

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

Victor Smetacek

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



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

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

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

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

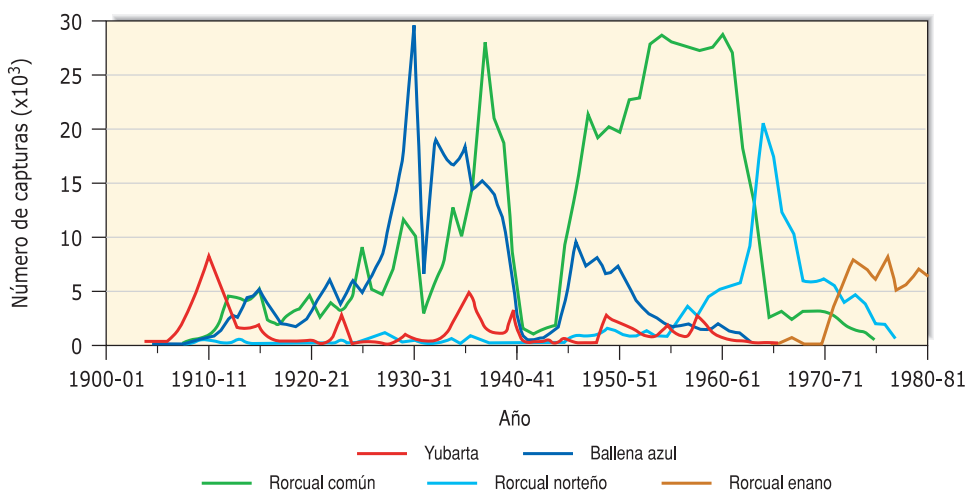
mayor parte de la población de krill. Aparte de ampliar nuestra comprensión del funcionamiento del ecosistema pelágico, una ventaja adicional de dichos experimentos sería comprobar la viabilidad de una fertilización con hierro a gran escala para secuestrar cantidades significativas de CO₂ atmosférico.

2.1. INTRODUCCIÓN

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

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

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



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

Fuente: Laws 1977; Knox 1994.



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

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

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

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

2.2. EFECTO LIMITANTE DEL HIERRO EN LA PRODUCTIVIDAD

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

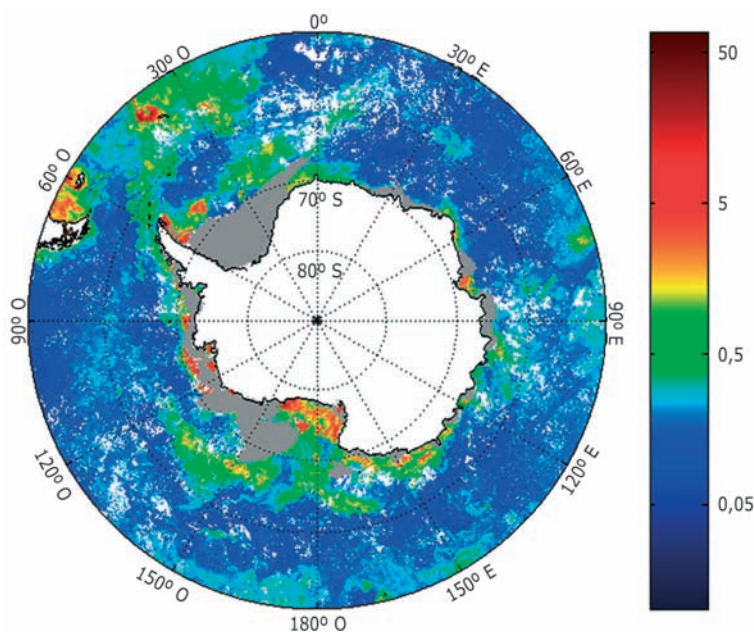
Asimismo, Martin y sus colaboradores añadieron hierro al agua marina natural en botellas tratadas con técnicas de ultralimpieza, lo que produjo una fuerte respuesta de crecimiento en el fitoplancton en comparación con las botellas de control. Experimentos como éste se habían realizado ya anteriormente,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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

2.3. DIATOMEAS, EUFASIÁCEOS Y BALLENAS AZULES

2.3.1. Diatomeas

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



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

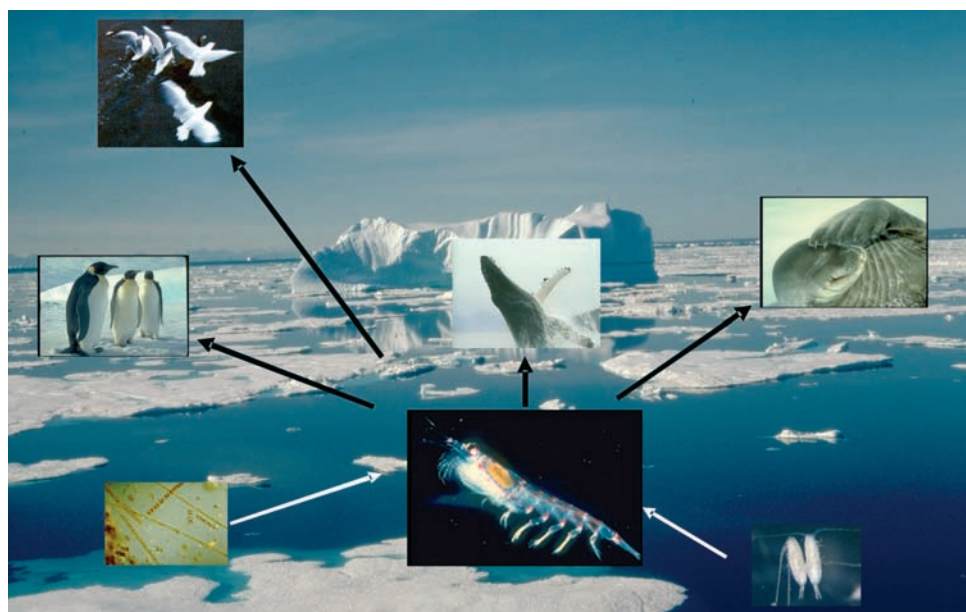
En las regiones cubiertas de hielo, la fusión de éste es una condición previa para la aparición de florecimientos. Sin embargo, los florecimientos sólo tienen lugar en presencia de suficiente hierro, lo que explica su ausencia a lo largo del límite del hielo menguante alrededor de la mayor parte de la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

2.3.2. Krill antártico

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

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

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



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

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



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

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

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

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

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

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

2.3.3. Ballenas azules

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



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

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

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

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

2.4. DISTRIBUCIÓN DE *EUPHASIA SUPERBA*

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

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

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

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

2.5. TAMAÑO DEL STOCK DE KRILL

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

2.6. PRUEBAS DE LA REDUCCIÓN DE LA BIOMASA DE KRILL

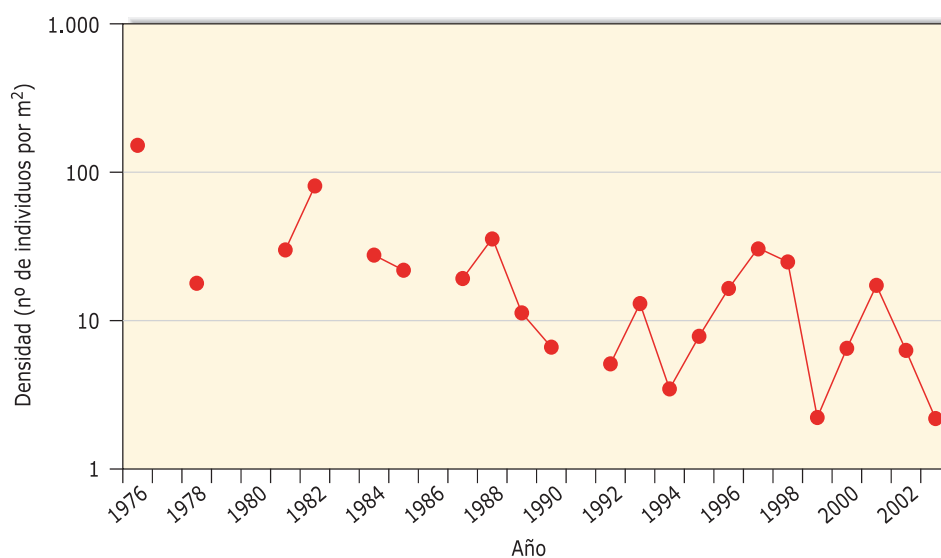
Las pruebas de la reducción de la biomasa de krill pueden recogerse de varias fuentes, pero la magnitud y las causas de tal declive aún se están debatiendo. Las comparaciones entre las observaciones visuales de los bancos de krill efectuadas desde la cubierta de las embarcaciones por todo el océano Glacial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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

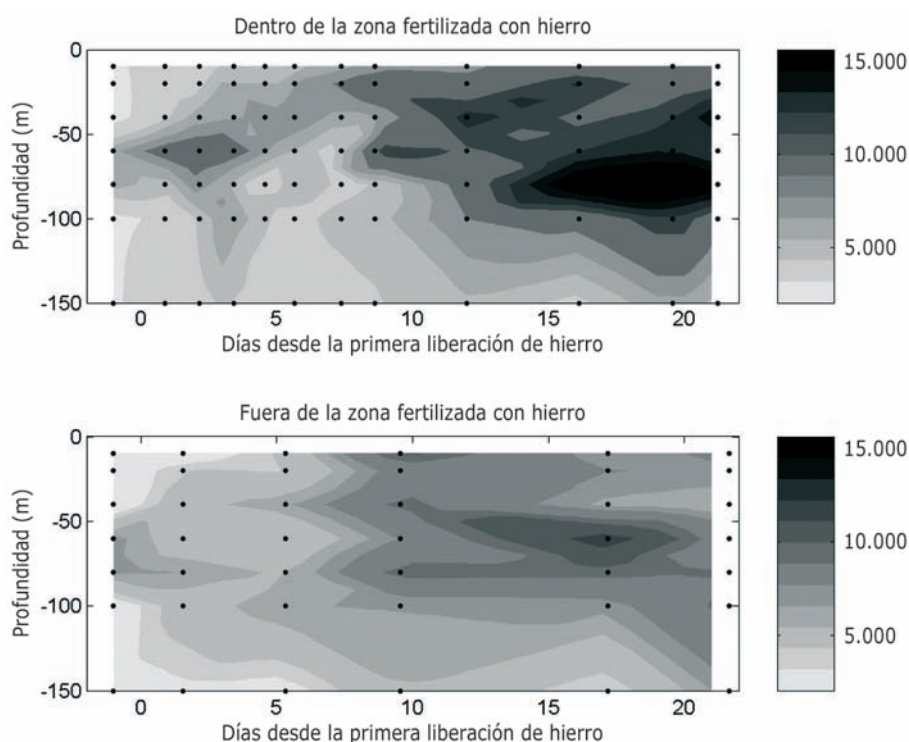
Los efectos positivos del condicionamiento ambiental, ya sea por fertilización o agitación, o por ambos métodos, aumentan con el incremento de la densidad de la población de ballenas. La capacidad de sustentación del sistema impone un límite, es decir, la competición por los recursos dentro de la población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

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

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

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

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



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

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

2.8. VERIFICACIÓN DE LA HIPÓTESIS

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

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

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

2.9. CONCLUSIÓN

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

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

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

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

AGRADECIMIENTOS

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

BIBLIOGRAFÍA

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

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

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

ÍNDICE DE FOTOGRAFÍAS

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

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

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