante, el último consenso alcanzado por una comisión de expertos formada por centenares de científicos de todo el mundo concluye que «una serie cada vez mayor de observaciones genera una imagen colectiva de un mundo en calentamiento y otros cambios en el sistema climático» y, además, que «la mayor parte del calentamiento observado en los últimos 50 años es atribuible a las actividades humanas» (IPCC 2001).

Mapa 5.1: Mapa batimétrico internacional del océano Ártico y sus mares marginales



El color azul indica la profundidad. En el mapa se pueden apreciar las grandes plataformas continentales (< 400 m de profundidad) existentes en el Ártico, coloreadas en azul claro.

Fuente: Mapa elaborado a partir del trabajo de Jakobsson et al. (2000) y publicado con el permiso del proyecto IBCAO (International Bathymetric Chart of the Arctic Ocean).

La intensidad del calentamiento global se ha acrecentado en la región ártica con respecto a la media global, y se han observado cambios dramáticos en las últimas décadas (v. Overpeck et al. 1997; Johannessen et al. 2004; Hassol 2004). La temperatura media anual del aire ha aumentado entre 1 y 4 °C durante el último medio siglo, y la del agua ha subido 0,6 °C desde principios del siglo XX (Hassol 2004). Esto ha ido acompañado por cambios en el ciclo hidrológico del Ártico, en los patrones climáticos y en la dinámica del hielo marino. La tendencia a un mundo más caliente detectada en el siglo pasado se prevé no sólo que continúe, sino que se acelere. Los resultados de simulaciones a gran escala del clima futuro obtenidos con varios modelos climáticos globales predicen un incremento adicional de 3 °C en la temperatura media global antes del final de este siglo (IPCC 2001), lo que conllevará una mayor reducción de la cobertura de hielo, cambios en los patrones climáticos y elevaciones en el nivel del mar (Overpeck et al. 1997; IPCC 2001; Moritz, Bitz y Steij 2002). Se cree que las regiones polares sufrirán algunos de los efectos más destacados (Manabe y Stouffer 1994; IPCC 1998, 2001); y como dichas regiones desempeñan papeles importantes en la regulación del clima, necesitamos comprender la posible respuesta de los ecosistemas marinos del Ártico ante la variación medioambiental.

5.4.2. Patrones temporales de variabilidad medioambiental

La variabilidad medioambiental del Ártico se registra en varias escalas de tiempo, desde diferencias estacionales e interanuales hasta periodos de décadas, siglos y milenios, a causa de las oscilaciones climáticas (Dickson et al. 1988; Ebbesmeyer et al. 1991). La variabilidad estacional del Ártico es mayor que en la mayoría de los lugares del planeta: las estaciones cortas y productivas contrastan con los meses de completa oscuridad, en los que existe cobertura de hielo. Los organismos que viven aquí deben tolerar cambios de temperatura, salinidad, régimen lumínico y suministro de alimento, y lo hacen mediante adaptaciones bioquímicas, de comportamiento y ecológicas.

La existencia de variación interanual está bien documentada en la bibliografía sobre meteorología (Dement'ev 1991) y oceanografía (Treshnikov y Baranov 1976; Nikiforov, Romanov y Romantsov 1989; Parkinson 1991). En el Ártico europeo, la producción primaria anual puede ser un 30% más alta en un año «cálido» que en uno «frío» (Slagstad y Wassmann 1997). Aunque algunos componentes del ecosistema presentan una respuesta pequeña a la variabilidad interanual, ésta determina claramente otros aspectos del mismo, tanto en la columna de agua como en el lecho marino.

Las escalas temporales de años o décadas se hallan sujetas a las oscilaciones climáticas propias del hemisferio. Los fenómenos que tienen una influencia esencial en el Ártico son la Oscilación Ártica (AO, del inglés Arctic Oscillation) (Thompson

y Wallace 1998), la Oscilación del Atlántico Norte (NAO: North Atlantic Oscillation) (Hurrell 1995) y la Oscilación Decenal del Pacífico (PDO: Pacific Decadal Oscillation) (Mantua et al. 1997). Los índices de oscilación del clima están generalmente definidos por las diferencias de presión del aire atmosférico entre ubicaciones fijas dentro de las regiones, e influyen en el clima regional mediante los patrones climáticos y de viento que generan y los cambios resultantes en las corrientes oceánicas. Se producen en ciclos, en los que una fase dura entre varios años y una década o más, antes de oscilar hacia un estado diferente. Las oscilaciones decenales son importantes para estudiar la estructura y la función del ecosistema porque permanecen en un estado climático durante suficiente tiempo como para permitir a sus componentes adaptarse a las nuevas condiciones. Así pues, observar la función del ecosistema a lo largo de diferentes ciclos climáticos puede proporcionar una base para comprender las probables respuestas oceanográficas y ecológicas a un cambio climático más sostenido.

Aunque en el Ártico se han registrado tendencias drásticas en las pasadas décadas que se han atribuido al «cambio climático», hay que recalcar que el cambio climático allí, como en cualquier otro lugar, es una variación en la proporción relativa media entre años cálidos y años fríos, más que una alteración unidireccional en las variables físicas (IPCC 2001). Cualquier patrón asociado con el cambio climático se superpondrá a las fluctuaciones que suceden a otras escalas de tiempo. A pesar de la gran variabilidad subyacente, se han detectado tendencias climáticas a largo plazo en amplias regiones del globo. Pero así como el calentamiento climático no se refleja por el hecho de que cada año sea ligeramente más cálido que el anterior, todas las zonas del Ártico no responden a las variaciones climáticas de la misma manera.

5.4.3. Patrones espaciales de variabilidad medioambiental

Puesto que el Ártico comprende una extensa área del planeta, son numerosos los factores que influyen en el clima y los ecosistemas a varias escalas subregionales. El calentamiento climático general documentado en la región ártica enmascara grandes variaciones en las tendencias de la temperatura entre diferentes ubicaciones. Zonas como Alaska y Rusia occidental se han calentado más de 1 °C por década en los últimos 30 años, mientras que otras regiones, como Canadá nororiental, Groenlandia suroccidental y el mar de Labrador, han presentado tendencias al enfriamiento (Chapman y Walsh 1993; Serreze et al. 2000). En los sectores siberiano y norteamericano del Ártico se prevé que el calentamiento global provoque un aumento en las temperaturas de la superficie marina, la aportación de agua dulce y los flujos de nutrientes hacia la plataforma, así como una reducción en la extensión del hielo marino (Hassol 2004). Los modelos para el Ártico europeo muestran que el aporte de agua cálida y salada a través del Atlántico norte y su posterior hundimiento en los mares de Groen-

landia y Labrador (la denominada «circulación termohalina») resultan extremadamente sensibles a los cambios de salinidad y temperatura (Broecker 1990, 1994; Manabe y Stouffer 1995; Clark et al. 2002). Tan sólo un pequeño cambio en la temperatura o salinidad del agua superficial del Ártico en respuesta al calentamiento global tiene el potencial de reducir de manera significativa o detener las grandes corrientes propulsadas por la circulación termohalina (Broecker 1994, 1997).

Asimismo, se ha demostrado definitivamente que el hielo marino está disminuyendo, tanto en extensión aérea (Parkinson y Cavalieri 1989; Maslanik, Serreze y Barry 1996; Cavalieri et al. 1997) como en grosor (v. Wadhams 1990; Johannessen et al. 1995a, 1995b; Rothrock, Yu y Maykut 1999) a lo largo de las dos últimas décadas. Sin embargo, aquí también existen diferencias regionales en las tendencias. De hecho, el hielo marino de cualquier punto del Ártico está bajo la influencia, por un lado, de factores locales que controlan el crecimiento y la fusión del hielo marino producido localmente, y, por otro, de patrones de viento que afectan a toda la cuenca y trasladarán la banquisa de hielo ártico actual de un lugar a otro (Cavalieri et al. 1997; Barber y Hanesiak 2004). Así pues, la pérdida de hielo marino en una ubicación puede conllevar su ganancia en otra.

Las características oceanográficas regionales también varían dentro del Ártico y predeterminan en gran medida, tanto a nivel local como a través de toda la región, los impactos del forzamiento climático. El mar de Barents y, en menor grado, los de Bering y Chukchi son las puertas de entrada al Ártico desde los océanos Atlántico y Pacífico, respectivamente. Dado que el océano Glacial Ártico ejerce una fuerte influencia en la circulación oceánica global (Aagaard y Carmack 1989), los efectos del clima en el intercambio de calor, sal y agua en dichas puertas de acceso tendrán efectos considerables y en cascada. Los procesos biológicos que acontecen en estas zonas, incluyendo la absorción de CO₂, las transformaciones geoquímicas y la producción biológica, también es posible que cambien como consecuencia del cambio climático, lo que puede influir en los ciclos globales de los elementos.

5.5. PERSPECTIVAS DESDE LA PALEOCEANOLOGÍA Y ESTUDIOS DE CASOS HISTÓRICOS

Los estudios de cambios pasados en la estructura del ecosistema pueden sugerir respuestas potenciales de las comunidades bióticas al cambio climático y ofrecer pruebas sobre la sensibilidad de los motores del ecosistema (por ejemplo, las corrientes oceánicas y la distribución de nutrientes) a la variabilidad climática. A continuación se describen cuatro estudios de casos que ilustran las posibles consecuencias del cambio climático en el ecosistema. Algunos de estos trabajos son correlativos, por lo que la interpretación o extrapolación de los resultados debe

hacerse con precaución. De todas maneras, dichos estudios son inusualmente integradores en su enfoque, y sintetizan datos procedentes de investigaciones sobre el clima, la oceanografía, los paleoindicadores (véase más abajo) y la biología pelágica y bentónica. Aunque difieren en su ámbito y su alcance, estos cuatro estudios ilustran cómo el cambio climático afecta dramáticamente a los ecosistemas y confirman que los impactos humanos sobre el medio pueden tener gran repercusión. Además indican qué componentes del ecosistema pueden aportar pruebas de dicho cambio y de algunas consecuencias ecológicas probables del calentamiento global.

5.5.1. Primer caso: estudios sobre indicadores del cambio climático a lo largo de los últimos 3 millones de años

El campo de la paleoceanografía se basa principalmente en la cuantificación de indicadores biológicos, químicos o geológicos que pueden estar vinculados a condiciones oceanográficas específicas. Por ejemplo, los isótopos estables (no radiactivos) del oxígeno en los esqueletos del plancton marino revelan la temperatura del agua marina cuando los organismos estaban vivos. Utilizar una combinación de tales indicadores puede ayudar, por tanto, a describir las condiciones medioambientales en distintos periodos del pasado geológico. Recientemente, los paleoceanógrafos han empleado sistemas de datación basados en los isótopos del oxígeno, el radiocarbono y la capa de cenizas volcánicas, además de ratios entre elementos y estudios sobre la estructura de la comunidad de microfósiles pelágicos y bentónicos, para investigar el cambio climático en tres niveles de resolución temporal: los últimos 11.000-12.000 años, los últimos 200.000 años y los últimos 3 millones de años. Los datos de los indicadores señalan una buena correspondencia de los procesos y características oceanográficos a gran escala con los ciclos de calentamiento y enfriamiento en el clima de la Tierra. Una modificación de 1-2 °C en la temperatura del agua ha tenido efectos significativos en la circulación termohalina (Bartoli et al. 2005), en la posición de las zonas frontales oceanográficas (Fronval et al. 1998), en los balances globales de calor, sal y agua dulce (Hald et al. 2004; Bartoli et al. 2005; Jennings et al. 2006), así como en los ciclos glaciales-interglaciales (Cronin et al. 1999). Muchos de estos impactos en la circulación oceánica global y de las consecuencias para los procesos del ecosistema están expresados en los microfósiles del lecho marino. Además, los cambios cíclicos en el clima de los últimos 11.000 años identificados en ambientes de fiordos muestran una buena correspondencia con la circulación oceánica a gran escala (Sejrup et al. 2001; Hald et al. 2004), lo que sugiere que estos entornos pueden ser adecuados para examinar los efectos del cambio climático. Así pues, los estudios sobre indicadores han demostrado que el océano es sensible a cambios moderados en el clima y que los sistemas bentónicos de zonas situadas en latitudes altas resultan particularmente sensibles.

5.5.2. Segundo caso: impactos humanos y estructura de los ecosistemas

Las actividades humanas están proliferando en el Ártico, y muchas de ellas causan impactos directos o indirectos sobre las comunidades bentónicas y la estructura general del ecosistema. Los mejores datos a largo plazo acerca de los impactos humanos en ecosistemas de latitudes altas proceden de los ocasionados directamente por las pesquerías. El bacalao atlántico (*Gadus morhua*) (foto 5.4) ha atraído flotas pesqueras al Atlántico norte durante siglos y ha proporcionado una importante fuente de ingresos y un valioso suministro alimentario para muchas naciones. El bacalao se sitúa en un punto elevado de las cadenas tróficas boreal y subártica, por lo que ejerce cierta influencia en cómo se estructura la cadena trófica en niveles inferiores. El bacalao, junto con otras especies esenciales para las pesquerías, como el fletán, el emperador y el carbonero, es un depredador demersal, es decir, que vive y se alimenta cerca del lecho marino. Las presas bentónicas constituyen una gran proporción de su dieta en algunas fases de su vida. Hasta hace poco, los niveles históricos de presión pesquera han provocado un impacto no cuantificado en el tamaño de la población de bacalao. Sin embargo, utilizando libros de registro pesquero de flotas del siglo XIX, Rosenberg et al. (2005) calcularon que la biomasa de la población de bacalao en la plataforma escocesa canadiense era de $1,26 \times 10^6$ megatoneladas (mt) en 1852, de lo que se deduce que la biomasa actual, estimada en menos de 5×10^4 mt, se ha reducido en un 96%. Aunque resulta imposible prever con precisión



Foto 5.4: Bacalao atlántico (*Gadus morhua*). Este pez es un elemento clave de la cadena trófica ártica y uno de los principales recursos pesqueros del Atlántico norte.

el impacto que tal descenso en la biomasa de un depredador superior ha tenido en todo el ecosistema, es probable que la población de peces pelágicos y organismos bentónicos presente hoy un aspecto muy diferente al de hace 150 años.

Un estudio ha intentado analizar los efectos en el ecosistema de la caza de mamíferos marinos en la zona occidental del mar de Barents. Weslawski et al. (2000) emplearon estimaciones poblacionales de la morsa y la ballena de Groenlandia de 1600 a 1900, así como conocimientos actuales sobre la eficiencia energética de la alimentación, para mostrar que la explotación casi completa de estas especies depredadoras ha comportado impactos importantes en la cadena trófica regional. Las ballenas de Groenlandia filtran zooplancton del agua, por lo que ejercerían su mayor influencia en las poblaciones de plancton, mientras que la morsa se alimenta principalmente de moluscos bentónicos. Se ha sugerido que la eliminación de estos depredadores daría lugar a un importante aumento de las poblaciones de peces pelágicos y aves marinas piscívoras (gaviotas, pingüinos), así como de focas barbudas y patos buceadores (éideres), pues se beneficiarían de una mayor disponibilidad de presas. Actualmente, el mar de Barents se caracteriza por poseer *stocks* generalmente abundantes de peces pelágicos y grandes colonias reproductoras de aves marinas.

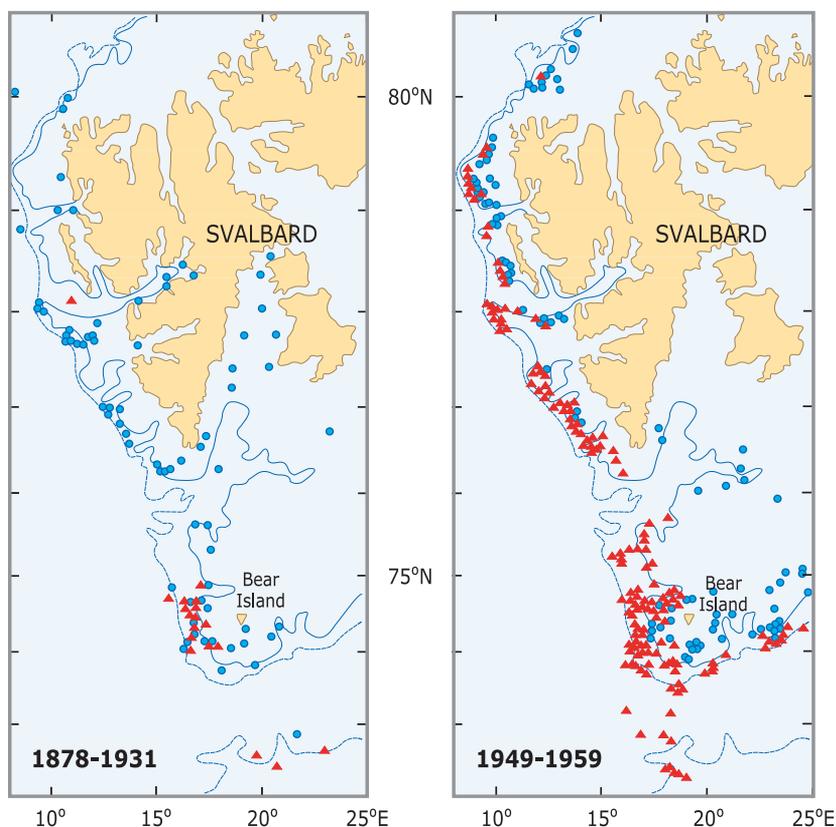
La pesca y la caza de mamíferos marinos, por tanto, pueden haber tenido ya impactos significativos en ecosistemas de latitudes altas, mediante la eliminación de especies depredadoras superiores. Las actividades pesqueras continúan hoy día, y puede esperarse que se incrementen en un Ártico más cálido y libre de hielo, lo que conllevará mayor presión sobre el sistema. Este efecto «de arriba abajo» puede también estar acompañado por un efecto «de abajo arriba», inexplorado por el momento, a medida que el cambio climático altere la distribución geográfica de los recursos alimentarios de numerosas especies pelágicas y bentónicas que constituyen la base de las cadenas tróficas del Ártico.

5.5.3. Tercer caso: el periodo de calentamiento de las décadas de 1920 y 1930

A principios del siglo XX, el Atlántico norte experimentó un episodio de calentamiento general que duró unos 30-40 años y que sirve como nuestro mejor indicador de la respuesta del ecosistema al calentamiento global. En general, las temperaturas de la superficie marina se elevaron entre 0,5 y 2 °C, en comparación con medias a largo plazo, y en algunas zonas subieron el doble o el triple (Drinkwater 2006). Aunque no está claro cuánto más cálido será el Ártico debido al calentamiento actual, los estudios realizados para la primera mitad del siglo XX dan una idea como mínimo de los cambios iniciales que han de esperarse en los próximos 30-50 años.

Drinkwater (2006) proporciona una revisión esclarecedora sobre los cambios del ecosistema en este periodo. En general, en toda la región se ha observado una

Mapa 5.2: Fauna ártica (círculos azules) y fauna boreal (triángulos rojos) del archipiélago de Svalbard (Noruega) en dos periodos de tiempo: 1878-1931 (izquierda) y 1949-1959 (derecha)



Estos dos mapas muestran la expansión de la fauna boreal y la contracción de la fauna ártica tras el periodo de calentamiento de los años veinte y treinta.

Fuente: Mapa redibujado a partir del trabajo de Blacker (1965) y publicado por cortesía del editor de *Int. Commission NW Atl. Fish Spec. Pub.*

expansión hacia el norte de los límites de distribución de las especies de peces boreales e invertebrados. El bacalao se extendió casi 1.200 km hacia el norte a lo largo de la costa oeste de Groenlandia, donde se estableció una pesquería de esta especie (Hansen 1949). Muchos otros peces e invertebrados bentónicos ampliaron también sus límites alrededor de Groenlandia (Hansen 1949; Tåning 1949; Cushing 1982), Svalbard (mapa 5.2; Blacker 1957, 1965) y la zona central del mar de Barents (Nesis 1960; Galkin 1998). Estas observaciones motivaron la propuesta de que la fauna bentónica de vida larga integra procesos hidrográficos a lo largo de varios años, y que sus distribuciones pueden constituir una herramienta excelente para evaluar cambios a largo plazo en sistemas caracterizados por una considerable variabilidad a corto plazo (diaria o estacional) (Blacker 1957). De hecho, esto

lo confirman estudios que emplean las que tal vez sean las dos series temporales de la fauna bentónica más largas existentes, las cuales registran cambios cíclicos en el bentos a lo largo de una serie temporal de más de 100 años en la zona sur y central del mar de Barents (Galkin 1998) y en el Canal de la Mancha (Southward et al. 2005). Ambos estudios identifican cambios claros asociados con el periodo de calentamiento de los años veinte y treinta, así como con los periodos fríos anterior y posterior.

Al periodo de calentamiento se le atribuyen cambios regionales en los campos de presión atmosféricos y un incremento de las tormentas y las temperaturas del océano en la región ártica (Brooks 1938). Causas y consecuencias similares se han predicho para la fase de calentamiento global actual (Hassol 2004). Basándose en estudios de modelado (Slagstad y Wassmann 1997), Drinkwater (2006) concluyó que el ecosistema estaba respondiendo al aumento de la producción primaria (efectos «de abajo arriba»). Este análisis retrospectivo destaca cuán drástica puede ser la reorganización del ecosistema en respuesta al cambio climático y cómo la fauna bentónica se verá afectada por –y será un útil indicador de– un cambio climático a gran escala.

5.5.4. Cuarto caso: cambio de régimen en el mar de Bering

Acontecimientos recientes en la zona septentrional del mar de Bering ofrecen otra clara muestra de lo que puede significar el calentamiento global para la estructura y la función del ecosistema en los mares marginales árticos. Desde finales de la década de 1970, y más intensamente a últimos de la de 1980, las condiciones atmosféricas variaron en la región, lo que conllevó un calentamiento de 0,5-2 °C (Overland y Stabeno 2004; Grebmeier et al. 2006). Esto ha producido efectos directos e indirectos en todo el ecosistema, donde las comunidades biológicas y las rutas de los ciclos geoquímicos han cambiado dramáticamente. Tan fundamental modificación a través de una amplia región geográfica se ha denominado «cambio de régimen».

La zona norte del mar de Bering presenta síntomas de estar pasando a ser un sistema dominado por cadenas tróficas pelágicas, frente al mar ártico que es ahora, con *stocks* de zooplancton relativamente bajos y una considerable cantidad de energía procesada por el bentos (Overland et al. 2004). El suministro de alimento a las comunidades bentónicas ha estado disminuyendo (Smith y Kaufmann 1999), lo que conlleva una menor biomasa de la comunidad bentónica y una menor absorción de carbono del sedimento (Grebmeier et al. 2006). Los incrementos de peces pelágicos –especialmente de abadejo– y zooplancton, junto con un acusado descenso en la abundancia de peces bentónicos –como el rodaballo de Groenlandia– (Brodeur y Ware 1992; Francis et al. 1998), han ido acompañados de reducciones en la cantidad de mamíferos y aves marinas que se alimentan del bentos (Francis et al. 1998). El hielo marino retrocede antes en primavera, lo que influye en el comportamiento de la morsa y, potencialmente, en su éxito alimentario y



Foto 5.5: Morsa (*Odobenus rosmarus*). Este mamífero marino depende de las extensas plataformas continentales someras del Ártico para su alimentación.

reproductor (Grebmeier et al. 2006). No está claro cuándo se ralentizará o invertirá esta tendencia, pero los modelos climáticos predicen un calentamiento intensificado durante los próximos 50 años alrededor del Ártico.

¿Cuál será el destino del resto del Ártico? ¿Y qué ocurrirá en el Ártico europeo, un sistema también con pesquerías estrechamente relacionadas con el bentos y estructurado por la cobertura de hielo estacional? Si el modelo del mar de Bering es aplicable a la región del mar de Barents, el desarrollo de las pesquerías pelágicas podría proporcionar importantes beneficios económicos, pero el camarón bentónico boreal y los *stocks* de fletán decaerían fuertemente (Carroll y Carroll 2003). Las ricas comunidades bentónicas caracterizadas por especies árticas retrocederían hacia el norte y perderían algo de su biodiversidad posible, y las aves y los mamíferos dependientes de presas bentónicas también se verían perjudicados. Pero el mar de Barents, más profundo que el de Bering, también puede responder al calentamiento climático de una manera diferente a la de éste. Claramente, una elevación en las temperaturas oceánicas de sólo 2 °C por encima de los valores actuales bastaría para inducir cambios de régimen como los registrados en los 3 millones de años pasados. Las actividades humanas representan otro factor en la determinación de la naturaleza del cambio en el ecosistema, y deberían regularse teniendo en cuenta los impactos sobre el mismo. Los

resultados científicos procedentes de estudios históricos ofrecen un valioso modelo para ayudar a predecir el futuro de los ecosistemas de la plataforma ártica, y deben combinarse con conocimientos específicos sobre otras regiones de la plataforma para construir modelos razonables de respuesta del ecosistema al cambio climático.

5.6. IMPACTOS EN LA ECOLOGÍA DE LAS COMUNIDADES ÁRTICAS

Los ecosistemas de los mares de la plataforma ártica son dinámicos y productivos, y su estructura refleja las numerosas interacciones entre organismos y entorno que actúan a través de diferentes escalas de tiempo y espacio. Asimismo, la estructura y la función de muchas comunidades bentónicas de la plataforma ártica están estrechamente relacionadas con las corrientes oceánicas, la producción primaria, el pastoreo y el flujo de carbono que tienen lugar en el agua superpuesta (Piepenburg et al. 1997). Dado que muchos de los efectos del cambio climático en el bentos deben de reflejar también los impactos en las comunidades pelágicas, predecir la respuesta ecológica en el lecho marino supone un reto importante. Sin embargo, la naturaleza integradora de las comunidades bentónicas ofrece la oportunidad de evaluar los efectos potenciales de las diferentes situaciones climáticas hipotéticas.

5.6.1. Biodiversidad y estructura de la comunidad

Contrariamente a lo que se creía hasta ahora, el Ártico no constituye un área con una biodiversidad bentónica particularmente baja (v. Piepenburg 2005). Al igual que muchas zonas del océano profundo, las cuencas árticas profundas albergan generalmente poca biomasa y una escasa abundancia de grupos taxonómicos de meiofauna (animales de 63-250 μm) (Vanreusel et al. 2000; Wollenburg y Kuhnt 2000) y macrofauna (> 250 μm) (Kröncke 1994, 1998; Clough et al. 1997; Deubel 2000; Bluhm et al. 2005) si se comparan con otros lugares cercanos de la plataforma. Las diferencias en abundancia, biomasa y diversidad dentro de la cuenca ártica profunda se han relacionado con factores ecológicos como el suministro de alimento (Kröncke 1994; Wollenburg y Kuhnt 2000; Clough, Renaud y Ambrose 2005; Renaud et al. 2006a). Las comunidades bentónicas de las plataformas árticas también han resultado estar estructuradas principalmente por el suministro de alimento procedente de la columna de agua superpuesta (v. Peterson y Curtis 1980; Grebmeier, Feder y McRoy 1989; Ambrose y Renaud 1995; Piepenburg et al. 1997), y algunas comunidades árticas son tan productivas como las de cualquier otra latitud (Highsmith y Coyle 1990). Existen pocos endemismos en las plataformas o dentro de las cuencas profundas (Golikov y Scarlato 1989) y, como en muchas regiones de los océanos del mundo, la macrofauna bentónica del Ártico está dominada por gusanos poliquetos, moluscos, crustáceos y equinodermos. No obstante, hay una fauna característica de la plataforma ártica que no tolera tempe-

raturas superiores a 2 °C durante periodos de tiempo largos y está adaptada a los mares cubiertos de hielo.

La cubierta de hielo, ya sea estacional o anual, es una de las características más llamativas del Ártico, que además influye en las propiedades físicas y biológicas del hábitat marino. El hielo en sí constituye un hábitat para una amplia variedad de organismos, desde microbios, algas y crustáceos hasta peces, focas y osos (Gradinger 1995). Durante unos dos o tres meses al año, las algas que viven dentro del hielo marino o unidas a él proporcionan alimento para animales asociados al hielo. La cadena trófica simpágica (asociada al hielo) está caracterizada por crustáceos anfípodos herbívoros, que a su vez son presas de aves marinas, focas y bacalao polares. El bacalao polar (*Boreogadus saida*) vive íntimamente asociado al hielo ártico y representa un nodo clave en las cadenas alimentarias del Ártico entre las especies de zooplancton y niveles tróficos superiores, incluidos mamíferos y aves (Bradstreet et al. 1986; Lønne y Gulliksen 1989). Las algas del hielo pueden desprenderse a causa de las corrientes o durante la fusión del hielo (foto 5.6), y pueden constituir una importante fuente de alimento para los organismos bentónicos



Foto 5.6: Liberación de grandes cantidades de algas del hielo (coloración marrón del agua) durante la fusión de un témpano de hielo en movimiento en el mar de Barents, en el océano Glacial Ártico. Las algas del hielo proporcionan alimento a una rica comunidad de fauna simpágica situada bajo el hielo, y tras desprenderse de éste pueden hundirse rápidamente hasta el lecho marino para suministrar al bentos comida abundante al principio de la estación.

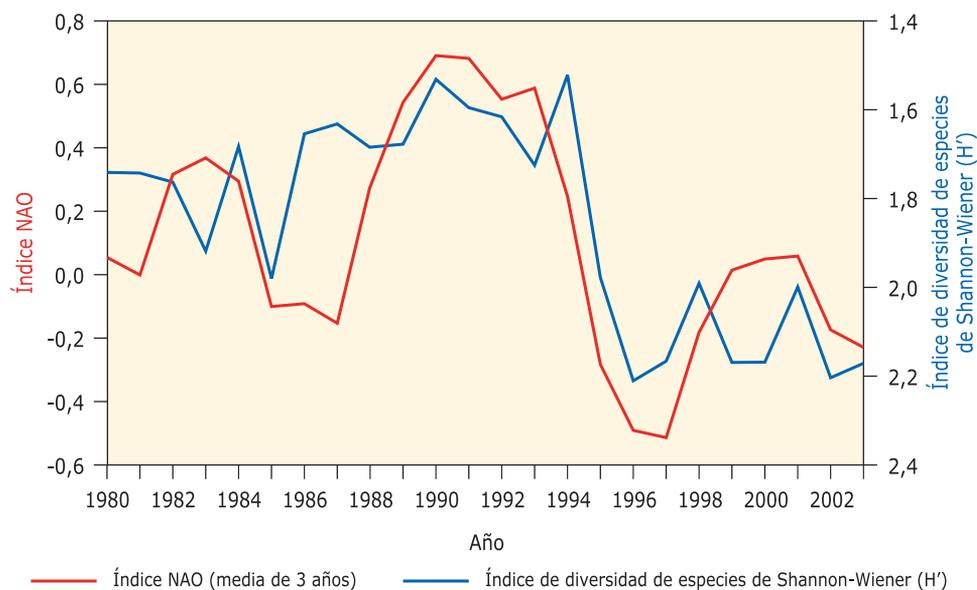
(Legendre et al. 1992; McMahon et al. 2006), induciendo aumentos rápidos y significativos en la respiración bentónica (Renaud et al. 2006b). La fusión del hielo incrementa la penetración de la luz y la estratificación de la columna de agua, lo que acrecienta la producción del fitoplancton (el «florecimiento primaveral») y conlleva que las zonas del borde del hielo exporten grandes cantidades de su producción primaria al lecho marino (Gradinger 1995; Wassmann 2004).

Un cambio del sistema actual, desde una banquisa con hielo de varios años en la cuenca ártica y una cobertura de hielo anual en las regiones de la plataforma, hasta una de hielo anual con veranos sin hielo, provocará impactos importantes en la biodiversidad y la estructura de las comunidades del hielo marino, los regímenes de producción pelágica y el suministro de alimento bentónico. Un hielo más delgado puede permitir un mayor crecimiento de las algas del hielo, pero una fusión primaveral más rápida puede limitar su estación de crecimiento. Declinarán grupos taxonómicos obligatorios del hielo, especialmente aquellos como los del anfípodo *Gammarus wilkitzkii*, de vida larga y ecológicamente importante. Las colonias de mamíferos y aves marinas que dependen del bacalao polar y de la fauna simpágica tendrán que cambiar sus zonas de alimentación y tal vez sus áreas de reproducción a medida que disminuya el número de presas y cambien los patrones de distribución (Gradinger 1995; Tynan y DeMaster 1997). La temprana fusión del hielo y la reducción de las poblaciones de focas darán lugar a un declive en la salud, la movilidad y los tamaños poblacionales de los osos polares (Stirling, Lunn e Iacozza 1999; Derocher, Lunn y Stirling 2004). Los florecimientos que ocurren en el borde del hielo se desplazarán progresivamente hacia el norte. Esto puede seguir suministrando al bentos de la plataforma alimento de alta calidad a corto plazo, pero, si el borde del hielo retrocede más allá del límite con el talud continental, las comunidades de la plataforma dejarán de aprovecharse de esta fuente de alimento. Gradinger (1995) predice un incremento en la producción del fitoplancton si hay menos hielo, pero no está claro que el bentos se beneficie de dicha producción si, como en el periodo de calentamiento de las décadas de 1920 y 1930, las cadenas tróficas pelágicas se vuelven más activas e «interceptan» este alimento antes de que alcance el lecho marino. Las aves marinas y los mamíferos dependen de la producción de las comunidades del hielo, además del hielo en sí como hábitat. La significativa pérdida de hielo que predicen los modelos de cambio climático tendrá, sin duda, impactos importantes en estos componentes del ecosistema (v. Ray et al. 2006).

El calentamiento regional probablemente revista importantes consecuencias para las características físicas del agua marina, incluidas la temperatura y la salinidad. Un mayor calentamiento local y la intrusión hacia las plataformas árticas de las aguas del Atlántico y del Pacífico que van en dirección norte darán lugar a temperaturas medias más cálidas para los organismos bentónicos. Las especies árticas posiblemente no toleren temperaturas muy por encima de los 2 °C durante periodos de tiempo largos, tal como ha señalado Nesis (1960). Un agua más caliente permitirá

la expansión hacia el norte de los límites de distribución de las especies boreales (Berge et al. 2005), y el potencial existente para el aumento del tráfico de embarcaciones comerciales o de recreo puede abrir una nueva vía para la introducción de especies de otros océanos en el Ártico. En Svalbard, el cambio de temperatura asociado a la Oscilación del Atlántico Norte resultó influir en los patrones de una comunidad macrobentónica de fondo duro, ya que la diversidad local se correlacionó positivamente con la temperatura del agua (gráfico 5.1; Beuchel, Gulliksen y Carroll 2006). El estudio realizado por Beuchel, Gulliksen y Carroll muestra que los sistemas bentónicos son adaptables a las oscilaciones climáticas naturales producidas a lo largo de escalas de tiempo del orden de décadas. Las trayectorias de calentamiento proyectadas, sin embargo, exceden la intensidad y las escalas de tiempo para las que han mostrado poder recuperarse las comunidades. El retroceso de la fauna de la plataforma ártica debido a la incursión de grupos taxonómicos boreales no puede ir más allá. Una vez que la fauna boreal haya colonizado el límite con el talud continental, quedarán pocos refugios desde los cuales puedan emprender su recolonización los grupos taxonómicos árticos. En el peor de los

Gráfico 5.1: Tendencias entre 1980 y 2003 del índice de Oscilación del Atlántico Norte (NAO) y del índice de diversidad de especies de Shannon-Wiener (H') en las comunidades bentónicas de fondo duro en Kongsfjorden (Svalbard, Noruega)



El índice NAO es una media con un alcance de 3 años, por lo que un valor de 0 indica el promedio durante el periodo de tiempo estudiado. El estrecho paralelismo existente entre dicho índice y el de diversidad de especies de Shannon-Wiener sugiere que la diversidad está relacionada con el forzamiento climático de la NAO. Según un artículo publicado por Beuchel, Gulliksen y Carroll (2006), la temperatura del agua posee una fuerte relación positiva con el índice NAO.

Fuente: Gráfico reproducido de Beuchel, Gulliksen y Carroll (2006), publicado con el permiso de Elsevier.

casos –una situación claramente posible, sin embargo, según los modelos actuales–, muchos grupos taxonómicos bentónicos de la plataforma pueden llegar a extinguirse si no logran sobrevivir en los hábitats del talud o del océano profundo.

Se prevé que los entornos costeros experimenten una reducción en la salinidad, no sólo por el incremento de la fusión del hielo, sino también porque recibirán descargas fluviales considerablemente más elevadas a medida que la banquisa y el permafrost se fundan y aumente la precipitación regional (Hassol 2004). Los organismos bentónicos de hábitats costeros, especialmente a lo largo de las plataformas del mar de Siberia y del mar de Beaufort, donde desembocan grandes ríos en el océano Glacial Ártico, sufrirán este fenómeno de diversas maneras. Una mortalidad directa es probable a medida que baje la salinidad, en particular dentro de las plumas fluviales y junto a ellas. La fauna bentónica con larvas pelágicas puede verse excluida de zonas con salinidades superficiales inferiores a las toleradas por las larvas, incluso si las aguas del fondo resultan adecuadas para la supervivencia de los adultos. Finalmente, los efectos sobre la producción primaria pelágica pueden influir en la calidad y cantidad de alimento disponible para los organismos bentónicos.

El aumento de las tormentas y de la descarga fluvial tendrá un efecto adicional en el bentos costero. Una mayor acción del oleaje y una menor cobertura de hielo elevarán la erosión de los entornos costeros, como ya está ocurriendo en algunas zonas del Ártico (Hassol 2004). Una turbiedad más alta, debida a la erosión y a los aportes de sedimentos fluviales, reducirá la luz disponible para la producción de algas pelágicas y bentónicas y restringirá las comunidades bentónicas a aquellos grupos funcionales capaces de tolerar grandes cargas de sedimentos. Este efecto puede excluir de los hábitats modificados a especies de vida larga, como bivalvos filtradores importantes para la morsa y para las aves buceadoras. Una consecuencia probable es la disminución de la biodiversidad bentónica, tal como demuestra el estudio comparativo de Wlodarska-Kowalczyk y Weslawski (2001).

5.6.2. Ciclo del carbono

La estructura de la comunidad dicta cómo funcionará dicha comunidad ecológicamente. Una función básica de las comunidades bentónicas en todos los océanos del mundo consiste en procesar («reciclar») carbono orgánico, lo que regenera los constituyentes inorgánicos (CO_2 , amonio, silicato) que emplean los productores primarios. Este papel del bentos resulta especialmente importante en los ecosistemas árticos por dos razones: en primer lugar, porque una proporción de carbono fijado relativamente alta se hunde hacia el lecho marino, y, en segundo, porque los materiales reciclados disueltos y particulados que abandonan el océano Glacial Ártico entran en la circulación termohalina global, un motor de transporte de calor que abarca todo el planeta y constituye un importante mecanismo para almacenar CO_2 antropogénico. Actualmente, la mayor parte de la modificación de la

materia orgánica que entra y sale del océano Glacial Ártico tiene lugar en los mares marginales de la plataforma.

Poco se sabe acerca del reciclaje del carbono por parte del bentos en el océano Ártico profundo (v. Clough, Renaud y Ambrose 2005), pero los organismos del fondo pueden responder rápidamente a las entradas de alimento (fiordo de Svalbard: McMahon et al. 2006; mar de Beaufort: Renaud et al. 2006b), con tasas de reciclaje del carbono situadas dentro del rango de las medidas en latitudes inferiores (Glud et al. 1998; Clough, Renaud y Ambrose 2005). Esas tasas dependen de cómo esté estructurada la comunidad bentónica, pero la comunidad pelágica también puede resultar importante en la determinación de dichas cifras. El calentamiento del clima, que alterará la abundancia de las algas del hielo, la composición de la comunidad de zooplancton y la periodicidad de los florecimientos de fitoplancton, influirá en la cantidad de materia orgánica que llegue al bentos. Si el zooplancton consigue superar el invierno en plataformas árticas más cálidas, sus poblaciones podrán ajustarse mejor a los florecimientos de fitoplancton, con lo que el bentos dispondrá de menos alimento. Por otro lado, un pico en la producción primaria más adelantado durante el año puede producir un mayor «desajuste» entre ambas poblaciones, así como la liberación de más materia orgánica al lecho marino. Claramente, esta cuestión reviste una importancia particular para las comunidades bentónicas, pero se requieren más datos antes de poder realizar predicciones razonables.

Finalmente, el papel de la macrofauna resulta tan significativo en las plataformas árticas, entre otras razones, por la menor actividad de las comunidades bacterianas en los hábitats fríos con bajas concentraciones de alimento (v. Rysgaard et al. 1998). El aumento en el suministro de alimento –procedente de la productividad pelágica y las descargas fluviales– y una elevación en la temperatura del agua del fondo darán lugar probablemente a un mayor reciclaje bacteriano del carbono. En algunas zonas, más del 10% del carbono que alcanza el lecho marino puede quedar enterrado permanentemente (Glud et al. 1998). Si se recicla una fracción significativa de dicho carbono en un Ártico más cálido, entonces el océano absorberá menos CO₂ atmosférico. Esta retroacción positiva puede provocar un impacto cada vez mayor de las emisiones de CO₂ antropogénico, lo que intensificaría el calentamiento global.

5.6.3. Reproducción

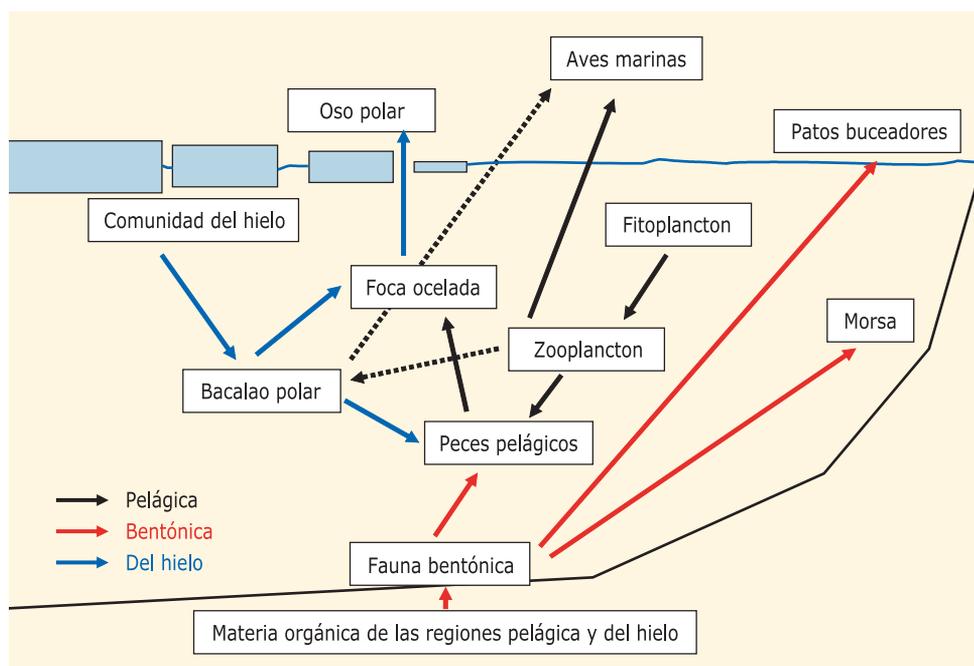
Son pocos los estudios realizados sobre la reproducción del bentos ártico desde mediados del siglo XX, pero existen pruebas de que algunos organismos bentónicos pueden regular varias etapas de su ciclo reproductor para hacerlas coincidir con periodos pico en los *stocks* de materia orgánica (Ambrose y Renaud 1997). Un cambio en la estacionalidad, cantidad o calidad de las provisiones puede generar

un desajuste con respecto a los ciclos reproductores de la fauna. Por otro lado se ha propuesto que el *stock* puede servir como indicador de actividad reproductora en algunos grupos taxonómicos bentónicos (Renaud et al. 2006b), en cuyo caso la fauna sería más flexible en su respuesta a las condiciones cambiantes de lo que se pensaba hasta ahora. Tras el nacimiento de las larvas, una columna de agua más cálida y productiva puede dar lugar a un crecimiento más rápido, un tamaño mayor en el momento del asentamiento y, quizás, una supervivencia más prolongada. Sin embargo, todo esto depende de varios factores relacionados con la mortalidad y la competencia por el alimento en el sistema pelágico, y no existen datos sobre estos fenómenos en el Ártico.

5.6.4. Interacciones tróficas

El flujo de energía dentro de un ecosistema está mediado a través de interacciones tróficas (depredador-presa) entre los miembros de la comunidad. Los cambios en la predominancia de ciertas rutas tróficas pueden tener efectos ecológicos en cascada sobre toda la comunidad (esquema 5.1). Dichos cambios pueden originarse a

Esquema 5.1: Cadena trófica ártica simplificada que muestra los enlaces principales de las cadenas tróficas del hielo (azul), pelágica (negro) y bentónica (rojo)



En el esquema se aprecian las implicaciones que para los niveles tróficos superiores tendría una hipotética reducción en la importancia de las cadenas tróficas del hielo y bentónica como consecuencia del calentamiento del clima.

través de una modificación en las poblaciones de depredadores (de arriba abajo) o de una variación en la abundancia de presas (de abajo arriba). Tal como hemos explicado más arriba, el calentamiento climático puede producir uno de estos dos efectos o ambos. Unas temperaturas oceánicas más cálidas y el retroceso del hielo marino pueden incrementar la presión depredadora sobre las poblaciones de anfípodos bentónicos en el mar de Bering a medida que el sistema se transforma en pelágico (Coyle y Highsmith 1994). Estos densos lechos de anfípodos constituyen importantes fuentes de alimento para las ballenas grises en migración, por lo que una mayor depredación por parte de los peces podría ocasionar impactos que alcanzaran la cima de la cadena trófica. La depredación debida a los peces en esta región ya ha estado involucrada como agente de cambio en la estructura de la comunidad bentónica, pues las poblaciones de peces depredadores aumentan durante los periodos cálidos y disminuyen en los fríos (Coyle et al., en prensa). Por tanto, un calentamiento persistente de esta región puede desviar energía de las ballenas grises y otros depredadores bentónicos (morsas, cangrejos) a los peces.

La cobertura de hielo cada vez más pequeña servirá inicialmente para concentrar recursos alimentarios asociados al hábitat del hielo. A corto plazo, la fauna del hielo y los depredadores de dicha fauna (bacalao polar, focas) presentarán, presumiblemente, un mayor éxito reproductor. El incremento de la densidad de focas en buen estado se reflejará en el siguiente paso de la cadena trófica, cuando aumente el éxito de caza del oso polar (Rosling-Asvid 2006). Sin embargo, la pérdida prolongada de hielo tendrá consecuencias «de abajo arriba» negativas para los depredadores a medida que disminuya la densidad y empeore el estado de las especies de presas (foto 5.7). Esto pone de manifiesto los efectos potencialmente contrapuestos de las respuestas a corto y largo plazo del ecosistema ante el cambio climático.

Las comunidades bentónicas costeras pueden sufrir una mayor sedimentación y una menor estabilidad del sedimento según aumenten las tormentas y el aporte de los ríos. El cambio de la comunidad resultante hacia grupos taxonómicos de vida corta, oportunistas y más próximos a la superficie reducirá los recursos alimentarios de la morsa y de las aves buceadoras que se alimentan del bentos. Estos depredadores superiores consumen bivalvos y crustáceos bentónicos de vida larga, muchos de los cuales podrían perderse bajo regímenes de sedimentación elevada. La morsa, ya en peligro a causa de la disminución de su hábitat en el hielo, desempeña un papel importante en el ecosistema, pues sus actividades de alimentación mantienen la heterogeneidad del hábitat bentónico –y, por tanto, la biodiversidad local– y mejoran la liberación de nutrientes de los sedimentos para que el fitoplancton pueda utilizarlos (Ray et al. 2006). Los posibles efectos en cascada de su declive ilustran las íntimas conexiones existentes en los ecosistemas árticos.

Así pues, los procesos ecológicos estudiados en todo el Ártico en un amplio rango de escalas pueden utilizarse como base para predecir los impactos del calentamiento global en la estructura y función de las comunidades bentónicas, así como las con-



Foto 5.7: Osos polares alimentándose de una foca ocelada en un témpano de hielo del mar de Barents, en el océano Glacial Ártico. Además de su influencia en el suministro de recursos para los componentes pelágicos y bentónicos de la cadena trófica, la distribución del hielo marino regula de forma importante el éxito alimentario y la dinámica poblacional de los depredadores superiores. Esta imagen pone de manifiesto un mecanismo por el cual el calentamiento climático tiene consecuencias ecológicas en todo el ecosistema ártico.

secuencias para niveles tróficos superiores. Los ecosistemas operan en la frontera entre la física, la química y la biología, con interacciones complementarias y también opuestas. Los estudios aquí citados de ningún modo representan un consenso o resultados que puedan extrapolarse claramente a todas las escalas de espacio y tiempo. Aun así, junto con los estudios históricos, constituyen las mejores herramientas que tienen los científicos que investigan los ecosistemas para documentar modelos de cambio climático en esta frontera multidisciplinar.

5.7. RECOMENDACIONES PARA LA INVESTIGACIÓN

El cambio climático, objeto de investigación por parte de los científicos desde hace mucho tiempo, ha captado la atención del público y los medios de comunicación, pero también de agencias científicas patrocinadoras de todo el mundo. Así, en el marco del Año Polar Internacional 2007-2008 se realizarán investigaciones sin precedentes, muchas de ellas destinadas a identificar las posibles consecuencias del calentamiento global en el Ártico. Las decisiones acerca de las regiones, los procesos y las comunidades sobre los que será más fructífero centrarse, así como las escalas de tiempo y espacio en las que han de perpetrarse los estudios, deben asentarse en nuestra actual base de conocimientos –y, tal vez, en algunas «buenas espe-

culaciones»—. La combinación entre exploraciones a largo plazo, estudios mediante indicadores y experimentos de manipulación proporcionará datos para un número y una variedad cada vez mayores de modelos de ecosistema. Deberán llevarse a cabo actuaciones concertadas en todo el dominio panártico para obtener la necesaria perspectiva con la que efectuar predicciones con sentido.

Ya se están utilizando redes observacionales de boyas fondeadas y dotadas con una serie de equipos de muestreo físico y biológico. Situadas en zonas críticas para el intercambio hidrológico y biológico, estas redes pueden proporcionar registros multianuales de las distribuciones de la masa de agua y del transporte horizontal. Las largas series temporales que se están elaborando en Hausgarten, un centro de investigación situado en la zona septentrional del mar de Groenlandia (Soltwedel et al. 2005), amplían los datos instrumentales con estudios sobre procesos. Otras series temporales incluyen estudios sobre las pesquerías de diversos países, teledetección por satélite y muchos otros proyectos llevados a cabo por investigadores en el Ártico acerca de grupos taxonómicos o conjuntos de organismos específicos. Los estudios de larga duración sobre las comunidades bentónicas son necesarios para detectar patrones de cambio a largo plazo ante un trasfondo de variabilidad interanual y oscilaciones del orden de décadas. Ejemplos de tales estudios son las investigaciones sobre la comunidad bentónica del sedimento blando efectuadas durante más de 20 años en los fiordos de Svalbard (v. Renaud et al. 2006c); un estudio sobre las comunidades bentónicas de fondo duro ejecutado a lo largo de más de 25 años (Beuchel, Gulliksen y Carroll 2006); y la exploración durante más de 100 años del bentos en el mar de Barents (Galkin 1998). Las comparaciones con estudios que se remontan a mediados del siglo XIX son posibles en algunas zonas (Mørch 1869).

Como ya hemos explicado en este capítulo, el registro del sedimento conserva indicadores de las condiciones oceanográficas y proporciona valiosos conocimientos sobre los efectos del cambio climático en las comunidades bentónicas en numerosas escalas de tiempo. Además, las condiciones ecológicas responsables del crecimiento de los organismos bentónicos quedan impresas en los componentes de su esqueleto. Ambrose et al. (2006) han vinculado la variabilidad en el crecimiento de un molusco bivalvo del Ártico con las oscilaciones del clima. La fauna bentónica de vida larga —como los moluscos y los corales—, que conserva dichos registros en sus esqueletos, puede utilizarse para identificar cambios ecológicamente relevantes que ocurren en el presente y desde hace centenares de años o más. Las conchas de los depósitos datados, así como las recolecciones históricas, pueden posiblemente relacionarse con datos de paleoceanógrafos y ayudar a conformar un registro continuo a largo plazo.

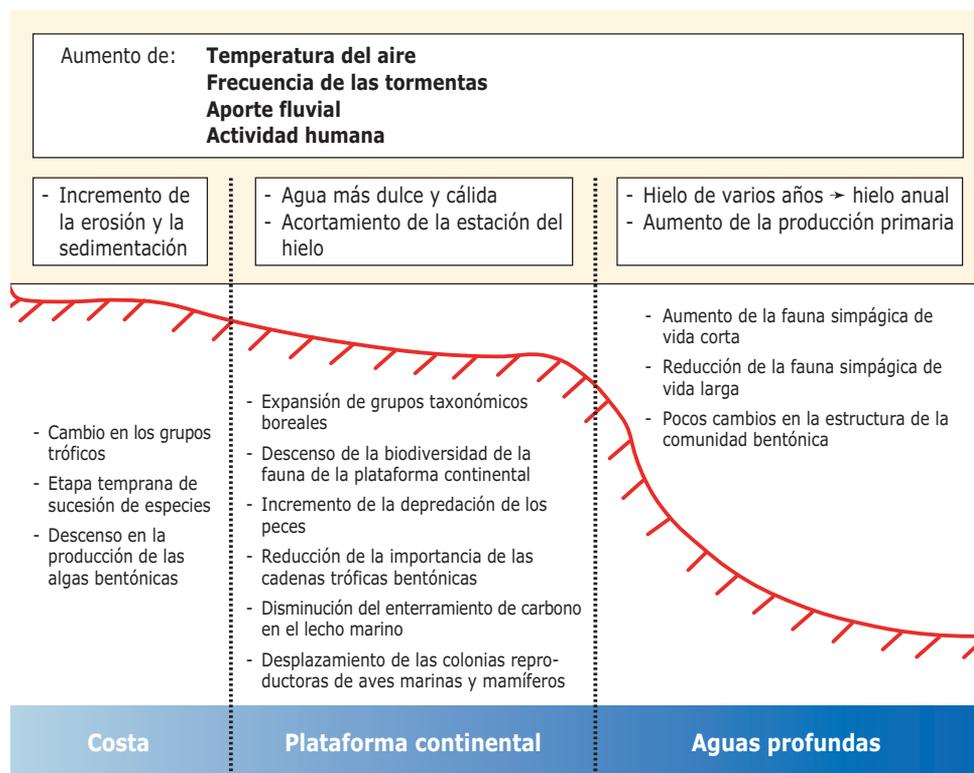
Los estudios experimentales ofrecen la oportunidad de investigar con detalle procesos específicos relevantes para el ecosistema. Los «experimentos naturales» utilizan fiordos, zonas del borde del hielo o polinias (aberturas en el hielo) para comparar posibles situaciones futuras con las condiciones actuales, es decir, que se usa

el espacio como sustituto del tiempo (v., p. ej., Wlodarska-Kowalczyk y Weslawski 2001). Los estudios acerca de las perturbaciones ocasionadas por la acción erosiva de los icebergs pueden aportar conocimientos sobre la respuesta bentónica al incremento de las pesquerías en el fondo. Para identificar los mecanismos por los cuales el cambio climático puede actuar sobre el bentos se emplean experimentos de manipulación. Ejemplos de ello son los estudios referentes a la tolerancia térmica de las especies árticas, la investigación sobre las consecuencias de la sedimentación en la eficacia alimentaria de los grupos taxonómicos bentónicos, los experimentos concernientes a las preferencias de alimentación, y los estudios sobre el valor alimenticio relativo que tienen las algas del hielo y el fitoplancton para la fauna bentónica. Cualquier tipo de estudio experimental debe seleccionar grupos taxonómicos y ubicaciones que desempeñen un papel importante en la función del ecosistema ártico, y se espera que dichos trabajos resulten mucho más útiles a la hora de identificar respuestas tempranas del sistema al cambio climático.

5.8. CONCLUSIÓN

Algunas evidencias obtenidas en estudios realizados en los mares de la plataforma ártica indican que los procesos bentónicos de estas regiones poseen una importancia global en términos ecológicos y oceanográficos, y también como recurso para las poblaciones humanas. Las oscilaciones del clima a lo largo de diferentes escalas de tiempo y espacio han influido en los ecosistemas árticos durante milenios, y continúan haciéndolo. Los estudios históricos sugieren que un aumento moderado de la temperatura del océano (+2 °C) es suficiente para provocar cambios fundamentales de régimen ecológico. Los escenarios de calentamiento global futuro predicen efectos desproporcionadamente intensos para buena parte del Ártico, y no está claro durante cuánto tiempo intervendrán estos nuevos patrones climáticos en la región. Es probable que los grupos taxonómicos boreales se expandan hacia el norte y desplacen a la fauna ártica en amplias zonas de la plataforma continental. La biodiversidad regional –y tal vez la global– se resentirá si los grupos taxonómicos boreales se extienden a los límites del talud continental, lo que dejaría pocos refugios para la fauna de la plataforma ártica. Los efectos indirectos del calentamiento climático en la salinidad, la turbiedad y la sedimentación repercutirán adicionalmente en la estructura de la comunidad del bentos costero. El flujo de energía puede reorientarse desde cadenas tróficas en las que hoy circulan cantidades considerables de energía a través del bentos hacia cadenas tróficas más dominadas por componentes pelágicos. Los cambios de régimen ecológico, combinados con la alteración de la dinámica del hielo marino, tendrán importantes implicaciones para las aves y los mamíferos marinos que se alimentan de organismos bentónicos y asociados al hielo. También son probables modificaciones en la periodicidad, la calidad y la cantidad del suministro de alimento al lecho marino, con las consiguientes consecuencias para el ciclo del carbono (esquema 5.2).

Esquema 5.2: Efectos directos previstos del cambio climático (cuadro superior), impactos en las regiones del Ártico (en el centro) y respuestas de las comunidades bentónicas en los tres dominios definidos según la profundidad



Estas predicciones están basadas en las respuestas al cambio climático histórico y en los resultados de exploraciones y experimentos de estudios científicos recientes.

Estas posibles transformaciones del ecosistema para las comunidades bentónicas árticas pueden ser moderadas o intensificadas en función de la respuesta humana a los cambios derivados del calentamiento climático en la región. Un Ártico más cálido puede aumentar el tráfico marítimo y la extracción de recursos biológicos y petrolíferos, lo que acentuaría las perturbaciones del lecho marino y el potencial de introducción de especies exóticas. Los esfuerzos científicos para establecer observatorios y otros programas de exploración a largo plazo, y para realizar estudios experimentales, sólo registrarán los cambios a medida que se produzcan, pero mejorarán nuestras capacidades de predicción. Un principio preventivo documentado con datos científicos debe guiar las decisiones medioambientales. Las directrices políticas y económicas relativas al control de emisiones y a la gestión del desarrollo albergan la posibilidad de ralentizar las actuales tendencias de calentamiento y de devolver los sistemas a los ciclos de variabilidad natural.

AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro agradecimiento a la Fundación BBVA por patrocinar este debate, y a C. Duarte y S. Agustí por haberlo organizado. Asimismo, damos las gracias a M. Degerlund, K. Sandøy y L. Seuthe por sus comentarios, que tan positivamente han contribuido a la elaboración de este artículo; a V. Savinov y a L. Seuthe por su ayuda en la realización de los gráficos; y a K. Nolan y P. Schüle por su colaboración en la preparación de la foto 5.2. Este artículo ha sido financiado parcialmente por la National Science Foundation de Estados Unidos (OPP-0326371 de PER, y OPP-0138596 y OPP-0222423 de WGA), el Norwegian Research Council (programa NORDKLIMA, 150356-S30 de MLC) y Akvaplan-niva. El primer autor agradece el apoyo de la red de excelencia MarBEF (Marine Biodiversity and Ecosystem Functioning), financiada por el Programa de Desarrollo Sostenible, Cambio Global y Ecosistemas del VI Programa Marco de la Unión Europea (contrato GOCE-CT-2003-505446). Esta publicación es una contribución al Responsive Mode Programme ArctEco de MarBEF.

BIBLIOGRAFÍA

- AAGAARD, K., y E.C. CARMACK. «The role of sea ice and other fresh-water in the Arctic circulation». *Journal of Geophysical Research – Oceans* 94 (1989): 14485-14498.
- AMBROSE, W.G., y P.E. RENAUD. «Benthic response to water column productivity patterns: evidence for benthic-pelagic coupling in the Northeast Water Polynya». *Journal of Geophysical Research – Oceans* 100 (1995): 4411-4421.
- AMBROSE, W.G., y P.E. RENAUD. «Does a pulsed food supply to the benthos affect polychaete recruitment patterns in the Northeast Water Polynya?». *Journal of Marine Systems* 10 (1997): 483-495.
- AMBROSE, W.G., M.L. CARRO, M. GREENAC, S.R. THORROLD y K.W. MCMAHON. «Variation in *Serripes groenlandicus* (*Bivalvia*) growth in a Norwegian high-Arctic fjord: evidence for local- and large-scale climatic forcing». *Global Change Biology* 12 (2006): 1595-1607.
- BARBER, D., y J.M. HANESIAK. «Meteorological forcing of sea ice concentrations in the southern Beaufort Sea over the period 1979-2000». *Journal of Geophysical Research* 109 (2004): doi: 10.1029/2003JC002027.
- BARTOLI, G., M. SARNTHEIN, M. WEINELT, H. ERLLENKEUSER, D. GARBE-SCHONBERG y D.W. LEA. «Final closure of Panama and the onset of northern hemisphere glaciation». *Earth and Planetary Science Letters* 237 (2005): 33-44.
- BERGE, J., G. JOHNSEN, F. NILSEN, B. GULLIKSEN y D. SLAGSTAD. «Ocean temperature oscillations enable reappearance of blue mussels *Mytilus edulis* in Svalbard after a 1,000 year absence». *Marine Ecology Progress Series* 303 (2005): 167-175.
- BEUCHEL, F., B. GULLIKSEN y M.L. CARROLL. «Long-term patterns of rocky bottom macrobenthic community structure in an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard) in relation to climate variability (1980-2003)». *Journal of Marine Systems* 63 (2006): 35-48.
- BLACKER, R.W. «Benthic animals as indicators of hydrographic conditions and climatic change in Svalbard waters». *Fishery Investigations, Series 2* 20 (1957): 1-59.

- BLACKER, R.W. «Recent changes in the benthos of the West Spitzbergen fishing grounds». *International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries, Spec Pub 6* (1965): 791-794.
- BLUHM, B.A., I.R. MACDONALD, C. DEBENHAM y K. IKEN. «Macro- and megabenthic communities in the high Arctic Canada Basin: initial findings». *Polar Biology* 28 (2005): 218-231.
- BRADSTREET, M.S.W., K.J. FINLEY, A.D. SEKERAK, W.B. GRIFFITHS, C.R. EVANS, M.F. FABIJAN y H.E. STALLARD. «Aspects of the biology of Arctic cod (*Boreogadus saida*) and its importance in Arctic marine food chains». *Canadian Technical Report of the Fisheries and Aquatic Sciences* 1492 (1986): 1-193.
- BRODEUR, R.D., y D.M. WARE. «Long-term variability in zooplankton biomass in the subarctic Pacific Ocean». *Fisheries Oceanography* 1 (1992): 32-38.
- BROECKER, W.S. «Salinity history in the Northern Atlantic during the last deglaciation». *Paleoceanography* 5 (1990): 459-467.
- BROECKER, W.S. «Ocean circulation: An unstable superconveyor». *Nature* 367 (1994): 414-415.
- BROECKER, W.S. «Thermohaline circulation, the Achilles heel of our climate system: Will man-made CO₂ upset the current balance?». *Science* 278 (1997): 1582-1588.
- BROOKS, C.E.P. «The warming Arctic». *The Meteorological Magazine* 73 (1938): 29-32.
- CARROLL, M.L., y J. CARROLL. «The Arctic Seas». En K. Black y G. Shimmield, eds. *Bio-geochemistry of Marine Systems*. Oxford: Blackwell Pub Ltd., 2003. 127-156.
- CAVALIERI, D.J., P. GLOERSEN, C.L. PARKINSON, J.C. COMISO y H.J. ZWALLY. «Observed hemispheric asymmetry in global sea ice changes». *Science* 278 (1997): 1104-1106.
- CHAPMAN, W.L., y J.E. WALSH. «Recent variations of sea ice and air temperatures in high latitudes». *Bulletin of the American Meteorological Society* 74 (1993): 33-47.
- CLARK, P.U., N.G. PISIAS, T.F. STOCKER y A.J. WEAVER. «The role of thermohaline circulation in abrupt climate change». *Nature* 415 (2002): 863-869.
- CLOUGH, L.M., W.G. AMBROSE JR., J.K. COCHRAN, C. BARNES, P.E. RENAUD y R.C. ALLER. «Infaunal density, biomass, and bioturbation in the sediments of the Arctic Ocean». *Deep Sea Research II* 44 (1997): 1683-1704.
- CLOUGH, L.M., P.E. RENAUD y W.G. AMBROSE JR. «Sediment oxygen demand, infaunal biomass, and sediment pigment concentration in the western Arctic Ocean». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 62 (2005): 1756-1765.
- COSTANZA, R., R. D'ARGE, R. DE GROOT, S. FARBER, M. GRASSO, B. HANNON, K. LIMBURG et al. «The value of the world's ecosystem services and natural capital». *Nature* 387 (1997): 253-260.
- COYLE, K.O., y R.C. HIGHSMITH. «Benthic amphipod community in the northern Bering Sea: analysis of potential structuring mechanisms». *Marine Ecology Progress Series* 107 (1994): 233-244.
- COYLE, K.O., B. KONAR, A. BLANCHARD, R.C. HIGHSMITH, J. CARROLL, M. CARROLL y S. DENISENKO. «Temperature effects on the benthic infaunal community on the southeastern Bering Sea shelf: the potential impact of global climate change». *Deep Sea Research II* (en prensa).
- CRONIN, T.M., D.M. DEMARTINO, G.S. DWYER y J. RODRÍGUEZ-LÁZARO. «Deep-sea ostracode species diversity: response to late Quaternary climate change». *Marine Micropaleontology* 37 (1999): 231-249.

- CUSHING, D.H. *Climate and Fisheries*. Londres: Academic Press, 1982.
- DAVIS, J., y R. BENNER. «Seasonal trends in the abundance, composition and bioavailability of particulate and dissolved organic matter in the Chukchi/Beaufort Seas and western Canadian Basin». *Deep Sea Research II* 52 (2005): 3396-3410.
- DAYTON, P.K. «Polar benthos». En W.O. Smith JR., ed. *Polar Oceanography*. Nueva York: Academic Press, 1990. 631-685.
- DEMENT'EV, A.A. «Year-to-year oscillations of air temperature in the Greenland and Norwegian Seas». *Problemy Arktiki Antarktiki* 65 (1991): 6-13 (en ruso).
- DEROCHER, A.E., N.J. LUNN y I. STIRLING. «Polar bears in a warming climate». *Integrative and Comparative Biology* 44 (2004): 163-176.
- DEUBEL, H. «Struktureigenschaften und Nahrungsbedarf der Zoobenthosgemeinschaften im Bereich des Lomonossowrückens im Arktischen Ozean». *Berichte zur Polar- und Meeresforschung* 370 (2000): 1-147.
- DICKSON, R.R., J. MEINCKE, S.A. MALMBERG y A.J. LEE. «The 'Great Salinity Anomaly' in the northern North Atlantic, 1968-1982». *Progress in Oceanography* 20 (1988): 103-151.
- DRINKWATER, K.F. «The regime shift of the 1920s and 1930s in the North Atlantic». *Progress in Oceanography* 68 (2006): 134-151.
- EBBSMEYER, C.C., D.R. CAYAN, D.R. MCCLAIN, F.H. NICHOLS, D.H. PETERSON y K.T. REDMOND. «1976 step in Pacific climate: forty environmental changes between 1968-1975 and 1977-1984». En J.L. Betancourt y V.L. Tharp, eds. *Proceedings of the 7th Annual Pacific Climate (PACLIM) Workshop* (abril de 1990). California Department of Water Resources, 1991. 115-126.
- FRANCIS, R.C., S.R. HARE, A.B. HOLLOWED y W.S. WOOSTER. «Effects of interdecadal climate variability on the oceanic ecosystem of the NE Pacific». *Fisheries Oceanography* 7 (1998): 1-21.
- FRONVAL, T., E. JANSEN, H. HAFLIDASON y H.P. SEJRUP. «Variability in surface and deep water conditions in the Nordic Seas during the last interglacial period». *Quaternary Science Reviews* 17 (1998): 963-985.
- GALKIN, Y.I. «Long-term changes in the distribution of molluscs in the Barents Sea». *Berichte zur Polar- und Meeresforschung* 287 (1998): 100-143.
- GLUD, R.N., O. HOLBY, F. HOFFMANN y D.E. CANFIELD. «Benthic mineralization and exchange in Arctic sediments (Svalbard, Norway)». *Marine Ecology Progress Series* 173 (1998): 237-251.
- GOLIKOV, A.N., y O.A. SCARLATO. «Evolution of Arctic ecosystems during the Neogene period». En Y. Herman, ed. *The Arctic Seas: Climatology, Oceanography, Geology, and Biology*. Nueva York: Van Nostrand Reinhold, 1989. 257-280.
- GRADINGER, R. «Climate change and biological oceanography of the Arctic Ocean». *Philosophical Transactions of the Royal Society A* 352 (1995): 277-286.
- GRASSLE, J.F., y N.J. MACIOLEK. «Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples». *American Naturalist* 139 (1992): 313-341.
- GREBMEIER, J.M., H.M. FEDER y C.P. MCROY. «Pelagic-benthic coupling on the shelf of the northern Bering and Chukchi Seas. II. Benthic community structure». *Marine Ecology Progress Series* 51 (1989): 253-268.
- GREBMEIER, J.M., J.E. OVERLAND, S.E. MOORE, E.V. FARLEY, E.C. CARMACK, L.W. COOPER, K.E. FREY, J.H. HELLE, F.A. MCCLAUGHLIN y S.L. MCNUTT. «A major ecosystem shift in the northern Bering Sea». *Science* 311 (2006): 1461-1464.

- HALD, M., H. EBBESEN, M. FORWICK, F. GOTLIEBSEN, L. KHOMENKO, S. KORSUN, L.R. OLSEN y T.O. VORREN. «Holocene paleoceanography and glacial history of the West Spitzbergen area, Euro-Arctic margin». *Quaternary Science Reviews* 23 (2004): 2075-2088.
- HANSEN, P.M. «Studies on the biology of cod in Greenland waters». *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions. Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer* 123 (1949): 1-77.
- HASSOL, S.J., ed. *Impacts of a Warming Arctic: Arctic Climate Impact Assessment (ACIA)*. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.
- HECK JR., K.L., D.A. NADEAU y R. THOMAS. «The nursery role of seagrass beds». *Gulf of Mexico Science* 1 (1997): 50-54.
- HIGHSMITH, R.C., y K.O. COYLE. «High productivity of northern Bering Sea benthic amphipods». *Nature* 344 (1990): 862-863.
- HURRELL, J.W. «Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitations». *Science* 269 (1995): 676-679.
- IPCC (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE). *Climate Change 1995: The Science of Climate Change. Contribution of Working Group I to the Second Assessment of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. J.T. Houghton, L.G. Meira Filho, B.A. Callender, N. Harris, A. Kattenberg y K. Maskell, eds. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- IPCC. *The Regional Impacts of Climate Change: An Assessment of Vulnerability. A Special Report of IPCC Working group II*. R.T. Watson, M.C. Zinyowera y R.H. Moss, eds. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.
- IPCC. *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)*. J.T. Houghton, Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. van der Linden y D. Xiaosu, eds. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- JAKOBSSON, M., N. CHERKIS, J. WOODWARD, R. MACNAB y B. COAKLEY. «New grid of Arctic bathymetry aids scientists and mapmakers». *EOS, Transactions American Geophysical Union* 81 (9) (2000): 89.
- JENNINGS, A.E., M. HALD, M. SMITH y J.T. ANDREWS. «Freshwater forcing from the Greenland Ice Sheet during the Younger Dryas: evidence from southeastern Greenland shelf cores». *Quaternary Science Reviews* 25 (2006): 282-298.
- JOHANNESSEN, O.M., M. MILES y E. BJØRGO. «Global warming and the Arctic». *Science* 271 (1995a): 129.
- JOHANNESSEN, O.M., M. MILES y E. BJØRGO. «The Arctic's shrinking sea ice». *Nature* 376 (1995b): 126-127.
- JOHANNESSEN, O.M., L. BENGTSSON, M.W. MILES, S.I. KUZMINA, V.A. SEMENOV, G.V. ALEKSEEV, A.P. NAGURNYI et al. «Arctic climate change: observed and modeled temperature and sea-ice variability». *Tellus* 4 (2004): 328-341.
- JONES, D.S., y W.D. ALLMON. «Records of upwelling, seasonality and growth in stable-isotope profiles of Pliocene mollusc shells from Florida». *Lethaia* 28 (1995): 61-74.
- KENDALL, M.A., y M. ASCHAN. «Latitudinal gradients in the structure of macrobenthic communities: a comparison of Arctic, temperate and tropical sites». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 172 (1993): 157-169.
- KENDALL, M.A. «Are Arctic soft-sediment macrobenthic communities impoverished?». *Polar Biology* 16 (1996): 393-399.

- KHIM, B.-K., D.E. KRANZ, L.W. COOPER y J.M. GREBMEIER. «Seasonal discharge of estuarine freshwater to the western Chukchi Sea shelf identified in stable isotope profiles of mollusc shells». *Journal of Geophysical Research* 108 (C9) (2003): 3300, doi: 10.1029/2003JC001816.
- KLEIN, R.T., K.C. LOHMANN y C.W. THAYER. «Bivalve skeletons record sea-surface temperature and ‰ ^{18}O via Mg/Ca and $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratios». *Geology* 24 (1996): 415-418.
- KRÖNCKE, I. «Macrobenthos composition, abundance and biomass in the Arctic Ocean along a transect between Svalbard and the Makarov Basin». *Polar Biology* 14 (1994): 519-529.
- KRÖNCKE, I. «Macrofauna communities in the Amundsen Basin, at the Morris Jessup Rise and at the Yermak Plateau (Eurasian Arctic Basin)». *Polar Biology* 19 (1998): 383-392.
- LEGENDRE, L., S.F. ACKLEY, G.S. DIECKMANN, B. GULLIKSEN, R. HORNER, T. HOSHIAI, I.A. MELNIKOV, W.S. REEBURGH, M. SPINDLER y C.W. SULLIVAN. «Ecology of sea ice biota 2. Global significance». *Polar Biology* 12 (1992): 429-444.
- LØNNE, O.J., y B. GULLIKSEN. «Size, age and diet of polar cod, *Boreogadus saida* (Lepechin 1773), in ice covered waters». *Polar Biology* 9 (1989): 187-191.
- MANABE, S., y R.J. STOUFFER. «Multiple-century response of a coupled ocean-atmosphere model to an increase of atmospheric carbon dioxide». *Journal of Climate* 7 (1994): 5-23.
- MANABE, S., y R.J. STOUFFER. «Simulation of abrupt climate-change induced by freshwater input into the North Atlantic Ocean». *Nature* 378 (1995): 165-167.
- MANTUA, N.J., S.R. HARE, Y. ZHANG, J.M. WALLACE y R.C. FRANCIS. «A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production». *Bulletin of the American Meteorological Society* 78 (1997): 1069-1079.
- MASLANIK, J.A., M.C. SERREZE y R.G. BARRY. «Recent decreases in Arctic summer ice cover and linkages to atmospheric circulation anomalies». *Geophysical Research Letters* 23 (1996): 1677-1680.
- MCMAHON, K.W., W.G. AMBROSE JR., B.J. JOHNSON, M.-Y. SUN, G.R. LÓPEZ, L.M. CLOUGH y M.L. CARROLL. «Benthic community response to ice algae and phytoplankton in Ny Ålesund, Svalbard». *Marine Ecology Progress Series* 310 (2006): 1-14.
- MORITZ, R.E., C.M. BITZ y E.J. STEIJ. «Dynamics of recent climate change in the Arctic». *Science* 297 (2002): 1497.
- MØRCH, O.A.L. «Catalogue des mollusques du Spitzberg». *Annales de la Société Malacologique de Belgique* 4 (1869): 7-32.
- MÜLLER-LUPP, T., H. ERLLENKEUSER y H.A. BAUCH. «Seasonal and interannual variability of Siberian river discharge in the Laptev Sea inferred from stable isotopes in modern bivalves». *Boreas* 32 (2003): 292-303.
- NESES, K.N. «Changes in the Barents Sea bottom fauna under the influence of fluctuations in the hydrological regime (along the section on the Kola meridian)». En J.J. Marty et al., eds. *Soviet Fisheries Investigations in North European Seas*. Moscú: VNIRO/PINRO, 1960. 129-138 (en ruso).
- NIKIFOROV, Y.G., V.F. ROMANOV y V.A. ROMANTSOV. «Main results, problems and prospects of instrumental and theoretical studies of ocean and atmosphere in the North-European basin». *Problemy Arktiki Antarktiki* 64 (1989): 6-23 (en ruso).
- OLIVER, J.S., P.N. SLATTERY, E.F. O'CONNOR y L.F. LOWRY. «Walrus, *Odobenus rosmarus*, feeding in the Bering Sea: a benthic perspective». *Fishery Bulletin* 81 (1983): 501-512.

- OVERLAND, J.E., J. BOLDT, P.J. STABENO y S.L. MCNUTT. «The Bering Sea ecosystem is shifting from an Arctic to a subarctic ecosystem». *ACIA International Scientific Symposium on Climate Change in the Arctic, Ext Abstr* (2004).
- OVERLAND, J.E., y P.J. STABENO. «Is the climate of the Bering Sea warming and affecting the ecosystem?». *EOS, Transactions American Geophysical Union* 85 (2004): 309-316.
- OVERPECK, J., K. HUGHEN, D. HARDY, R. BRADLEY, R. CASE, M. DOUGLAS, B. FINNEY et al. «Arctic environmental change of the last four centuries». *Science* 278 (1997): 1251-1256.
- PARKINSON, C.L., y D.J. CAVALIERI. «Arctic sea ice 1973-1987: seasonal, regional, and interannual variability». *Journal of Geophysical Research* 94 (1989): 14499-14523.
- PARKINSON, C.L. «Interannual variability of the spatial distribution of sea ice in the north polar region». *Journal of Geophysical Research* 96 (1991): 4791-4801.
- PETERSON, G.H., y M.A. CURTIS. «Differences in energy flow through major components of subarctic, temperate and tropical marine shelf ecosystems». *Dana* 1 (1980): 53-64.
- PIEPENBURG, D., W.G. AMBROSE, A. BRANDT, P.E. RENAUD, M.J. AHRENS y P. JENSEN. «Benthic community patterns reflect water column processes in the Northeast Water polynya (Greenland)». *Journal of Marine Systems* 10 (1997): 467-482.
- PIEPENBURG, D. «Arctic brittle stars (*Echinodermata: Ophiuroidea*)». *Oceanography and Marine Biology* 38 (2000): 189-256.
- PIEPENBURG, D. «Recent research on Arctic benthos: common notions need to be revised». *Polar Biology* (2005): doi: 10.1007/s00300-005-013-5.
- RAY, G.C., J. MCCORMICK-RAY, P. BERG y H.E. EPSTEIN. «Pacific walrus: benthic bioturbator of Beringia». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330 (2006): 403-419.
- RENAUD, P.E., W.G. AMBROSE JR., A. VANREUSEL y L.M. CLOUGH. «Nematode and macrofaunal diversity in central Arctic Ocean benthos». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330 (2006a): 297-306.
- RENAUD, P.E., A. RIEDEL, C. MICHEL, N. MORATA, M. GOSSELIN, T. JUUL-PEDERSEN y A. CHIUCHIOLLO. «Seasonal variation in benthic community oxygen demand: a response to an ice algal bloom in the Beaufort Sea, Canadian Arctic?». *Journal of Marine Systems* (2006b): doi: 10.1016/j.jmarsys.2006.07.006.
- RENAUD, P.E., M. WŁODARSKA-KOWALCZUK, H. TRANNUM, B. HOLTE, J.M. WESLAWSKI, S. COCHRANE, S. DAHLE y B. GULLIKSEN. «Multidecadal stability of benthic community structure in a high-Arctic glacial fjord (van Mijenfjord, Svalbard)». *Polar Biology* (2006c): doi: 10.1007/s00300-006-0183-9.
- ROSENBERG, A.A., W.J. BOLSTER, K.E. ALEXANDER, W.B. LEAVENWORTH, A.B. COOPER y M.G. MCKENZIE. «The history of ocean resources: modeling cod biomass using historical records». *Frontiers in Ecology and the Environment* 3 (2005): 78-84.
- ROSING-ASVID, A. «The influence of climate variability on polar bear (*Ursus maritimus*) and ringed seal (*Pusa hispida*) population dynamics». *Canadian Journal of Zoology* 84 (2006): 357-364.
- ROTHROCK, D.A., Y. YU y G.A. MAYKUT. «Thinning of the Arctic sea-ice cover». *Geophysical Research Letters* 26 (1999): 3469-3472.
- RYSGAARD, S., B. THAMDRUP, N. RISGAARD-PETERSEN, H. FOSSING, P. BERG, P.B. BONDO y T. DALSGAARD. «Seasonal carbon and nutrient remineralization in a high-Arctic coastal marine sediment». *Marine Ecology Progress Series* 175 (1998): 261-276.

- SCHÖNE, B.R., W. OSCHMANN, J. RÖSSLER, A.D. FREYRE CASTRO, S.D. HOUK, I. KRÖNCHE, W. DREYER, R. JANSSEN, H. RUMOHR y E. DUNCA. «North Atlantic Oscillation dynamics recorded in shells of a long-lived bivalve». *Geology* 31 (2003): 1037-1040.
- SEJRUP, H.P., H. HAFLIDASON, T. FLATEBØ, D.K. KRISTENSEN, K. GRØSFJELD y E. LARSEN. «Late-glacial to Holocene environmental changes and climate variability: evidence from Voldafjorden, western Norway». *Journal of Quaternary Science* 16 (2001): 181-198.
- SERREZE, M.C., J.E. WALSH, F.S. CHAPIN III, T. OSTERKAMP, M. DYURGEROV, V. ROMANOVSKY, W.C. OECHEL, J. MORISON, T. ZHANG y R.G. BARRY. «Observational evidence of recent change in the northern high-latitude environment». *Climatic Change* 46 (2000): 159-207.
- SLAGSTAD, D., y P. WASSMANN. «Climate change and carbon flux in the Barents Sea: 3-D simulations of ice distribution, primary production and vertical export of particulate organic carbon». *Memoirs of National Institute of Polar Research, Special Issue* 51 (1997): 119-141.
- SMITH, J.E., M.J. RISK, H.P. SCHWARCZ y T.A. MCCONNAUGHEY. «Rapid climate change in the North Atlantic during the Younger Dryas recorded by deep-sea corals». *Nature* 386 (1997): 818-820.
- SMITH JR., K.L., y R.S. KAUFMANN. «Long-term discrepancy between food supply and demand in the deep eastern North Pacific». *Science* 284 (1999): 1174-1177.
- SOLTWEDEL, T., E. BAUERFEIND, M. BERGMANN, N. BUDAeva, E. HOSTE, N. JAECKISCH, K. VON JUTERZENKA et al. «HAUSGARTEN: multidisciplinary investigations at a deep-sea, long-term observatory in the Arctic Ocean». *Oceanography* 18 (2005): 46-61.
- SOUTHWARD, A.J., O. LANGMEAD, N.J. HARDMAN-MOUNTFORD, J. AIKEN, G.T. BOALCH, P.R. DANDO, M.J. GENNER et al. «Long-term oceanographic and ecological research in the western English Channel». *Advances in Marine Biology* 47 (2005): 1-105.
- STIRLING, I., N.J. LUNN y J. IACOZZA. «Long-term trends in the population ecology of polar bears in western Hudson Bay in relation to climate change». *Arctic* 52 (1999): 294-306.
- TÅNING, Å.V. «On changes in the marine fauna of the North-Western Atlantic area, with special reference to Greenland». *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions. Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer* 125 (1949): 26-29.
- THOMPSON, D.W.J., y J.M. WALLACE. «The Arctic Oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields». *Geophysical Research Letters* 25 (1998): 1297-1300.
- TRESHNIKOV, A.F., y G.I. BARANOV. «Structure of water circulation and dynamics of the water budget in the northern polar region». *Problemy Arktiki Antarktiki* 47 (1976): 93-100 (en ruso).
- TURNER, S.G., S.F. THRUSH, J.E. HEWITT, V.J. CUMMINGS y G. FUNNELL. «Fishing impacts and the degradation or loss of habitat structure». *Fisheries Management and Ecology* 6 (1999): 401-420.
- TYNAN, C.T., y D.P. DEMASTER. «Observations and predictions of Arctic Climate change: potential effects on marine mammals». *Arctic* 50 (1997): 308-322.
- VANREUSEL, A., L. CLOUGH, K. JACOBSEN, W. AMBROSE, J. JIVALUK, V. RYHEUL, R. HERMAN y M. VINCX. «Meiobenthos of the central Arctic Ocean with special emphasis on the nematode community structure». *Deep Sea Research I* 47 (2000): 1855-1879.

- WADHAMS, P. «Evidence for thinning of Arctic ice cover north of Greenland». *Nature* 345 (1990): 795-797.
- WASSMANN, P. «Particulate organic carbon flux to the seafloor of the Arctic Ocean: quantity, seasonality and processes». En R. Stein y R.W. Macdonald, eds. *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean*. Berlín-Heidelberg-Nueva York: Springer-Verlag, 2004. 131-138.
- WATLING, L., y E.A. NORSE. «Disturbance of the seabed by mobile fishing gear: a comparison to forest clearing». *Conservation Biology* 12 (1998): 1180-1197.
- WESLAWSKI, J.M., L. HACQUEBORD, L. STEMPNIEWICZ y M. MALINGA. «Greenland whales and walruses in the Svalbard food web before and after exploitation». *Oceanologia* 42 (2000): 37-56.
- WŁODARSKA-KOWALCZUK, M., y J.M. WESLAWSKI. «Impact of climate warming on Arctic benthic biodiversity: a case study of two Arctic glacial bays». *Climate Research* 18 (2001): 127-132.
- WOLLENBURG, J.E., y W. KUHN. «The response of benthic foraminifers to carbon flux and primary production in the Arctic Ocean». *Marine Micropaleontology* 40 (2000): 189-231.

ÍNDICE DE FOTOGRAFÍAS

Foto 5.1:	La zona costera de la isla de Spitzbergen alberga algunas de las comunidades bentónicas del Ártico mejor estudiadas. © Jordi Bas	140
Foto 5.2:	Bandas de crecimiento en una concha de una gran almeja de Islandia (<i>Arctica islandica</i>), recogida en 1906 en la costa norte de Noruega. © William G. Ambrose	143
Foto 5.3:	Las comunidades bentónicas de latitudes altas albergan una rica diversidad de especies, las cuales desempeñan un papel muy importante en el funcionamiento del ecosistema ártico. © Slen Richard Birkely (A y B), Paul Renaud (C)	144
Foto 5.4:	Bacalao atlántico (<i>Gadus morhua</i>). © Doug Allan/naturepl.com	151
Foto 5.5:	Morsa (<i>Odobenus rosmarus</i>). © Jordi Bas	155
Foto 5.6:	Liberación de grandes cantidades de algas del hielo (coloración marrón del agua) durante la fusión de un témpano de hielo en movimiento en el mar de Barents, en el océano Glacial Ártico. © Nathalie Morata	157
Foto 5.7:	Osos polares alimentándose de una foca ocelada en un témpano de hielo del mar de Barents, en el océano Glacial Ártico. © Michael Carroll	164

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

Mapa 5.1:	Mapa batimétrico internacional del océano Ártico y sus mares marginales	146
Mapa 5.2:	Fauna ártica (círculos azules) y fauna boreal (triángulos rojos) del archipiélago de Svalbard (Noruega) en dos periodos de tiempo: 1878-1931 (izquierda) y 1949-1959 (derecha)	153
Gráfico 5.1:	Tendencias entre 1980 y 2003 del índice de Oscilación del Atlántico Norte (NAO) y del índice de diversidad de especies de Shannon-Wiener (H') en las comunidades bentónicas de fondo duro en Kongsfjorden (Svalbard, Noruega)	159
Esquema 5.1:	Cadena trófica ártica simplificada que muestra los enlaces principales de las cadenas tróficas del hielo (azul), pelágica (negro) y bentónica (rojo)	162
Esquema 5.2:	Efectos directos previstos del cambio climático (cuadro superior), impactos en las regiones del Ártico (en el centro) y respuestas de las comunidades bentónicas en los tres dominios definidos según la profundidad	167