

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

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



**EL ÁRTICO DESEMPEÑA UN PAPEL IMPORTANTE**, aunque hasta ahora insuficientemente conocido, en el clima global. Recientes estudios observacionales han puesto de relieve significativas reducciones en la cobertura y el grosor del hielo marino del Ártico, así como una elevación en las temperaturas del aire y el océano, lo que indica que quizá estemos ante las primeras señales de calentamiento de un ecosistema a punto de sufrir transformaciones dramáticas. El calentamiento de las regiones septentrionales supera en varias veces al de Europa central, y los acusados cambios del Ártico pueden utilizarse como índices del estado general del hemisferio norte. Las modificaciones que se registran actualmente en el Ártico tienen consecuencias para las pesquerías, la abundancia y diversidad animal, la formación de aguas profundas –que influye en la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico–, los patrones de las tormentas y las condiciones de vida de los habitantes de dicho hemisferio. Como el Ártico es una parte integral de nuestras vidas, no podemos ignorarlo por el hecho de que esté lejos y viva poca gente en él. Antes de mediados de este siglo, la mayor parte de la cobertura de hielo puede llegar a desaparecer de las plataformas panárticas a finales del verano, con la excepción de un núcleo de hielo ubicado justo encima del Polo Norte. La franja que comprende el área de hielo marginal y las polinias grietadas (polinias entre hielo a la deriva y hielo fijo), y que abarca toda la cuenca, está situada sobre las plataformas en el Ártico actual, pero en un futuro cercano se desplazará hacia zonas más profundas de este océano, lo que constituye el síntoma más visible de nuestra era de cambio climático.

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

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

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

#### 4.1. INTRODUCCIÓN

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

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

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

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

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

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

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

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

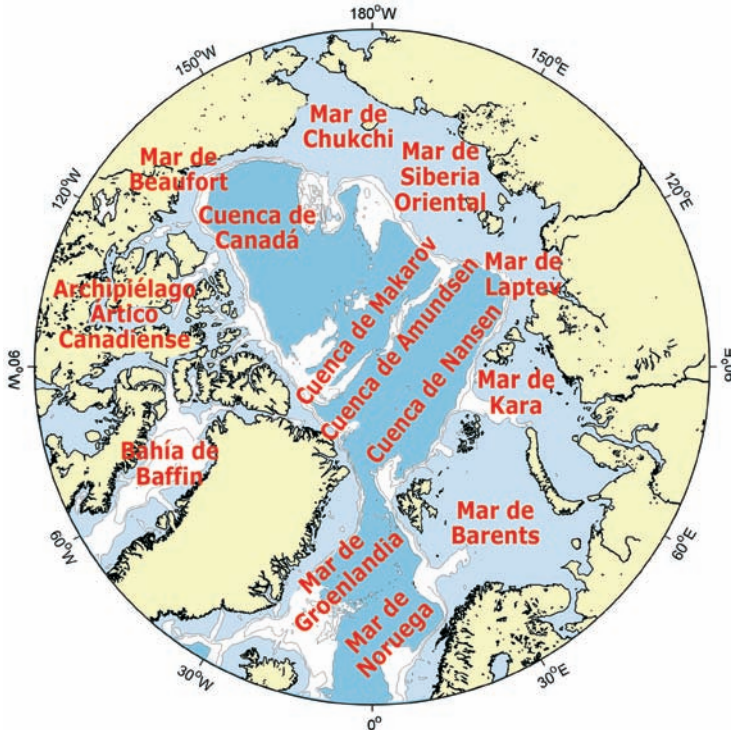
Tras las primeras exploraciones del océano Glacial Ártico (v. Nansen 1906) y varias expediciones científicas a la zona de hielo marginal (ZHM) del mar de Groenlandia (v. Gran 1902), antes de la Primera Guerra Mundial se realizaron algunas investigaciones biológicas marinas cerca de la isla de Spitsbergen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

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

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

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

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



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

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

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



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



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

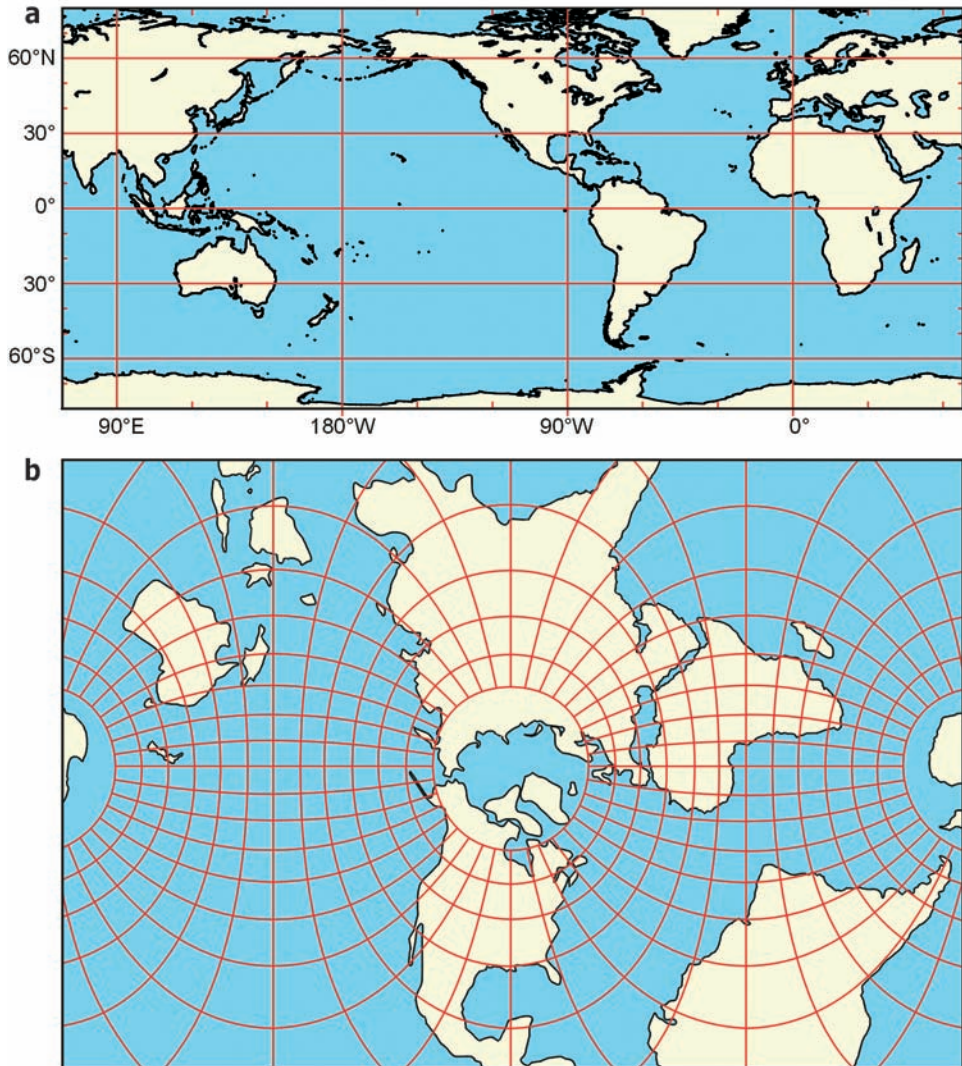
La percepción general de la gente sobre el Ártico ha estado fuertemente influida por la proyección elegida para realizar los mapas. La proyección del globo terráqueo más utilizada ha sido la de Mercator (mapa 4.2a), que refleja con bastante exactitud la distancia y la proporción de las regiones situadas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

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

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

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

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



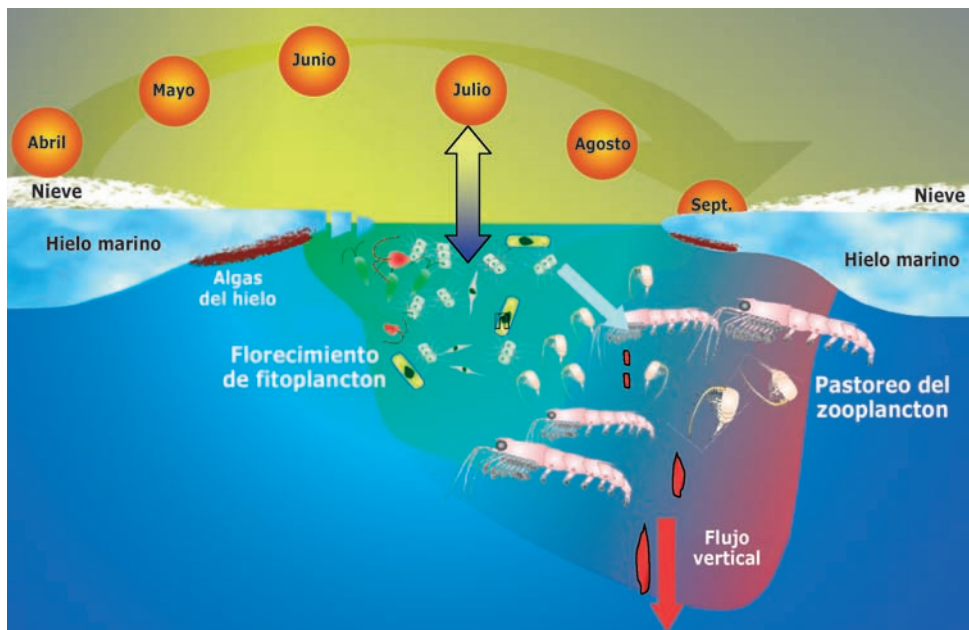
Estos dos mapas ponen de manifiesto que las diferentes proyecciones geográficas elegidas determinan nuestra visión del Ártico.

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

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

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

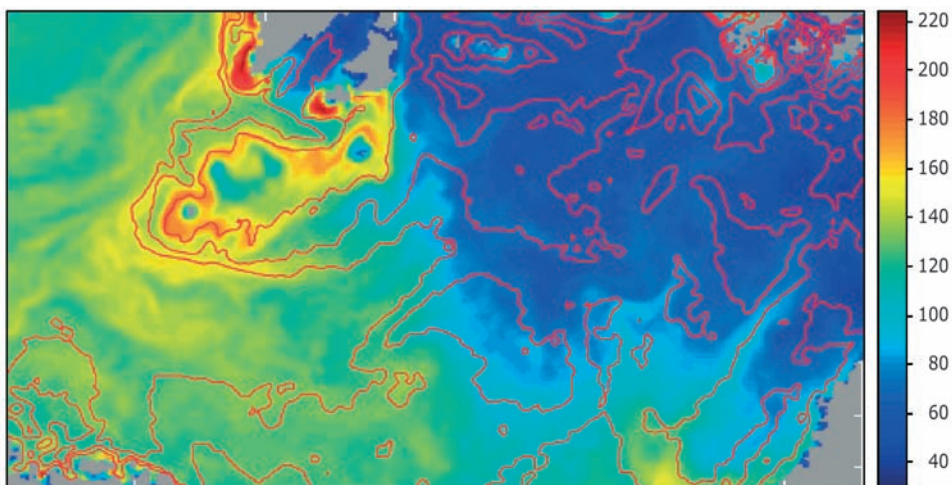
**Esquema 4.1: Ciclo anual del forzamiento físico y respuesta biológica en el Ártico**



La figura muestra la variación en la profundidad de la zona eufótica, la predominancia de la autotrofia y los cambios hacia la heterotrofia a lo largo del tiempo (de verde a rojo). La flecha vertical simboliza el intercambio de CO<sub>2</sub> desde y hasta la atmósfera, lo que indica que el océano Glacial Ártico desempeña un papel importante en la dinámica del CO<sub>2</sub> atmosférico.

*Fuente:* Wassmann et al. 2004.

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



La media de la producción primaria anual, expresada en g de carbono por  $m^2$  (v. escala), se ha hallado tomando como base los datos de cuatro años diferentes. En el mapa también se muestra la batimetría de 100-300 metros (isóbatas en rojo). Abajo a la izquierda se observa la zona septentrional de Noruega; arriba en el centro, la isla de Spitsbergen; arriba a la derecha, la Tierra de Francisco José; y abajo a la derecha, el archipiélago de Nueva Zembla.

*Fuente:* Wassmann et al. 2006a.

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

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

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

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

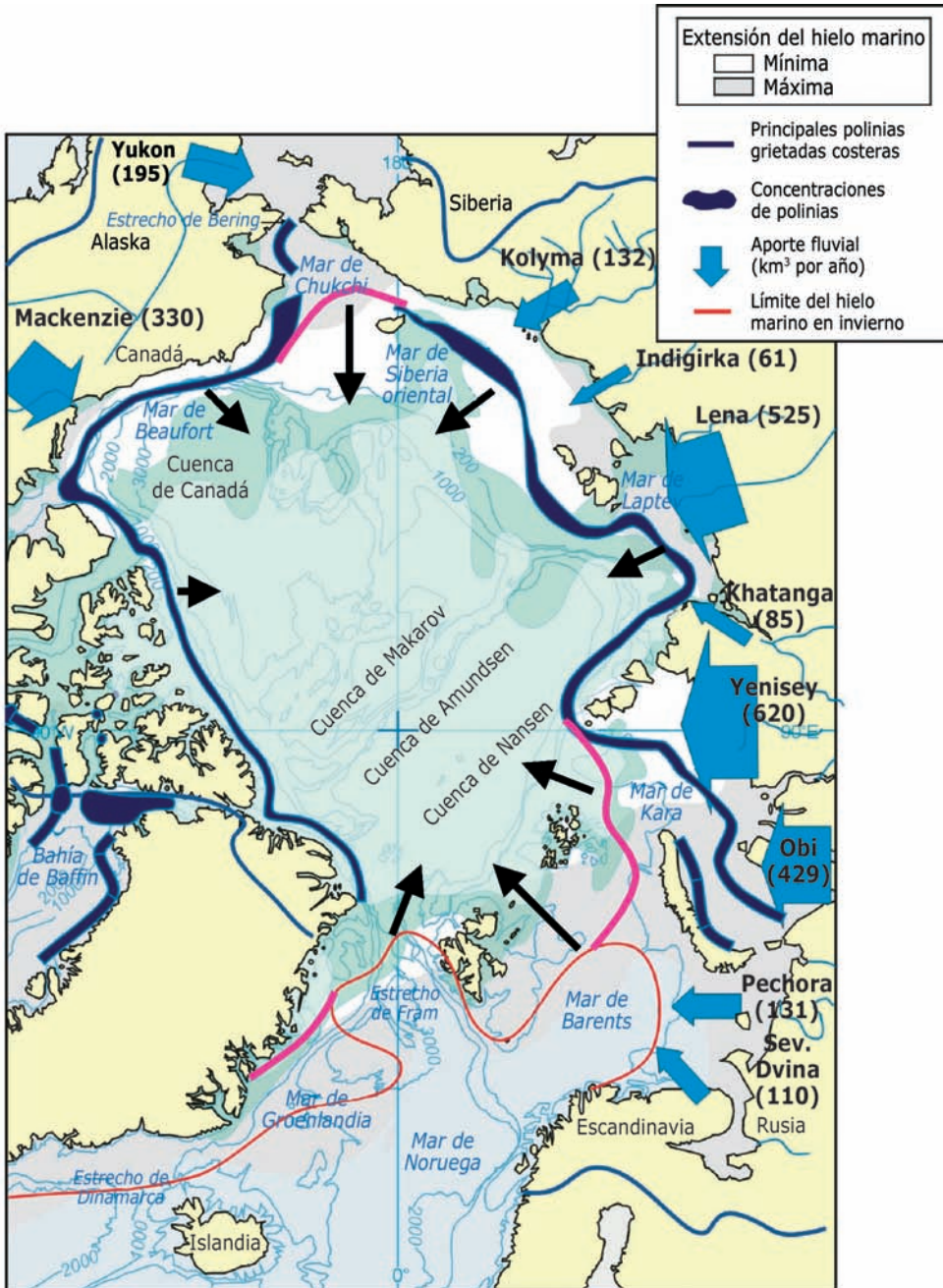
Un clima más cálido provocará una reducción de la cobertura de hielo y un aumento de la producción primaria, y dará lugar a una ancha franja de agua superficial muy estratificada que se extenderá desde el borde meridional poco profundo

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

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

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

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



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

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

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

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

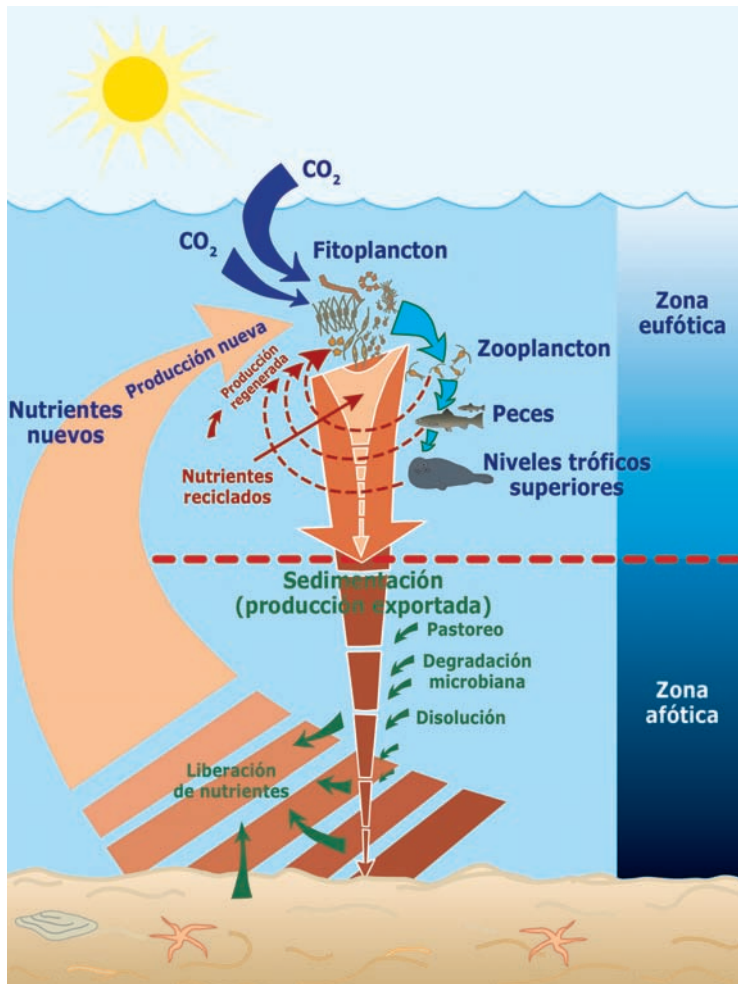
El CO<sub>2</sub> se transfiere a través de la interfaz atmósfera-océano y es absorbido por el fitoplancton con la ayuda de luz y nutrientes (esquema 4.2). Parte de la producción primaria se define como producción nueva porque está basada en nutrientes acumulados durante el invierno o recién suministrados, es decir, nuevos. La biomasa del fitoplancton constituye la base de la conexión entre los dominios pelágico y bentónico (Wassmann 1998) (esquema 4.2). El fitoplancton o las algas del hielo (foto 4.3) pueden hundirse directamente hasta el fondo o bien servir de alimento a organismos como los copépodos (foto 4.4). A su vez, los copépodos sirven de alimento a peces y mamíferos (Wassmann et al. 2006b) (esquema 4.2). En conjunto, todos estos organismos reciclan parte de la materia biogénica producida generando nutrientes, los denominados «nutrientes reciclados», que de nuevo vuelven a ser absorbidos por el fitoplancton, con lo que se sostiene la producción regenerada. Estos procesos de retención que tienen lugar en las capas más altas determinan en conjunto el flujo de materia biogénica hacia la capa bentónica limítrofe y el lecho marino. Investigar la conexión entre los dominios pelágico y bentónico requiere analizar los procesos de producción y retención de las capas superiores. Así, la estrecha conexión entre los dominios pelágico y bentónico puede deberse a una gran acumulación de biomasa en las capas superiores, a una baja efi-



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

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

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



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

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

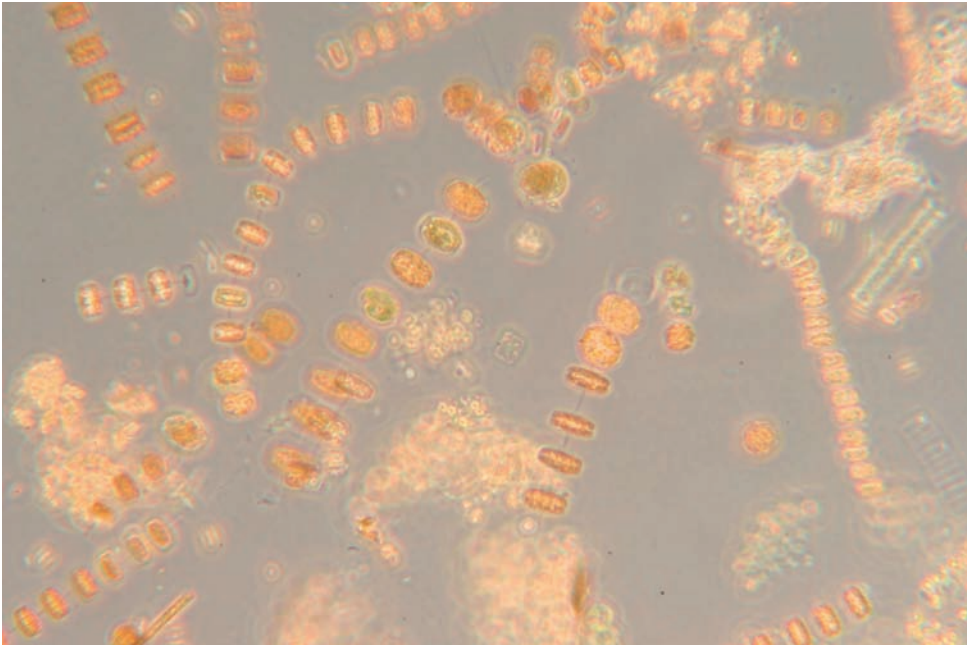
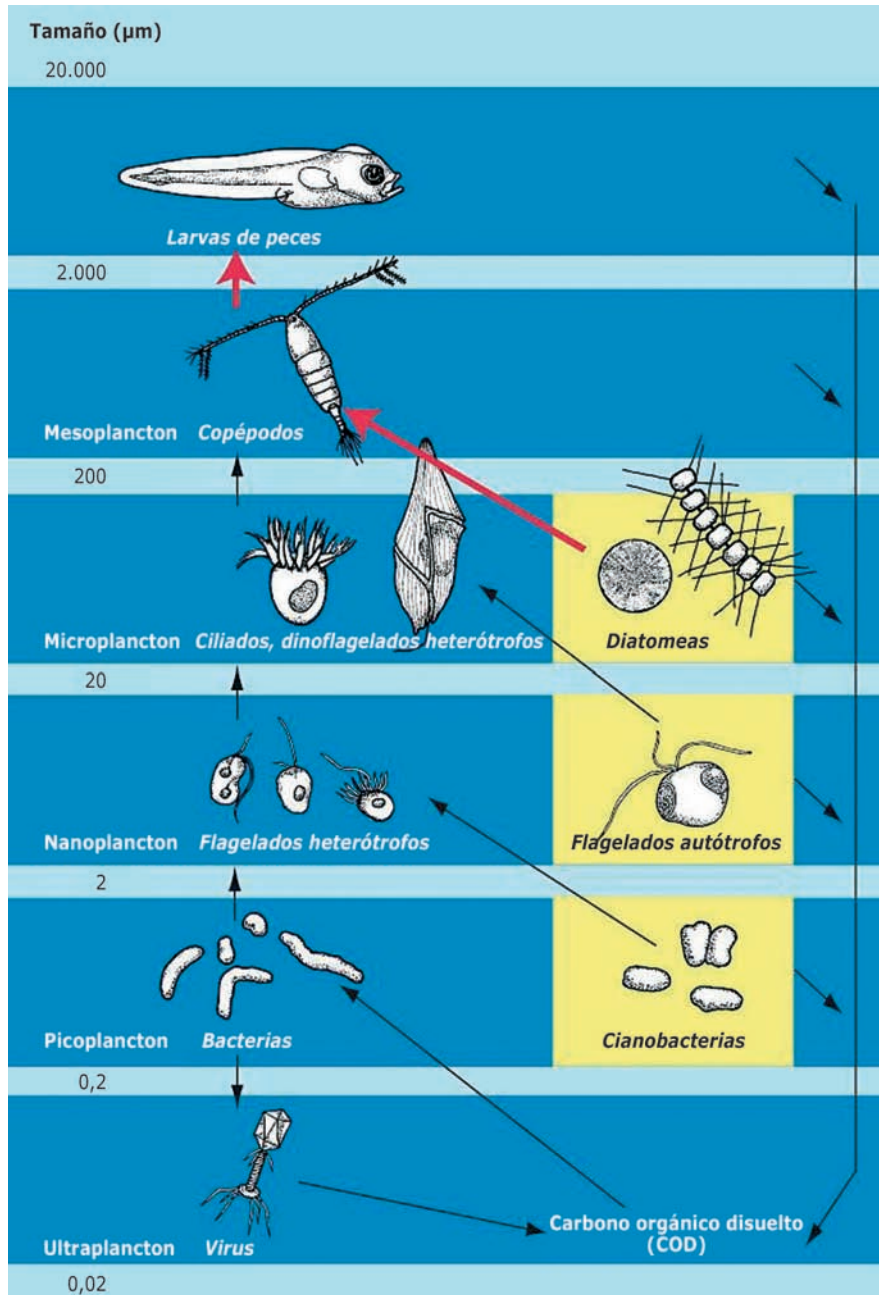


Foto 4.3: Imagen al microscopio de la diatomea marina ártica *Thalassiosira nordenskiöldii*



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

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

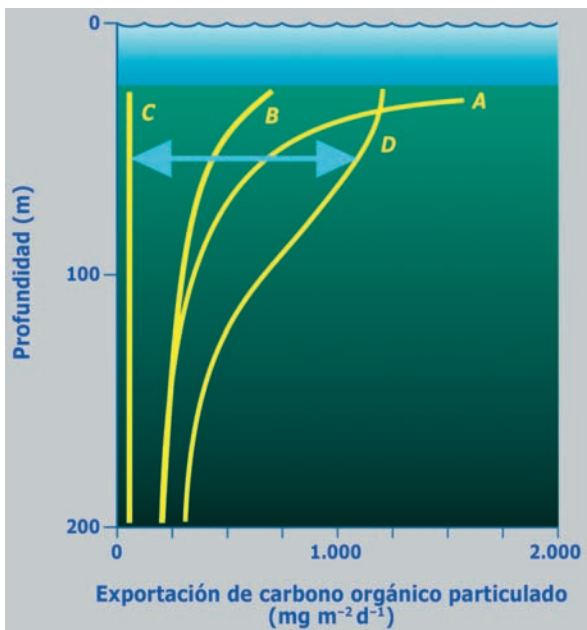


Además de la importante cadena trófica clásica (fitoplancton grande, copépodos, larvas de peces), la cadena trófica microbiana también desempeña un papel significativo en el océano Glacial Ártico, según investigaciones recientes.

Fuente: Buch 2002.

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

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



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

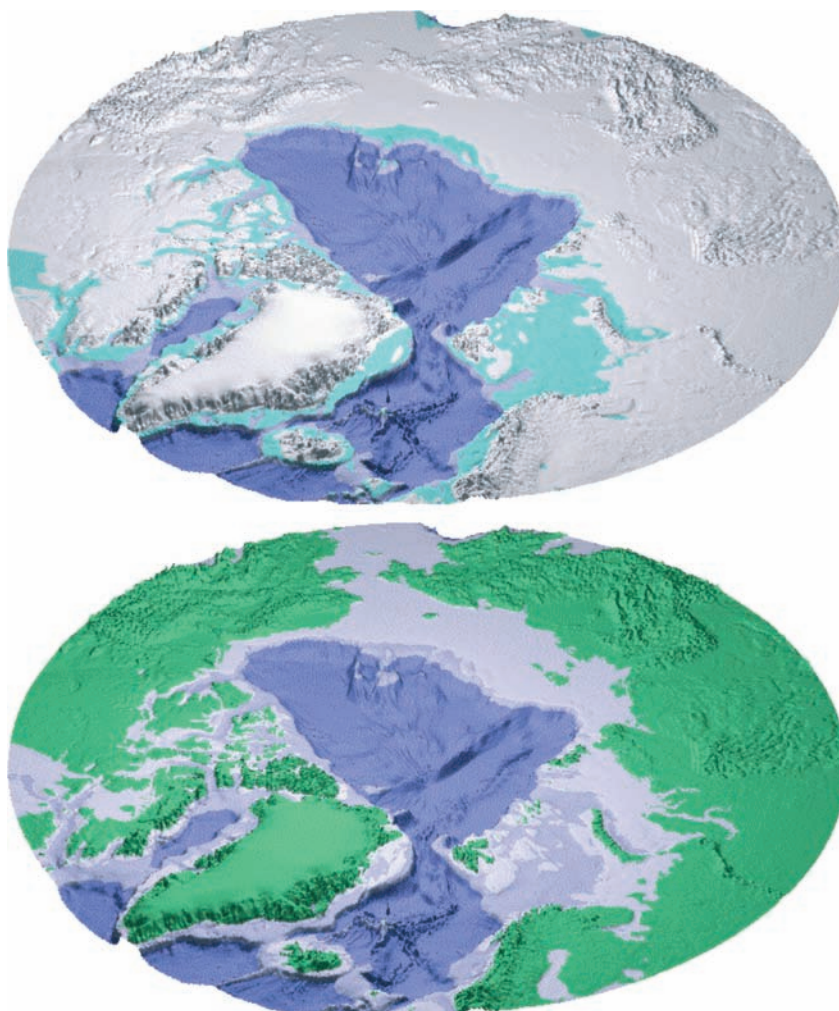
*Fuente:* Gráfico redibujado y modificado a partir de Carmack y Wassmann 2006.

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

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

Los niveles actuales de CO<sub>2</sub> duplican ya los anotados en los picos registrados durante los ciclos glaciales e interglaciales, y están aumentando rápidamente. Debido a la continua descarga de gases de efecto invernadero a la atmósfera, es muy probable que el futuro océano Glacial Ártico tenga una cantidad de hielo de varios años sustancialmente inferior a la de ahora, y a largo plazo posiblemente se pierda por completo (v. Johannessen et al. 2002). Por ello podemos preguntarnos cuál habrá sido el funcionamiento de este océano en diversos momentos del pasado. Por ejemplo, ¿qué diferencias en cuanto a estructura y función presenta el océano Ártico de hoy respecto al del final del último periodo glacial? ¿Tuvo unas condiciones ambientales completamente distintas o ha cambiado gradualmente hasta su estado actual? En este punto resulta útil comenzar con el balance y la estratificación del agua dulce. En el Ártico contemporáneo, el balance de agua dulce está controlado por las aportaciones de los ríos, por los aportes del Pacífico a través del estrecho de Bering y por las transformaciones que experimenta la columna de agua en las extensas plataformas panárticas (mapa 4.5). Sin embargo, sólo 10.000 años atrás, el nivel del mar era más de 100 metros inferior, enormes glaciares bloqueaban la mayor parte de los ríos que desembocan hacia el norte, el estrecho de Bering estaba cerrado y prácticamente no había plataformas (mapa 4.5). Los ríos desaguaban directamente al océano Ártico por encima del límite con el talud continental, y tampoco existían las modificaciones producidas por las mareas en la columna de agua de las plataformas exteriores (Carmack et al. 2006). Apenas había ninguna plataforma, el permafrost se extendía hasta el actual borde de la plataforma, y el océano Ártico era fundamentalmente un conjunto de cuencas. Si retrocedemos en el tiempo hasta el Plioceno inferior (~ 5-3 millones de años antes del presente), el nivel del mar se encontraba más alto que hoy en día (unos 25 metros), las temperaturas en superficie eran mucho más elevadas y se cree que no había glaciares en el hemisferio norte.

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



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

*Fuente:* Carmack y Wassmann 2006.

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

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

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

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



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



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

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

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

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

## AGRADECIMIENTOS

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

## BIBLIOGRAFÍA

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

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

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

## ÍNDICE DE FOTOGRAFÍAS

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

## ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

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