

Impactos del calentamiento global sobre los ecosistemas polares

Carlos M. Duarte (ed.)

Separata del capítulo

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

por

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

© Fundación BBVA, 2007

www.fbbva.es

ISBN: 978-84-96515-55-0



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.

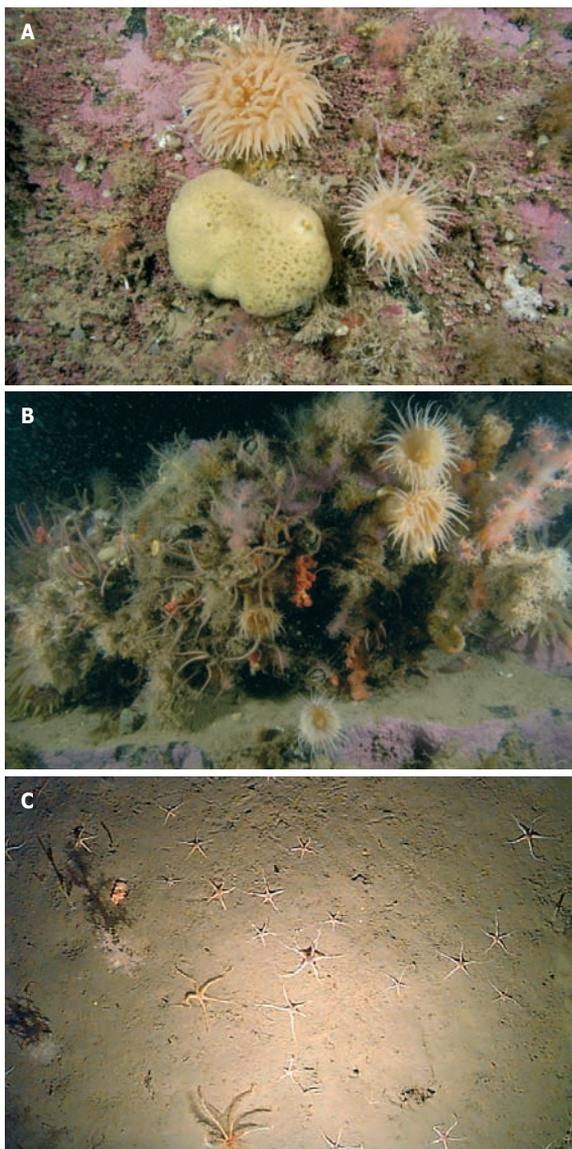


Foto 5.3: Las comunidades bentónicas de latitudes altas albergan una rica diversidad de especies, las cuales desempeñan un papel muy importante en el funcionamiento del ecosistema ártico

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.

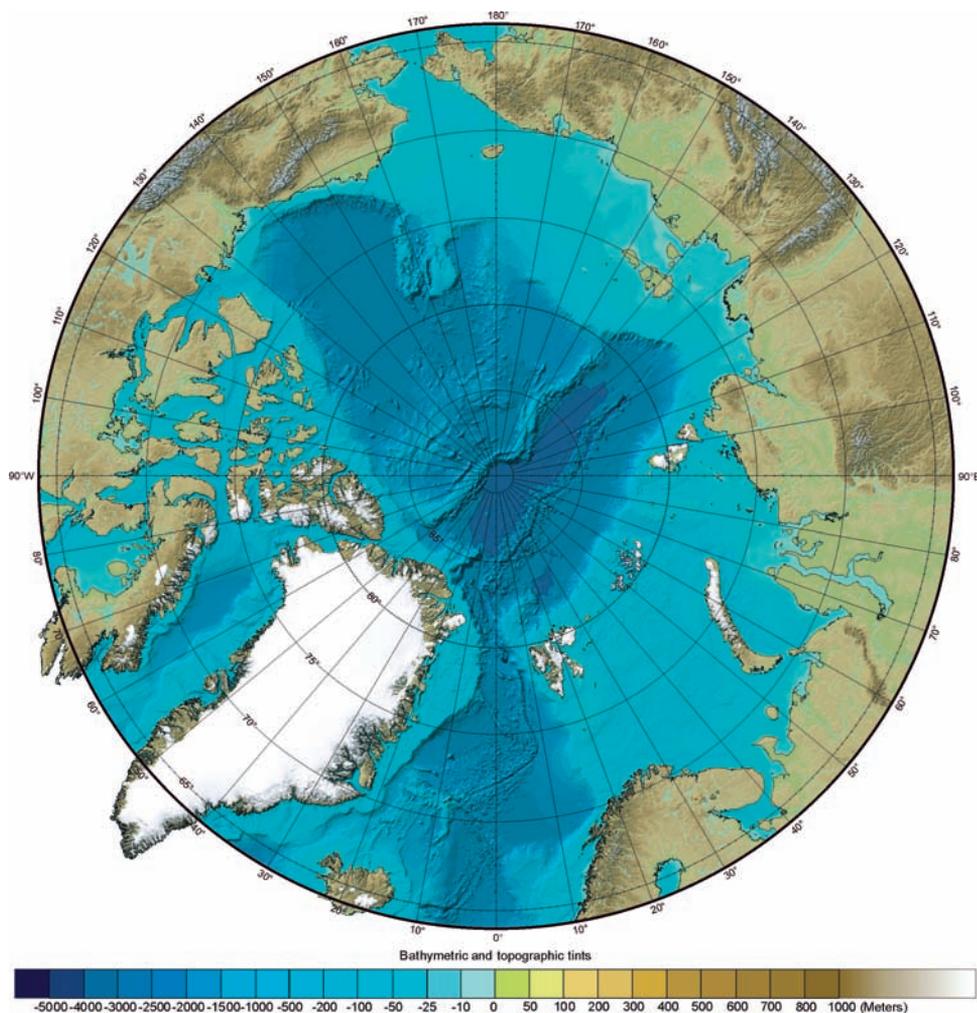
5.4. CAMBIO CLIMÁTICO Y VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN EL ÁRTICO

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.

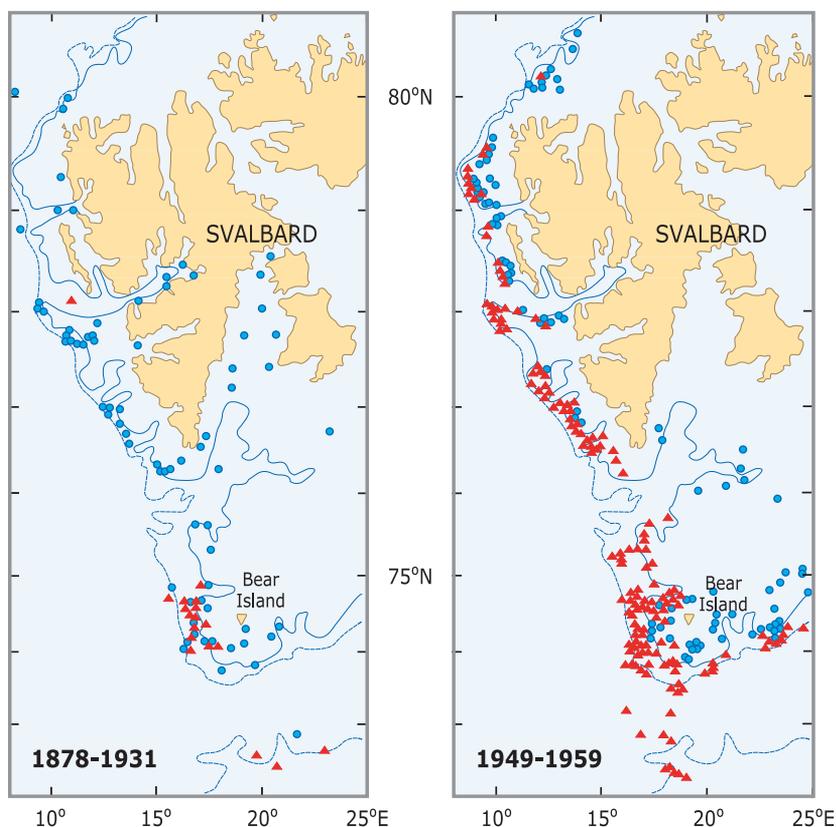
La pesca y la caza de mamíferos marinos, por tanto, pueden haber tenido ya impactos significativos en ecosistemas de latitudes altas, mediante la eliminación de especies depredadoras superiores. Las actividades pesqueras continúan hoy día, y puede esperarse que se incrementen en un Ártico más cálido 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.

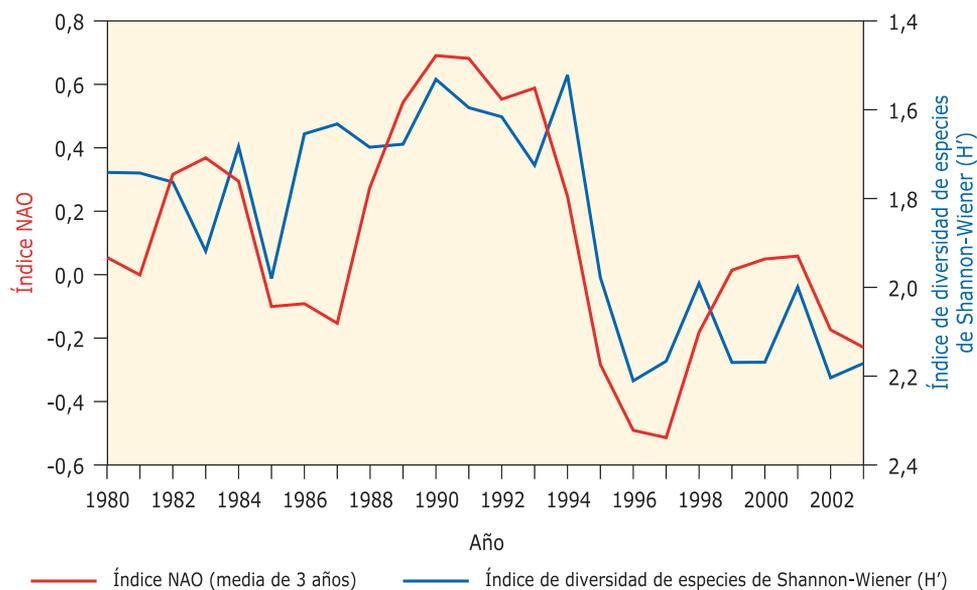
(Legendre et al. 1992; McMahon et al. 2006), induciendo aumentos rápidos y significativos en la respiración bentónica (Renaud et al. 2006b). La fusión del hielo incrementa la penetración de la luz y la estratificación de la columna de agua, lo que acrecienta la producción del fitoplancton (el «florecimiento 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

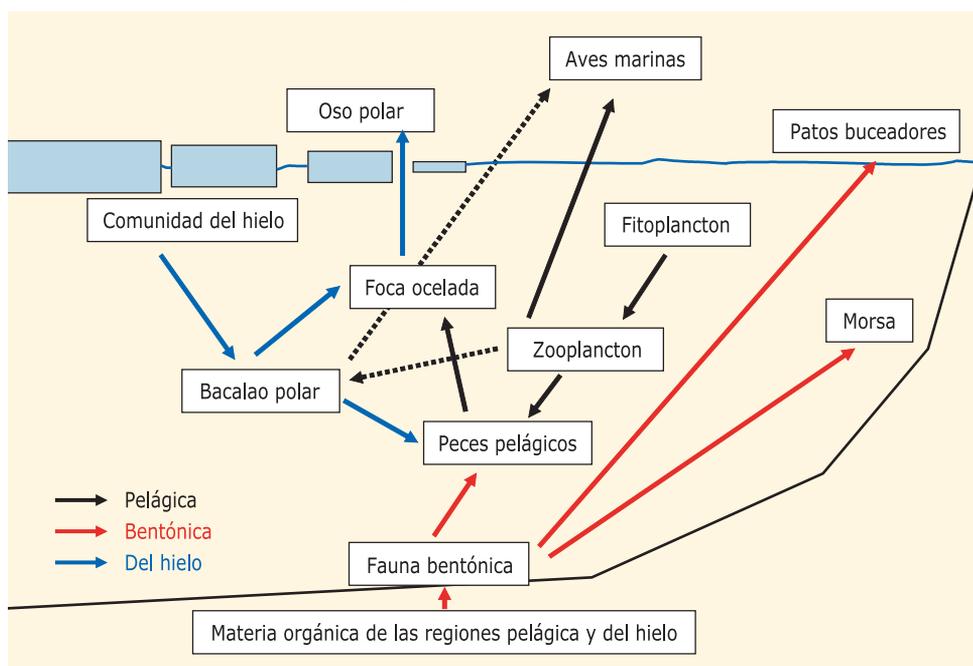
Son pocos los estudios realizados sobre la reproducción del bentos ártico desde mediados del siglo XX, pero existen pruebas de que algunos organismos bentónicos pueden regular varias etapas de su ciclo reproductor para hacerlas coincidir con periodos pico en los *stocks* de materia orgánica (Ambrose 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.

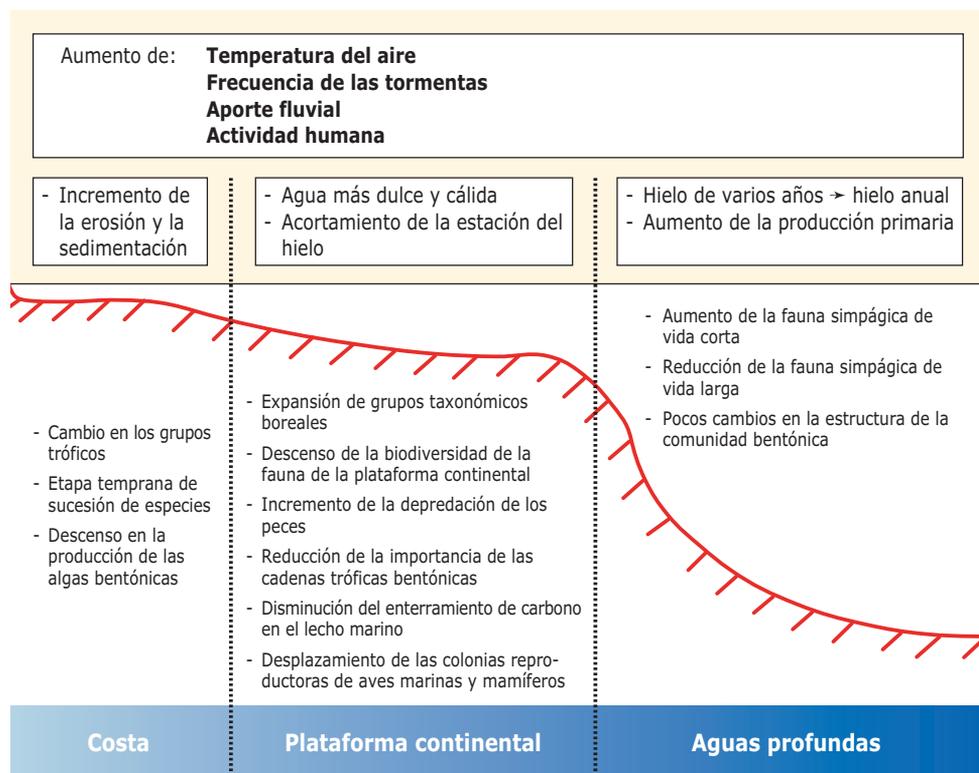
Los estudios experimentales ofrecen la oportunidad de investigar con detalle procesos específicos relevantes para el ecosistema. Los «experimentos naturales» utilizan fiordos, zonas del borde del hielo o polinias (aberturas en el hielo) para comparar posibles situaciones futuras con las condiciones actuales,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

NOTAS SOBRE LOS AUTORES



Paul E. Renaud es ecólogo especializado en comunidades en la compañía Akvaplan-niva AS de Tromsø, en Noruega. Sus trabajos se dirigen a analizar el papel del bentos en los ecosistemas marinos del Ártico, e incluyen estudios sobre el ciclo del carbono, las interacciones de la cadena trófica y la transferencia de contaminantes. También investiga las pautas de la biodiversidad en comunidades bentónicas marinas y los mecanismos que las explican.

e-mail: paul.renaud@akvaplan.niva.no



Michael L. Carroll trabaja como ecólogo en la compañía Akvaplan-niva AS de Tromsø, en Noruega, donde dirige estudios sobre el impacto del cambio climático en el bentos marino del Ártico. Sus investigaciones intentan detectar pruebas del cambio climático a partir de las pautas de crecimiento de los moluscos bivalvos. También estudia la estructura de las comunidades bentónicas en relación con la variabilidad oceanográfica.

e-mail: mc@akvaplan.niva.no



William G. Ambrose Jr., catedrático de Biología en el Bates College de Lewiston (Maine, Estados Unidos), ha dirigido estudios sobre los procesos que influyen en la estructura y la función de las comunidades del lecho marino en la zona del Ártico y en latitudes más bajas. Además investiga la respuesta al cambio climático en las especies dominantes de la fauna ártica y analiza las fluctuaciones en la estructura de la comunidad bentónica, tanto las naturales como las inducidas por la pesca.

e-mail: wambrose@bates.edu