
Repercusiones físicas y ecológicas del cambio climático en la pesca de captura marina y continental y en la acuicultura

Manuel Barange
Oficina del Proyecto internacional GLOBEC
Laboratorio marino de Plymouth
Prospect Place
Plymouth PL1 3DH
Reino Unido de Gran Bretaña e Irlanda del Norte
m.barange@pml.ac.uk

R. Ian Perry
Fisheries and Oceans Canada
Estación Biológica del Pacífico
Nanaimo, B.C. V9T 6N7
Canadá
Ian.Perry@dfo-mpo.gc.ca

Barange, M. y Perry, R.I. 2009. Repercusiones físicas y ecológicas del cambio climático en la pesca de captura marina y continental y en la acuicultura. En K. Cochrane, C. De Young, D. Soto y T. Bahri (eds). Consecuencias del cambio climático para la pesca y la acuicultura: visión de conjunto del estado actual de los conocimientos científicos. FAO Documento Técnico de Pesca y Acuicultura, N° 530. Roma, FAO. pp. 7–118.

RESUMEN

En este capítulo se estudian las repercusiones físicas y ecológicas del cambio climático en la pesca de captura marina y continental y en la acuicultura. Se ha observado que los océanos se están calentando, pero que el calentamiento no es homogéneo geográficamente. Se espera que debido al efecto combinado de los cambios de temperatura y de salinidad, resultantes del calentamiento climático, se reduzca la densidad de la superficie del océano, aumente la estratificación vertical y se registren modificaciones en la mezcla de la capa superficial.

Existe evidencia de que las aguas continentales también se están calentando y que ello repercute en la escorrentía de los ríos. Es probable que a consecuencia del incremento de la estratificación vertical y de la estabilidad de la columna de agua en los océanos y lagos se reduzca la disponibilidad de nutrientes en la zona eufótica y que, por lo tanto, en un mundo que se ha recalentado, la producción primaria y secundaria disminuya. Sin embargo, en latitudes altas el tiempo de residencia de las partículas en la zona eufótica aumentará, prolongando la temporada de crecimiento y por ende el incremento de la producción primaria.

Si bien existen indicios de que en las últimas décadas la surgencia costera se ha intensificado, los modelos de circulación global no muestran que dicho fenómeno

obedezca a claras pautas en respuesta al calentamiento global. Sin embargo, los actuales modelos climáticos no han sido desarrollados lo suficiente para resolver las incógnitas relacionados con los fenómenos de surgencia costera, de modo que para entender las repercusiones del cambio climático en los procesos de afloramiento se requieren estudios adicionales.

También se ha demostrado que el cambio climático puede afectar la estacionalidad de las surgencias. El nivel de los mares ha aumentado en todo el mundo a un ritmo creciente, siendo las zonas de mayor riesgo las costas del Atlántico y el Golfo de México de las Américas, el Mediterráneo, el Báltico, las pequeñas regiones insulares, los megadeltas asiáticos y otras áreas costeras urbanas.

A causa de la acidificación de los océanos, el pH de las aguas marinas ha disminuido en 0,1 unidades a lo largo de los últimos 200 años; y de acuerdo con los modelos predictivos se anticipan reducciones de 0,3 a 0,5 unidades durante los próximos 100 años. Las repercusiones de la acidificación de los océanos serán particularmente graves para los organismos conchíferos, los arrecifes de coral tropicales y los corales de aguas frías.

Los efectos del cambio climático en los ecosistemas continentales se suman a los cambios en el uso de la tierra, y se evidenciarán en especial en la carga de sedimentos, los flujos hídricos y otros fenómenos físico-químicos consecuenciales (hipoxia, estratificación, cambios en la salinidad). Los resultados de estos procesos son complejos y se harán sentir en la composición de las comunidades y en la producción y estacionalidad del plancton y las poblaciones de peces. En particular en los países en desarrollo, estas alteraciones presionarán más intensamente los sistemas de producción de alimentos pesqueros continentales y de fuentes terrestres que son grandes consumidores de agua.

Se han constatado muchos efectos del cambio climático en la producción pesquera. Si bien se ha observado una leve reducción en la producción oceánica primaria mundial durante las últimas décadas, se espera un pequeño incremento en la producción mundial primaria a lo largo de este siglo, aunque con fuertes diferencias entre las regiones. Es posible que el grupo de fitoplancton dominante experimente cambios. En términos generales, la cubierta de hielo de los lagos de altura situados en zonas de latitud elevada se reducirá, las aguas serán más cálidas, la temporada de crecimiento se prolongará y la abundancia de algas y la productividad serán mayores. Por el contrario, algunos lagos tropicales experimentarán una menor abundancia de algas y pérdida de productividad, probablemente a causa de una limitada reposición de nutrientes.

Se pronostica que la intensificación de los ciclos hidrológicos influya mucho en los procesos limnológicos acentuando la escorrentía, y que las tasas de descarga, las superficies inundadas y las estaciones secas impulsen la producción en todos los niveles (desde el plancton hasta los peces). Se prevé que debido al cambio climático la mayor parte de las especies terrestres y marinas se desplazarán hacia los polos, ampliando el rango de distribución de las especies de aguas templadas y reduciendo el de las especies de aguas más frías.

Los cambios más rápidos afectarán a las comunidades de especies ícticas pelágicas las que para contrarrestar el calentamiento superficial intensificarán los movimientos verticales. Los períodos de migración de muchos animales han seguido las tendencias decádicas de la temperatura de los océanos, retrasándose durante las décadas frías y adelantándose en hasta uno a dos meses en los años más cálidos. La abundancia de las poblaciones cuyo ámbito de distribución extremo está más cercano a los polos aumentará en concomitancia con las temperaturas más cálidas, mientras que la de las poblaciones situadas en la partes más ecuatoriales de sus zonas de distribución declinará conforme la temperatura aumenta. Más de la mitad de todas las especies terrestres de aguas dulces o marinas estudiadas han mostrado a lo largo de los últimos 20 a 140 años cambios fenológicos mensurables vinculados predominante y sistemáticamente a las modificaciones observadas en los cambios climáticos regionales. Las respuestas diferenciadas de los componentes planctónicos (algunos responden a los cambios de temperatura, otros a la

intensidad luminosa) indican que la trofodinámica de las aguas marinas y de las aguas dulces puede haber sufrido alteraciones debidas a un desajuste en la relación depredador-presa. Existen pocas pruebas de que el aumento de brotes de enfermedades pueda estar vinculado con el calentamiento mundial, pese a que se ha observado una difusión de patógenos hacia las altas latitudes.

El estudio resume las consecuencias del cambio climático a lo largo de las escalas temporales. A escalas temporales «rápidas» (unos pocos años), se estima, con un nivel de confianza alto, que el incremento de las temperaturas tendrá repercusiones perjudiciales en la fisiología de los peces y que causará menoscabos significativos en la acuicultura, cambios en la distribución de las especies y probables alteraciones en los índices de abundancia relacionados con las perturbaciones de los procesos de reclutamiento. Se esperan cambios en la cronología de los acontecimientos del ciclo biológico, que afectarán en especial a las especies de vida breve, tales como el plancton, los calamares y los peces pelágicos pequeños. A escalas temporales intermedias (de unos pocos años a una década), el estrés fisiológico determinado por la temperatura y las alteraciones fenológicas repercutirán en el funcionamiento de los mecanismos de reclutamiento y por consiguiente en la abundancia de muchas poblaciones marinas y acuáticas, en particular en los extremos de los ámbitos de distribución de las especies menos longevas. A escalas temporales largas (varias décadas), las repercusiones pronosticadas dependerán de los cambios que se registren en la producción primaria neta de los océanos y su transferencia a niveles tróficos más altos, respecto a los cuales se carece de información.

Muchos son aún los puntos inciertos y los vacíos de la investigación, sobre todo en cuanto a los efectos de las interacciones sinérgicas entre agentes estresantes (p. ej., la pesca y la contaminación), la incidencia y funciones de los umbrales críticos y la capacidad de adaptación y evolución de los organismos marinos y acuáticos ante los cambios. En lo que respecta a los sistemas de agua dulce, son motivo de preocupación las variaciones en el ritmo, intensidad y duración de las inundaciones, resultantes del cambio climático, a las que muchas especies de peces han adaptado sus pautas migratorias, de desove y de transporte de los productos de desove.

El capítulo concluye con la descripción de las respuestas anticipadas específicas de los ecosistemas marinos regionales al cambio climático (Ártico, nor-Atlántico, nor-Pacífico, las surgencias costeras, las regiones tropicales y subtropicales, los arrecifes de coral, los sistemas de aguas dulces y los sistemas de acuicultura).

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestra gratitud a Kevern Cochrane y a Cassandra de Young por habernos brindado la oportunidad de escribir este informe, y por sus valiosos comentarios sobre un primer borrador del mismo. Agradecemos a Iddya Karunasagar su información sobre los efectos potenciales del cambio climático sobre los patógenos humanos en el ambiente marino. Agradecemos también a los colegas que participaron en el Taller de expertos sobre las consecuencias del cambio climático para la pesca y la acuicultura (Roma, 7-9 de abril de 2008) por sus comentarios y sugerencias.

ÍNDICE

1. Bases físicas del cambio climático en los sistemas marinos y de aguas dulces	13
1.1 Contenido calórico y temperatura	13
1.1.1 Ecosistemas oceánicos	13
1.1.2 Aguas continentales	14
1.2 Salinidad de los océanos, densidad y estratificación	17
1.3 Circulación oceánica y surgencia costera	18
1.3.1 Circulación meridional de convección (CMC)	19
1.3.2 Surgencia costera	20
1.4 Aumento del nivel del mar	22
1.5 Acidificación y otras propiedades químicas	23
1.6 Intercambios atmósfera-océano y tierras-océano	25
1.7 Patrones de variabilidad climática de baja frecuencia	27
2. Efectos observados de la variabilidad y el cambio climáticos en los procesos del ecosistema y de producción pesquera	30
2.1 Resumen de los procesos fisiológicos, de desove y de reclutamiento susceptibles a la variabilidad climática	31
2.1.1 Efectos fisiológicos del cambio climático en los peces	31
2.1.2 Desove	33
2.1.3 Reclutamiento de peces y cambio climático	33
2.2 Producción primaria	36
2.2.1 Océano Mundial	36
2.2.2 Repercusiones regionales	40
2.2.3 Aguas continentales	43
2.3 Producción secundaria	44
2.4 Cambios en la distribución	47
2.5 Cambios en la abundancia	51
2.6 Cambios fenológicos	53
2.6.1 Ambientes oceánicos	53
2.6.2 Aguas continentales	55
2.7 Invasiones de especies y enfermedades	56
2.8 Repercusiones en la red trófica, desde el plancton hasta los peces	58
2.9 Cambios de régimen y otros acontecimientos ecosistémicos extremos	60
3. Hipótesis sobre las repercusiones del cambio climático en la producción pesquera y en los ecosistemas	65
3.1 Repercusiones generales	65
3.1.1 Escalas temporales rápidas	66
3.1.2 Escalas temporales intermedias	67
3.1.3 Escalas temporales amplias	67
3.2 Estudios de caso	68
3.2.1 Ártico	68
3.2.2 Atlántico septentrional	70
3.2.3 Pacífico septentrional	71
3.2.4 Sistemas de surgencia costeros impulsados por el viento	72
3.2.5 Mares tropicales y subtropicales	73
3.2.6 Arrecifes de coral	74

3.2.7	Sistemas de aguas dulces	76
3.2.8	Sistemas de acuicultura	76
3.3	Factores de incertidumbre y lagunas en la investigación	78
4.	Resumen de las investigaciones	81
4.1	Cambio climático: sus bases físicas en los sistemas marinos y de aguas dulces	81
4.1.1	Contenido calórico y temperatura	81
4.1.2	Salinidad y estratificación	82
4.1.3	Circulación oceánica y surgencia costera	82
4.1.4	Aumento del nivel del mar	82
4.1.5	Acidificación y otras propiedades químicas	82
4.1.6	Intercambios atmósfera-océano y tierra-océanos	83
4.1.7	Patrones de variabilidad climática de baja frecuencia	83
4.2	Efectos observados de la variabilidad y el cambio climático en los procesos ecosistémicos y en la producción pesquera	83
4.2.1	Resumen de los procesos fisiológicos, de desove y de reclutamiento susceptibles a la variabilidad climática	83
4.2.2	Producción primaria	83
4.2.3	Producción secundaria	84
4.2.4	Cambios en la distribución	84
4.2.5	Cambios en la abundancia	84
4.2.6	Cambios fenológicos	85
4.2.7	Invasiones de especies y enfermedades	85
4.2.8	Repercusiones en la cadena trófica, desde el zooplancton hasta los peces	85
4.2.9	Cambios de régimen y otros eventos ecosistémicos extremos	85
4.3	Hipótesis de las repercusiones del cambio climático en la producción pesquera y en los ecosistemas	86
	Bibliografía	93

1. BASES FÍSICAS DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LOS SISTEMAS MARINOS Y DE AGUAS DULCES

A consecuencia de los cambios climáticos y de otras alteraciones antropogénicas, se han observado en los últimos años numerosas variaciones de largo plazo en el forzamiento físico a escala mundial, regional y de las cuencas hidrográficas. Las repercusiones observadas de tales modificaciones en los procesos biológicos que sustentan la producción íctica y de las pesquerías en los ecosistemas marinos y de aguas dulces pueden servir de indicadores sustitutivos para estimar otros efectos resultantes del cambio climático mundial. Estos factores físicos comprenden la circulación atmosférica, los patrones de intensidad y variabilidad, las corrientes oceánicas y la mezcla, la estratificación, los ciclos hidrológicos y los patrones estacionales.

1.1 Contenido de calor y temperatura

1.1.1 Ecosistemas oceánicos

Los océanos juegan un papel importante en la regulación del clima. Su capacidad calórica (y por lo tanto la absorción de calor neta) es alrededor de 1 000 veces superior a la de la atmósfera. En el medio oceánico, las actividades biológicas interactúan de forma considerable con los procesos físicos dando origen a circuitos de retroalimentación de diversa índole. Por ejemplo, la absorción de calor por el fitoplancton influye tanto en el estado promedio y transitorio del clima ecuatorial (véase Murtugudde *et al.*, 2002; Timmermann y Jin, 2002; Miller *et al.*, 2003) como en el campo de temperatura promedio mundial de la superficie del mar (Frouin y Lacobellis, 2002).

Las opiniones concuerdan en cuanto a que el océano Mundial se ha recalentado considerablemente desde 1955 y que al recalentamiento ha causado más del 80 por ciento de los cambios registrados en el contenido de energía del sistema climático de la Tierra durante este período (Levitus, Antonov y Boyer, 2005; Domingues *et al.*, 2008, Figura 1). Los estudios han atribuido estos cambios a factores antropogénicos (Bindoff *et al.*, 2007), y se ha indicado que en los modelos del cambio climático se ha subestimado la cantidad de calor absorbido por los océanos durante los últimos 40 años (Domingues *et al.*, 2008). Si bien el mundo tiende al recalentamiento, se han observado variaciones decádicas significativas en las series cronológicas mundiales (Figura 2), existiendo por el contrario grandes regiones donde los océanos se están enfriando (Bindoff *et al.*, 2007). P. ej., Harrison y Carson (2007) han observado una acentuada variación espacial en las tendencias de 51 años en el océano superior, que muestran que algunas regiones se han enfriado más de 3 °C, y que otras han registrado un calentamiento de magnitud equivalente. Los autores concluyeron que había que prestar más atención a las estimaciones de los factores de incertidumbre respecto a las tendencias térmicas promedio registradas en las cuencas y el océano Mundial.

Las observaciones indican que el calentamiento es generalizado por encima de los 700 m superiores del océano Mundial, pero que la penetración térmica ha sido más profunda en el océano Atlántico (hasta los 3 000 m) que en los océanos Pacífico, Índico y Meridional debido a la circulación de convección profunda que tiene lugar en el Atlántico septentrional (Levitus, Antonov y Boyer, 2005). Al menos dos mares en latitudes subtropicales (el Mediterráneo y el mar de Japón y China oriental) también se están recalentando.

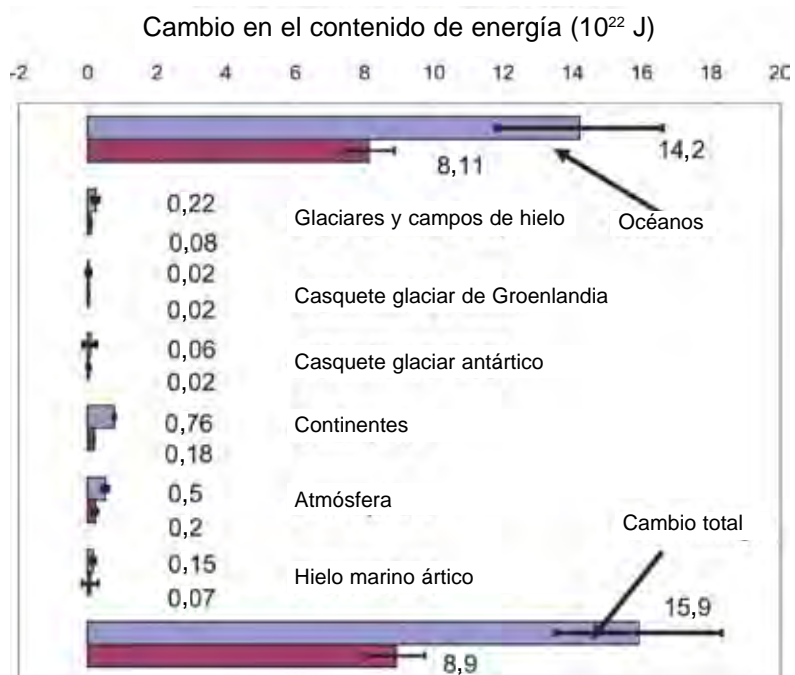
Se ha predicho que aun si todos los agentes de radiación de forzamiento se hubiesen mantenido constantes en el nivel que habían alcanzado en el año 2000, el recalentamiento atmosférico habría continuado a un ritmo de cerca de 0,1 °C por década debido a la lenta respuesta de los océanos. Las pautas geográficas del recalentamiento atmosférico proyectado evidencian que los mayores aumentos de temperatura se registran sobre las tierras (aproximadamente el doble del aumento de la temperatura promedio mundial) y en las altas latitudes septentrionales, y que un menor recalentamiento ocurre encima de los océanos meridionales y el Atlántico Norte (Meehl *et al.*, 2007).

1.1.2 Aguas continentales

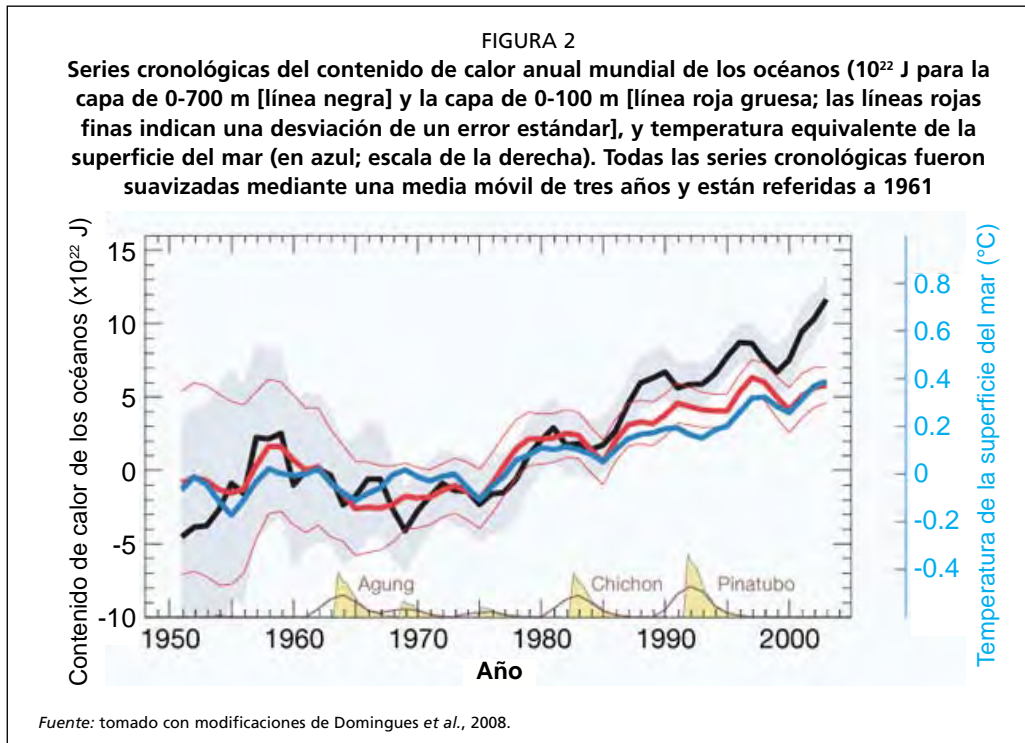
El Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC) ha examinado las consecuencias de los cambios climáticos proyectados para los sistemas de aguas dulces, concluyendo que, en general, los recursos dulceacuícolas son vulnerables a las repercusiones del cambio climático y pueden verse muy afectados por ellas. Los cambios esperados comprenden (Kundzewicz *et al.*, 2008): disminuciones de entre el 10 y el 30 por ciento de la escurrentía fluvial promedio en las latitudes medias y en los trópicos secos para mediados de siglo, pero incrementos de 10 a 40 por ciento en las latitudes altas y en los trópicos húmedos (Milly, Dunne y Vecchia, 2005); variaciones en la forma de las precipitaciones, que de nevadas pasarán a ser lluviosas, y un consiguiente cambio en la cronología de los flujos fluviales máximos; y cambios en la frecuencia e intensidad de las inundaciones y sequías. La evaluación del IPCC también afirma que las repercusiones del cambio climático y la efectividad de las acciones de adaptación dependerán de las condiciones locales, comprendidas las condiciones socioeconómicas y de presiones de otro tipo sobre los recursos hídricos (Kundzewicz *et al.*, 2008). Se pronostica que las pautas de cambio de las temperaturas de las aguas continentales

FIGURA 1

Cambios en el contenido de energía de diferentes componentes del sistema Tierra durante dos periodos (1961-2003, en azul, y 1993-2003, en borgoña). Los valores del cambio en el contenido de calor oceánico han sido tomados de Levitus, Antonov y Boyer (2005); los del contenido de calor continental, de Beltrami *et al.* (2002); los del contenido de energía atmosférica están basados en Trenberth *et al.* (2001); y los de liberación de hielo marino ártico han sido tomados de Hilmer y Lemke (2000); el resto de los datos son del IPCC (2007). Un cambio positivo en el contenido de energía significa un aumento de la energía almacenada. Todos los errores de estimación están referidos a un intervalo de confianza del 90 por ciento. No se dispone de estimaciones de confianza para los incrementos de calor continental. Algunos de los resultados se han indicado a escala derivándolos de datos publicados para los dos periodos respectivos. El cambio en el contenido de calor del océano para el período 1961 a 2003 corresponde a la capa de 0 a 3 000 m. El período 1993 a 2003 corresponde a la capa de 0 a 700 m (o 750 m) y se ha calculado como promedio de las tendencias indicadas por Ishii *et al.* (2006), Levitus, Antonov y Boyer (2005) y Willis, Roemmrich y Cornuelle (2004)



Fuente: Bindoff *et al.*, 2007.



seguirán los cambios registrados sobre las superficies de tierras, las cuales se están recalentando a un promedio superior a la media atmosférica mundial debido a que la cantidad de agua disponible para el enfriamiento por evaporación es menor y a que, en comparación con los océanos, la inercia térmica es más baja (Christensen *et al.*, 2007).

Desde el decenio de 1960, las temperaturas de las aguas superficiales han aumentado entre 0,2 y 2 °C en los lagos y ríos de Europa, América del Norte y Asia (Rosenzweig *et al.*, 2007). El incremento de la temperatura de las aguas y estaciones más largas libres de hielo influyen en la estratificación térmica. A consecuencia de la mayor estabilidad térmica, en varios lagos de Europa y de América del Norte el período de estratificación se ha anticipado en hasta 20 días y se ha prolongado dos a tres semanas (Rosenzweig *et al.*, 2007; O'Reilly *et al.*, 2003).

El 90 por ciento de la pesca continental se realiza en África y Asia (FAO, 2006), y por consiguiente se resumen a continuación las repercusiones físicas probables del cambio climático en esas regiones. El recalentamiento en África será presumiblemente más acentuado que el recalentamiento mundial medio a través de todo el continente y durante todas las estaciones, recalentándose algunas de las regiones subtropicales secas más que los trópicos húmedos. La pluviosidad anual disminuirá probablemente en la mayor parte del África mediterránea y el norte del Sahara, siendo más probable que la disminución de la pluviosidad sea progresivamente mayor a proximidad de la costa mediterránea. En África meridional, la pluviosidad se reducirá probablemente en la mayor parte de la región lluviosa invernal y en los márgenes occidentales. En África oriental es probable que la pluviosidad anual media aumente. No se sabe con exactitud cuál será la evolución de las pautas de pluviosidad en el Sahel, la costa de Guinea y el Sahara meridional (Christensen *et al.*, 2007).

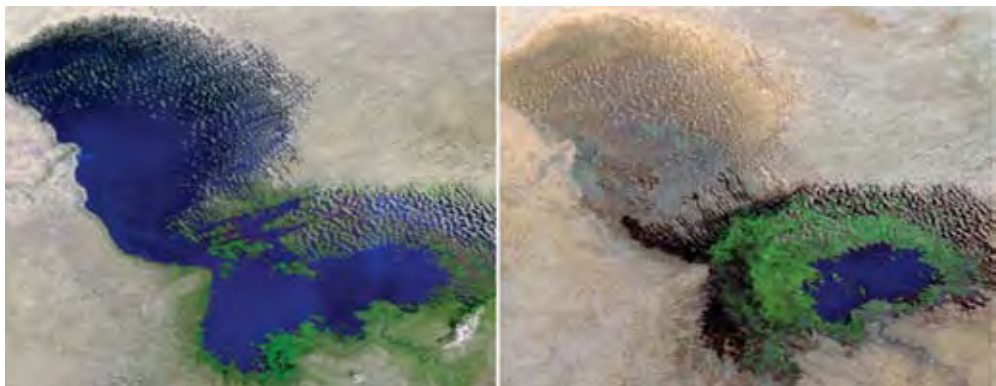
Es probable que el recalentamiento superará en mucho la media mundial en Asia central, la meseta tibetana y Asia septentrional, estará por encima de la media mundial en Asia oriental y Asia meridional, y será similar a la media mundial en Asia sudoriental. Las precipitaciones durante el invierno boreal aumentarán muy probablemente en Asia septentrional y en la meseta tibetana, y aumentarán probablemente en Asia oriental y las zonas sureñas de Asia sudoriental. Durante el verano, las precipitaciones aumentarán probablemente en Asia septentrional, oriental y meridional y en la mayor parte de Asia

sudoriental, pero disminuirán probablemente en Asia central. Es muy probable que las olas de calor de verano sean más prolongadas, más intensas y más frecuentes en Asia oriental. Es muy probable que se registren menos días muy fríos en Asia oriental y Asia meridional. Es muy probable que la frecuencia de los fenómenos de precipitaciones intensas sea mayor en algunas partes de Asia meridional y en Asia oriental. Es probable que las lluvias extremas y los vientos asociados con los ciclones tropicales aumenten en Asia oriental, sudoriental y meridional. Pese a una tendencia al debilitamiento de los propios flujos monzónicos, la circulación monzónica tenderá a determinar un aumento de las precipitaciones debido a la intensificación de la convergencia de humedad. No obstante, muchos aspectos de las respuestas del clima tropical siguen siendo inciertas (Christensen *et al.*, 2007).

Las temperaturas de las aguas continentales están estrechamente relacionadas con la dinámica del ciclo hidrológico. En términos generales, durante el siglo XX se realizaron muchos estudios sobre la tendencia de los flujos fluviales y el nivel de los lagos en escalas que iban desde la cuenca de captación hasta lo mundial. Algunos de estos estudios desvelaron tendencias significativas, tales como la elevación del nivel de las aguas en respuesta al aumento del derretimiento de la nieve y los deshielos, o disminuciones debidas a los efectos combinados de la sequía, el calentamiento y las actividades humanas (Rosenzweig *et al.*, 2007). En general, no se ha informado de ninguna tendencia mundial homogénea (Rosenzweig *et al.*, 2007). La variación en los flujos fluviales de un año a otro se ve fuertemente influenciada en algunas regiones por los patrones de los grandes fenómenos de circulación atmosférica asociados con la Oscilación del Sur El Niño (ENSO, por sus siglas en Inglés), la Oscilación del Atlántico Norte (NAO, por sus siglas en Inglés) y otros sistemas de variación decádica. A escala mundial, existen pruebas de un patrón de cambios muy coherente de escorrentía anual, conforme al cual algunas regiones experimentan un incremento en las zonas de latitudes más altas y una disminución en algunas partes de África occidental, Europa meridional y América Latina meridional (Milly, Dunne y Vecchia, 2005). Labat *et al.* (2004) aseguran que a lo largo del siglo XX el aumento de la escorrentía mundial total ha sido del 4 por ciento por un incremento de la temperatura de 1 °C, y con variaciones regionales en torno a esta tendencia. Sin embargo esta afirmación ha sido cuestionada (Legates, Lins y McCabe, 2005) a causa de los efectos ejercidos en la escorrentía por factores no climáticos y a un sesgo debido los escasos puntos de datos.

FIGURA 3

Comparación entre el área y el volumen del lago Chad en 1973 y 1987. El lago Chad, que suministra agua a Chad, Camerún, Níger y Nigeria, era en otros tiempos uno de los lagos más extensos de África. Los grandes proyectos de irrigación, la invasión de arenas del desierto y un clima cada vez más árido han determinado que el lago se haya reducido al 5 por ciento de su tamaño anterior



Fuente: Centro de vuelo espacial Goddard de la NASA (www.gsfc.nasa.gov).

En las últimas décadas, el tamaño de varios lagos ha disminuido en todo el mundo, principalmente a causa del uso del agua por el hombre. Para algunos autores, la merma de las precipitaciones también ha sido una causa significativa; por ejemplo, en el caso del lago Chad (Coe y Foley, 2001; Figura 3). En términos generales, el recalentamiento atmosférico está contribuyendo a que las lluvias se reduzcan en las zonas subtropicales y a que aumenten en altitudes altas y en algunas partes de los trópicos. Sin embargo, la razón fundamental de la contracción de la superficie de las aguas continentales es el uso del agua por el hombre y el drenaje (Christensen *et al.*, 2007).

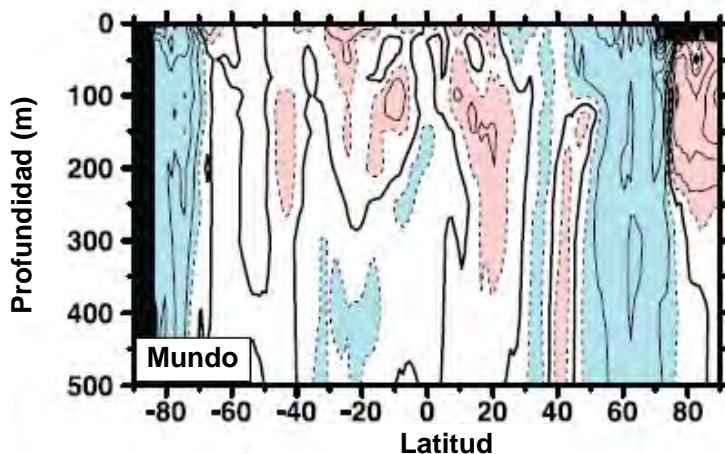
Según las predicciones, para 2100 se registrarán repercusiones negativas importantes en el 25 por ciento de los ecosistemas acuáticos continentales africanos (hipótesis de emisiones SRES B1, De Wit y Stankiewicz, 2006), que se evidenciarán en el deterioro tanto de la calidad del agua como de los bienes y servicios del ecosistema. Como por lo general resulta difícil y costoso controlar los regímenes hidrológicos, la situación de interdependencia entre cuencas de captación a través de las fronteras nacionales deja poco margen para poner en práctica acciones de adaptación.

1.2 Salinidad de los océanos, densidad y estratificación

Las variaciones de salinidad de los océanos son un indicador indirecto pero potencialmente sensible de varios procesos relacionados con el cambio climático, tales como las precipitaciones, la evaporación, la escorrentía fluvial y el derretimiento de los hielos, aunque los datos respecto a estas variaciones son mucho más escasos que para las variaciones de temperatura. La Figura 4 muestra las tendencias de la salinidad promedio por zonas en los 500 m superiores del océano Mundial para períodos de cinco años desde 1955 hasta 1998 (Boyer *et al.*, 2005). En síntesis, durante los últimos 50 años se han observado cambios en el índice de salinidad de los océanos en las girocorrientes y en las cuencas; y ha aumentado, en casi todos los océanos y cuencas, la salinidad de las aguas más cercanas a la superficie en las regiones donde la evaporación es más intensa, mientras que las zonas de altas latitudes han mostrado una tendencia decreciente debido a las más fuertes precipitaciones, a la intensificación de la escorrentía, al derretimiento de los hielos y a la advección. Los indicios generales apuntan a que el océano Mundial se está refrescando (Antonov, Levitus y Boyer, 2002),

FIGURA 4

Tendencias lineales (1955-1998) de la salinidad promedio por zonas (unidades prácticas de salinidad, psu) en los 500 m superiores de los océanos mundiales. El intervalo de contorno es de 0,01 psu por década y los contornos segmentados son de $\pm 0,005$ psu por década. La línea negra gruesa indica el contorno cero. Las zonas sombreadas rosadas indican valores iguales o mayores de 0,005 psu por década, y las zonas sombreadas azules indican valores iguales o menores de $-0,005$ psu por década



Fuente: Boyer *et al.*, 2005.

pero de forma muy diferenciada según las regiones. La salinidad va en aumento en la superficie del océano Noratlántico subtropical (15-42°N), mientras que más al norte se constata una tendencia al refrescamiento. El océano Meridional muestra débiles signos de refrescamiento. El refrescamiento también ocurre en el Pacífico, salvo en los 300 m superiores y en la girocorriente subtropical, donde la salinidad está aumentando. En el océano Índico, la salinidad está por lo general aumentando en las capas superiores (Bindoff *et al.*, 2007). Aunque la escasez de datos no permite a los autores del presente estudio formular conclusiones más definitivas, el evidente refrescamiento del océano Mundial parece deberse a un incremento de la actividad del ciclo hidrológico (Bindoff *et al.*, 2007).

Las predicciones respecto a las pautas de salinidad de un océano más caliente son congruentes con las observaciones. Sarmiento *et al.* (2004) esperaban cambios en la salinidad que resultarían del acrecentamiento del ciclo hidrológico, producto del aumento de la capacidad de contención de humedad del aire que se ha calentado. El efecto combinado de las variaciones de salinidad y temperatura sería una reducción general de densidad en la capa superficial que da origen al aumento esperado de la estratificación vertical y a cambios en la mezcla superficial (Sarmiento *et al.*, 2004). En la mayor parte del océano Pacífico, el recalentamiento superficial y el refrescamiento actúan en la misma dirección y contribuyen a reducir la mezcla, tal como lo indican las observaciones regionales (Freeland *et al.*, 1997; Watanabe *et al.*, 2005). En los océanos Atlántico e Índico, las tendencias de salinidad y temperatura actúan por lo general en sentidos opuestos, pero los cambios en la mezcla no han sido cuantificados adecuadamente.

Las modificaciones en el hielo marino son uno de los principales factores que intervienen en las mencionadas pautas de salinidad de un océano más cálido. De acuerdo con las proyecciones y conforme a todas las hipótesis de emisiones, los hielos marinos se reducirán tanto en el Ártico como en el Antártico durante el siglo XXI, pero siguiendo una amplia gama de respuestas según los modelos utilizados (Meehl *et al.*, 2007). Con arreglo a algunas proyecciones, el hielo marino ártico de postrimerías de verano habrá desaparecido para 2030 (Stroeve *et al.*, 2007).

Históricamente, en el Atlántico septentrional se han registrado fuertes cambios de salinidad asociados con cambios esporádicos en los aportes de agua dulce y con el índice de Oscilación del Atlántico Norte. Las grandes anomalías de salinidad (Dickson *et al.*, 1988) son consecuencia del reforzamiento de la girocorriente subpolar durante las fases positivas de la Oscilación del Atlántico Norte, y en la región subpolar central éstas causan una menor salinización de la capa superficial. Tres de estas anomalías han sido documentadas entre 1968 y 1978, en el decenio de 1980 y en el decenio de 1990 (Houghton y Visbeck, 2002).

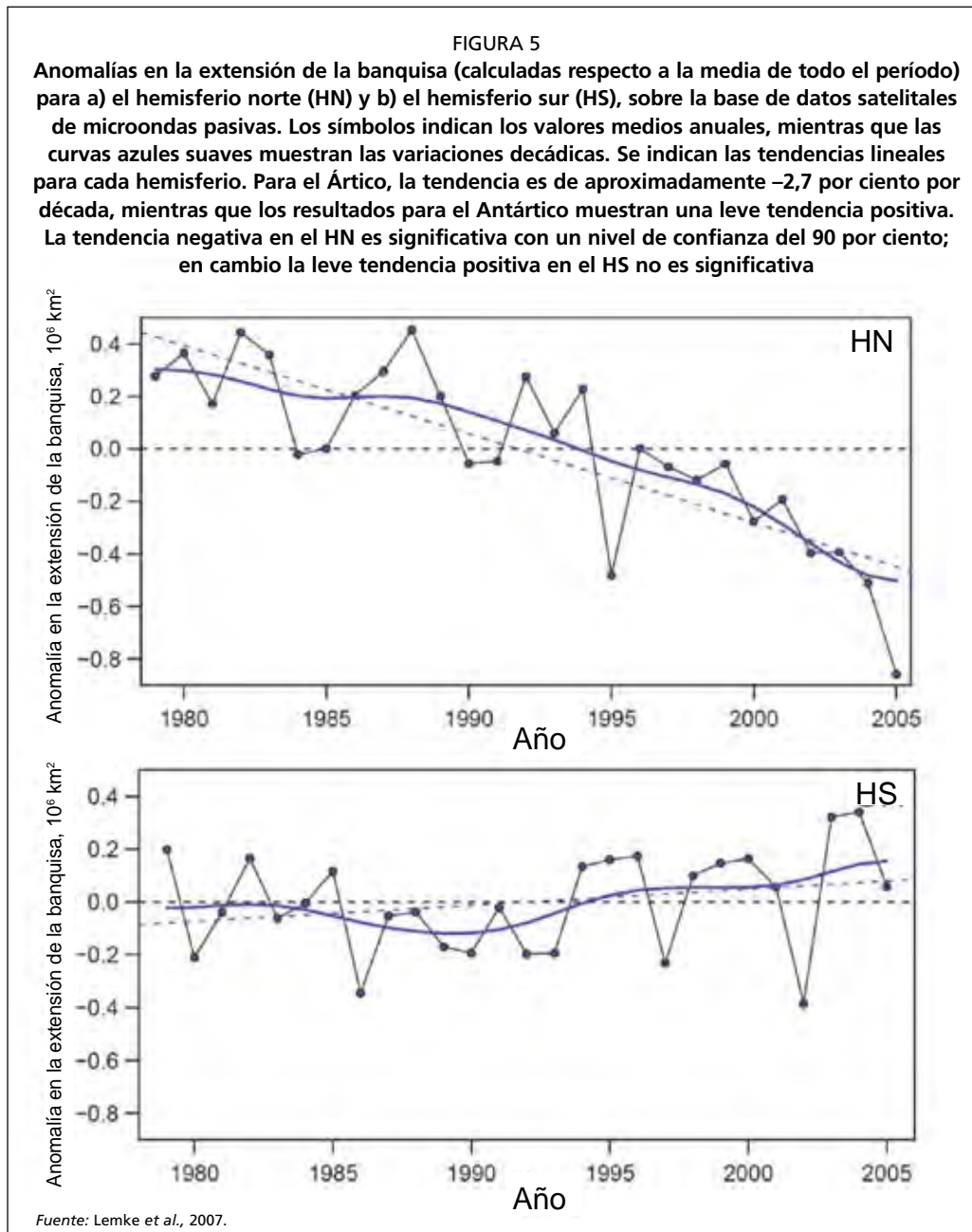
1.3 Circulación oceánica y surgencia costera

Los cambios observados y pronosticados en el contenido de calor y de salinidad de los océanos afectan y seguirán afectando las pautas de circulación. Una descripción exhaustiva de sus repercusiones actuales y potenciales está más allá del alcance de este estudio; para más detalles, se recomienda al lector consultar el correspondiente Cuarto Informe de Evaluación del IPCC (Bindoff *et al.*, 2007). No obstante, se discutirán aquí dos temas específicos vinculados a la circulación: los cambios posibles que se registrarán en la circulación meridional de convección en el Atlántico Norte, ya que sus efectos podrían ser extremos; y las pautas de largo plazo de la surgencia costera, debido a sus consecuencias para la producción biológica en las corrientes limítrofes orientales. Además, es oportuno notar que hay indicios de que en ambos hemisferios los vientos del oeste se han intensificado en las zonas de latitud media desde el decenio de 1960 (Gillett, Allan y Ansell, 2005). Se predice que este fenómeno se reforzará a causa del recalentamiento mundial, con cambios concomitantes en la circulación oceánica.

1.3.1 Circulación Meridional de Convección (CMC)

En virtud de la circulación meridional, los flujos de aguas superiores cálidas son transportados hacia las más distantes latitudes septentrionales. Este tránsito enfría las aguas, que se hunden y retornan hacia el sur en niveles más profundos. Los cambios en el ciclo hidrológico (incluida la dinámica de los hielos, puesto que el agua en congelación libera sal) pueden influir en la intensidad de la circulación meridional. El calor transportado por este flujo circulatorio contribuye considerablemente a la determinación del clima de Europa continental, pudiendo cualquier episodio de desaceleración tener consecuencias importantes en el clima atmosférico (un descenso de hasta 4 °C respecto a los valores presentes si se llegara a producir una detención completa de la corriente, Vellinga y Wood, 2002).

Las observaciones y predicciones derivadas de modelos indican que en el Ártico y en el sub-Ártico el aporte de agua dulce aumentará (en ambos casos debido a la menor disponibilidad de hielo marino resultante de la reducción de las precipitaciones, Schrank, 2007; Figura 5), con un consiguiente posible incremento de la estratificación



con estabilización de la capa de mezcla superficial, una reducción del flujo salino, una reducción de la convección oceánica y una menor formación de masas de aguas profundas (p. ej., Stenevik y Sundby, 2007), fenómenos que podrían conducir, en el Atlántico, a la reducción prolongada de la circulación termohalina y de la ventilación oceánica.

Una disminución de la circulación meridional de cerca del 30 por ciento ya fue observada entre 1957 y 2004 (Bryden, Longworth y Cunningham, 2005). Los modelos de simulación indican que la circulación meridional se hará más lenta durante el siglo XXI (hasta en un 25 por ciento en 2100 según el Informe especial A1B sobre escenarios de emisiones, Meehl *et al.*, 2007). Aunque esta respuesta podría retardarse en algunas décadas debido a una tendencia positiva en la Oscilación del Atlántico Norte, la oscilación no lograría evitarla (Delworth y Dixon, 2000).

En la actualidad, en ningún modelo climático se predice un cese completo de la circulación meridional, pero tal acontecimiento no puede ser descartado si el ritmo del calentamiento sobrepasara un cierto umbral (Stocker y Schmittner, 1997). Schmittner (2005) advierte que un trastorno en la circulación termohalina reduciría las poblaciones zoopláctónicas en más del 50 por ciento respecto a su biomasa original. Kuhlbrodt *et al.* (2005) realizaron un estudio en profundidad de las consecuencias físicas, biológicas y económicas para Europa septentrional de una alteración de la circulación termohalina, concluyendo que un cambio contundente podría determinar una subida del nivel del mar de más de 50 cm. Los autores indican además que habría fuertes repercusiones en toda la red trófica marina en el norte del Atlántico septentrional, que afectarían desde las algas hasta el plancton, camarones y peces.

En un estudio específico, Vikebo *et al.* (2005) investigaron las consecuencias de una reducción del 35 por ciento de la circulación termohalina en los mares noruegos. El estudio puso de manifiesto sobre todo un descenso de la temperatura de la superficie del mar (TSM) de hasta 3 °C en el mar de Barents debido a la menor afluencia de agua del Atlántico al mar de Barents y al aumento del flujo en el oeste de Svalbard. Conforme a la nueva hipótesis, las simulaciones de transporte de larvas y juveniles de bacalao indican un posible desplazamiento del área de distribución de las clases anuales hacia el sur y el oeste desde el mar de Barents hasta las estrechas plataformas de Noruega y Svalbard, y una reducción del crecimiento de los individuos juveniles pelágicos. Más adelante, estos movimientos darían origen a clases anuales más despobladas (probablemente en <10 por ciento respecto a las abundantes clases anuales actuales). Un mayor número de larvas y juveniles se desplazaría por advección hacia las zonas occidentales de Svalbard y eventualmente más lejos aún hacia el océano Ártico, donde (si prevalecieran las condiciones actuales) serían incapaces de sobrevivir.

1.3.2 Surgencia costera

Por la dinámica del bombeo de Ekman, que es gobernada por los vientos, son impulsados en las zonas orientales limítrofes los cuatro grandes sistemas mundiales de surgencia: la corriente de Humboldt, la de Benguela, la de California y la de Canarias; se añade a éstas, suplementándolas, una región en el mar Arábigo frente al norte de África oriental que recibe el forzamiento de los vientos monzónicos.

Las evidencias respecto de las repercusiones del cambio climático en los fenómenos de surgencia son contradictorias y las predicciones difieren unas de otras. Bakun (1990) pronosticó que las diferencias de calentamiento entre océanos y masas continentales conducirían, por la intensificación del estrés de viento sobre la superficie del océano a lo largo de las costas, a una aceleración de la surgencia costera, e indicó que este efecto ya era evidente en las corrientes sobre el margen Ibérico y en las corrientes de California y de Humboldt. Esta hipótesis fue respaldada posteriormente por Snyder *et al.* (2003), quienes observaron una tendencia de 30 años del incremento de los fenómenos de surgencia producidos por el viento frente a California; esta hipótesis fue corroborada

por los resultados de los modelos de agentes de forzamiento climático regionales. Auad, Miller y Di Lorenzo (2006), apoyando las observaciones anteriores, llegaron a la conclusión de que, a lo largo de la costa californiana, el obstáculo representado por el aumento de la estratificación de las masas de agua recalentadas era superado por la surgencia causada por el estrés de viento.

También se han observado correlaciones positivas entre surgencia y temperatura atmosférica en los paleo-registros de la corriente de California (Pisias, Mix y Heusser, 2001). Los registros relativos a las aguas superficiales marinas obtenidos mediante análisis de muestras de sedimentos recogidos frente a la costa de Marruecos indican que un enfriamiento anómalo y sin precedentes ha tenido lugar durante el siglo XX; y que este fenómeno sería congruente con un aumento de la surgencia causado por los cambios climáticos (McGregor *et al.*, 2007).

También se ha constatado un incremento en la surgencia en el mar Arábigo durante el siglo XX, que se ha atribuido a un incremento térmico de la masa continental eurasiática debido al recalentamiento mundial (Goes *et al.*, 2005). Se llegó a esta conclusión relacionando los paleo-registros con la disminución de la cubierta de nieves invernales y vernaes en Eurasia y la intensificación del monzón sudoccidental (de verano), y por lo tanto con la potenciación de la surgencia costera (Anderson, Overpeck y Gupta, 2002). Esto indica que, a consecuencia de las concentraciones de gases de efecto invernadero podría tener lugar, durante el siglo próximo, una intensificación de los monzones sudoccidentales y de los fenómenos de surgencia.

En contraste con las observaciones anteriores, Vecchi *et al.* (2006) hacen notar que dado que el calentamiento será más intenso en los polos que en los trópicos, el frente de los alisios, que también favorece los vientos que estimulan los fenómenos de surgencia, debería debilitarse. Las simulaciones realizadas por Hsieh y Boer (1992) indican que no todos los continentes de media latitud responden a la hipótesis de Bakun (1990), según la cual en éstos se producirían bajas presiones anómalas en verano y vientos costeros más fuertes que favorecen la surgencia. En el océano abierto, las bandas de surgencia zonal ecuatoriales y subpolares y las bandas de aguas descendientes se debilitarían conforme la intensidad de los vientos se aplaca, porque en condiciones de recalentamiento mundial el gradiente térmico ecuador-polo disminuye en la baja troposfera. Cuando la surgencia en el océano abierto es más débil y la surgencia costera no registra aumentos, el efecto general del recalentamiento sería una menor productividad biológica en todo el mundo. De hecho, las investigaciones más recientes coinciden en que el recalentamiento mundial reforzaría la estratificación térmica y causaría una profundización de la termoclina, y que ambas producirían una reducción de la surgencia y del suministro de nutrientes en las regiones oceánicas soleadas, disminuyendo la productividad (Cox *et al.*, 2000; Loukos *et al.*, 2003; Lehodey, Chai y Hampton, 2003; Roemmich y McGowan, 1995; Bopp *et al.*, 2005).

Fundándose en los modelos de circulación global (MCG), Sarmiento *et al.* (2004) concluyen que no existe, a escala mundial, una pauta clara acerca de la respuesta de la surgencia al recalentamiento, excepto en la zona comprendida entre los dos grados desde el ecuador, donde todos los modelos de circulación general atmósfera-océano, salvo uno, muestran una reducción (Sarmiento *et al.* 2004). En términos generales, los fenómenos de surgencia ecuatorial y costera que tienen lugar hasta los 15° desde el ecuador registran un descenso del 6 por ciento. Sin embargo, cabe advertir que los modelos climáticos actuales no permiten aún resolver los problemas relacionados con la surgencia costera (Mote y Mantua, 2002); y conviene por lo tanto considerar con precaución los resultados de las simulaciones de los MCG en gran escala. Las consecuencias de un incremento o decremento de la surgencia costera provocada por el cambio climático pueden ser drásticas y no limitarse a la producción biológica. Bakun y Weeks (2004) han planteado que si la surgencia se intensificara durante las próximas décadas, ello podría determinar alteraciones no deseadas, dominadas por

un crecimiento incontrolado del fitoplancton resultante de la rápida exportación del zooplancton herbívoro, la deposición de biomasa en el fondo marino y la erupción de gases de efectos invernadero nocivos.

En general, la respuesta de la surgencia costera al recalentamiento del clima adoptará seguramente aspectos más complejos y no se limitará a simples incrementos o decrementos. Concentrándose en la corriente de California, Diffenbaugh, Snyder y Sloan (2004) mostraron que la retroalimentación entre la superficie terrestre y la atmósfera, inducida por un forzamiento radiactivo de CO₂, acentuaba los contrastes térmicos entre las tierras y el mar, y que éstos se traducían en cambios en la surgencia estacional total y en fluctuaciones estacionales de los fenómenos de surgencia. Concretamente, la retroalimentación entre la superficie terrestre y la atmósfera origina, cerca de la costa en la extremidad septentrional de la corriente de California, un aumento de la surgencia pico y de la surgencia de finales de estación, y un decremento más acentuado de ambas en las cercanías costeras de la extremidad meridional.

Barth *et al.* (2007) han puesto de manifiesto cómo, delante de las costas de California septentrional, un retraso de un mes en la aparición de los vientos de estrés favorables durante la fase de transición a la surgencia en la primavera de 2005 se tradujo en numerosas anomalías: la temperatura de las aguas cercanas a la costa fue en promedio 2 °C más alta que lo normal; la clorofila *a* y los nutrientes en la zona de rompimiento de las olas disminuyeron en un 50 y un 30 por ciento, respectivamente, en relación con el nivel normal; y la densidad de reclutamiento de mejillones y percebes fue, respectivamente, un 83 y un 66 por ciento menor. El retraso se asoció con el ciclo de vientos oscilatorio de 20 a 40 días y con una concomitante desviación hacia el sur de las corrientes en chorro; ello dio origen a la más pequeña acumulación de tensiones eólicas favorables a la surgencia registrada en 20 años. Los autores concluyeron que el retraso de la surgencia a principios de estación y el reforzamiento de la surgencia a finales de estación son fenómenos coherentes con predicciones que indican que el recalentamiento mundial influye en las regiones donde ocurren las surgencias costeras. Dada la importancia fundamental de estos fenómenos en los sistemas marinos costeros, es preciso dar alta prioridad a las investigaciones sobre las relaciones entre el clima y la surgencia.

1.4 Aumento del nivel del mar

El nivel promedio mundial del mar ha aumentado a un ritmo medio de 1,8 mm al año desde 1961 (Douglas, 2001; Miller y Douglas, 2004; Church *et al.*, 2004) amenazando muchas regiones de baja altitud. Desde 1993, el ritmo de alzamiento se acelerado alcanzando alrededor de 3,1 mm por año causado por la disminución de los glaciares de montaña y de la cubierta de nieve en ambos hemisferios y de los casquetes glaciares en Groenlandia y la Antártica (Bindoff *et al.*, 2007; Figura 5). En Groenlandia, el efecto de pérdida de hielo por derretimiento se ha agravado y ha excedido el índice de acumulación por caída de nieve. Sin embargo, la extensión de las superficies el hielo marino en la Antártica no muestra tendencias promedio estadísticamente significativas y es coherente con la ausencia de calentamiento que reflejan las temperaturas atmosféricas (Lemke *et al.*, 2007; Figura 5).

Hay indicios de una mayor variabilidad en el nivel del mar durante las últimas décadas, y esta señal puede concordar con una tendencia al aumento de la frecuencia, persistencia e intensidad de los fenómenos de El Niño (Folland *et al.*, 2001). Los modelos mundiales de proyección de la subida del nivel promedio del mar a finales del siglo XXI (2090-2099) en relación con el período 1980 a 1999 arrojan valores que oscilan entre 0,18 m (valor mínimo con arreglo al escenario B1, que describe un mundo convergente con los principios globales de sostenibilidad) y 0,59 m (valor máximo con arreglo al escenario A1FI, en el que se produce un muy rápido crecimiento económico mundial con un alto coeficiente de consumo de combustibles fósiles, Meehl *et al.*,

2007), aunque según algunos cálculos empíricos se llega a proyecciones de hasta 1,4 m (Rahmstorf, 2007).

Los modelos del IPCC usados hasta ahora no incluyen los factores de incertidumbre en el ciclo de retro-alimentación clima-carbono ni la totalidad de los efectos resultantes del cambio en los flujos provenientes de los casquetes debido a que en la literatura faltan estudios de base. En particular, se prevé que en Groenlandia el casquete polar seguirá contrayéndose y que esto contribuirá a la subida del nivel del mar después de 2100.

Las estimaciones revisadas del contenido térmico de las masas de agua superiores del océano (Domingues *et al.*, 2008) suponen que la gran expansión térmica del océano contribuirá a ocasionar un ascenso del nivel del mar que oscilará entre 0,5 y 0,8 mm por año a profundidades por debajo de los 700 m. Desde que el IPCC comenzó a hacer proyecciones en 1990, el nivel del mar ha aumentado de hecho, con valores en las cercanías del límite superior mencionado en el tercer informe de evaluación (y que equivale al límite superior del cuarto informe), el cual incluye un margen adicional estimado de 20 cm que refleja los aportes potenciales de las aguas provenientes de los casquetes polares. Es importante hacer notar que los cambios en el nivel del mar no son geográficamente uniformes porque dependen de los procesos regionales de circulación oceánica.

Todos los ecosistemas costeros son vulnerables a la subida del nivel del mar y a efectos antropogénicos más directos, en especial los arrecifes de coral y los humedales (incluidas las marismas y manglares). Estudios ecológicos de largo plazo sobre las comunidades costeras rocosas revelan ajustes que coinciden aparentemente con las tendencias climáticas (Hawkins, Southward y Genner, 2003). Según las proyecciones, en todo el mundo se registrarán pérdidas en humedales costeros del 33 por ciento si la subida del nivel del mar alcanzara 36 cm entre 2000 y 2080. Las mayores pérdidas se observarán probablemente en las costas del Atlántico y del Golfo de México de las Américas, el Mediterráneo, el Báltico y las pequeñas regiones insulares (Nicholls *et al.*, 2007).

Durante los próximos 100 años, debido a la subida del nivel del mar en América del Norte pueden reducirse entre el 20 al 70 por ciento los hábitats inter-mareales de bahías ecológicamente importantes en aquellos lugares donde la topografía empinada y las estructuras construidas por el hombre (p. ej., muelles, malecones) impiden la migración hacia el interior de marismas y playas arenosas (Galbraith *et al.*, 2002).

Los principales factores de vulnerabilidad humana frente al cambio climático y la subida del nivel del mar se manifiestan cuando las condiciones de estrés que suelen imperar en las zonas costeras bajas coinciden con una situación de poca capacidad de adaptación del hombre y/o con condiciones de gran exposición. A este perfil de exposición corresponden, por ejemplo, los deltas, especialmente los megadeltas asiáticos (tales como el Ganges-Brahmaputra en Bangladesh y Bengala occidental), las zonas costeras urbanas bajas, especialmente las que son propensas a hundimientos naturales u ocasionados por el hombre y a desprendimientos de tierra causados por tempestades tropicales (p. ej., Nueva Orleans, Shanghái), y las pequeñas islas, sobre todo los atolones bajos (p. ej., las Maldivas) (Nicholls *et al.*, 2007).

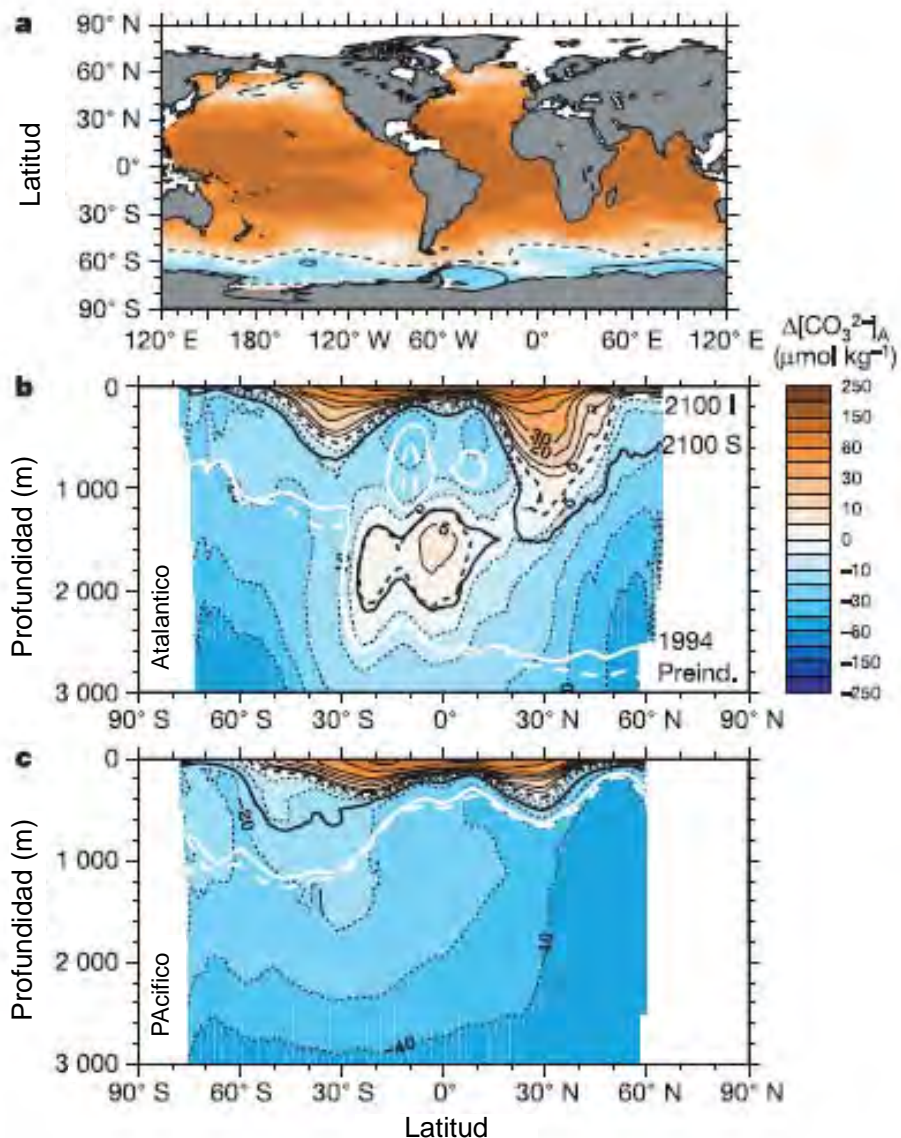
1.5 Acidificación y otras propiedades químicas

Aproximadamente el 50 por ciento del CO₂ que entre 1800 y 1994 ha sido liberado por efecto de las actividades humanas ha quedado almacenado en los océanos (Sabine *et al.*, 2004), y cerca del 30 por ciento de las emisiones modernas de CO₂ son absorbidas por océanos en la actualidad (Feely *et al.*, 2004). La absorción continua de CO₂ ha reducido el pH del agua marina superficial en 0,1 unidades en los últimos 200 años. Dependiendo de la hipótesis de emisiones de CO₂ adoptada, los modelos indican que durante los próximos 100 años el pH seguirá reduciéndose en la capa superficial en 0,3 a 0,5 unidades (Caldeira y Wickett, 2005). Las repercusiones de estos cambios serán más pronunciadas en algunas regiones y para algunos ecosistemas, y especialmente

agudas para los organismos conchíferos, los arrecifes de coral tropicales y los corales de aguas frías en el océano Meridional (Orr *et al.*, 2005, Figura 6). Los modelos recientes elaborados por Feely *et al.* (2008) indican que para finales de siglo en algunas regiones del Pacífico septentrional sub-Ártico, la totalidad de la columna de agua estará subsaturada con respecto a la aragonita. Las aguas tropicales y subtropicales más cálidas registrarán probablemente una supersaturación que superará la gama de concentraciones proyectada de CO_2 atmosférico del IPCC (Feely *et al.* 2008).

FIGURA 6

Estado de saturación de aragonita en el océano Mundial en el año 2100 con arreglo a $\Delta[\text{CO}_3^{2-}]_A$, $\Delta[\text{CO}_3^{2-}]_A$ es el $[\text{CO}_3^{2-}]$ *in situ* menos el $[\text{CO}_3^{2-}]$ del agua de mar equilibrado en función de la aragonita a los mismos índices de salinidad, temperatura y presión. Se muestran modelos de concentraciones medianas correspondientes al año 2100 según el escenario IS92a: a, mapa de la superficie; b, Atlántico; y c, promedio zonal en el Pacífico. Las líneas gruesas indican el horizonte de saturación de aragonita en 1765 (Preind.; línea blanca segmentada), 1994 (línea blanca continua) y 2100 (línea negra continua para S650; línea negra segmentada para IS92a). Un valor positivo de $\Delta[\text{CO}_3^{2-}]_A$ indica un estado de supersaturación; un valor negativo indica un estado de subsaturación

Fuente: Orr *et al.*, 2005.

En comparación con los cambios físicos, las repercusiones que sufrirán otros organismos marinos y ecosistemas son mucho menos ciertas, porque los mecanismos que determinan su susceptibilidad a una exposición moderada y prolongada al CO₂ no son suficientemente conocidos. Se espera que debido a la reducción del pH la profundidad de la zona por debajo de la cual se disuelve el carbonato de calcio varíe, y que en consecuencia aumente el volumen de las aguas oceánicas subsaturadas con respecto a la aragonita y la calcita, sustancias que intervienen en la formación de la concha de los organismos marinos (Kleypas *et al.*, 1999; Feely *et al.*, 2004). Los cambios en el pH pueden no solo repercutir en la calcificación sino también afectar de otras formas a las especies marinas. Havenhand *et al.* (2008) informan que el proceso de acidificación oceánica, que se pronostica para un futuro cercano, reducirá la motilidad espermática y comprometerá la fertilización del erizo de mar *Helicidaris erythrogramma*; los autores indican que otras especies marinas de desove masivo pueden padecer riesgos análogos. Los calamares oceánicos se encuentran en situación de particular riesgo por la reducción del pH debido a las repercusiones de la acidificación en los procesos de transporte de oxígeno y en el funcionamiento del aparato respiratorio (Portner, Langenbuch y Michaelidis, 2005). Sin embargo, el grado de adaptabilidad de las especies y el ritmo de cambio del pH del agua de mar respecto a su índice de variabilidad natural son factores que no se conocen. Se espera que la subsaturación de aragonita afecte a corales y pterópodos (Hughes *et al.*, 2003; Orr *et al.*, 2005) y asimismo a otros organismos tales como los coccolitóforos (Riebesell *et al.*, 2000; Zondervan *et al.*, 2001). En contraste con las pruebas experimentales, en las cuales no hay posibilidades de adaptación, Pelejero *et al.* (2005) observaron que los corales masivos Porites de ~300 años de edad del Pacífico sudoccidental habían conseguido adaptarse a las grandes variaciones cíclicas de ~50 años del pH, y que covariaban con la oscilación decádica del Pacífico. Esto sugeriría que en los ecosistemas de arrecifes de coral la adaptación a los cambios de largo plazo del pH podría ser posible. Las investigaciones sobre las repercusiones de las grandes concentraciones de CO₂ en los océanos aún están en su infancia y deben ser desarrolladas rápidamente.

Otras propiedades químicas sujetas a sufrir cambios por las tendencias climáticas alteradas se refieren al oxígeno y a los nutrientes inorgánicos. La concentración de oxígeno de la termoclina ventilada (alrededor de 100-1 000 m) ha registrado disminuciones progresivas en la mayor parte de las cuencas oceánicas desde 1970 (Emerson *et al.*, 2004) en una gama comprendida entre 0,1 y 6 $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{año}^{-1}$, valores que se superponen a variaciones decádicas de $\pm 2 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{año}^{-1}$ (Ono *et al.*, 2001; Andreev y Watanabe, 2002). La disminución de O₂ observada se debería fundamentalmente a un reducido ritmo de renovación de las aguas intermedias (Bindoff *et al.*, 2007), y en menor grado a las variaciones en la demanda de O₂ de la materia orgánica que se deposita en las partes bajas del océano.

Tal como se ha mencionado anteriormente, el recalentamiento mundial reforzará probablemente la estratificación térmica causando la profundización de la termoclina y, consiguientemente, el suministro de nutrientes en las aguas superficiales disminuirá. Muy pocos estudios han informado de cambios en las concentraciones de nutrientes inorgánicos. En el Pacífico septentrional la concentración de nitrato más nitrito (N) y fosfato se ha reducido en la superficie (Freeland *et al.*, 1997; Watanabe *et al.*, 2005), pero durante las dos décadas pasadas ha aumentado debajo de la superficie (Emerson *et al.*, 2004). No existen pautas claras de las variaciones de nutrientes en el océano profundo (Bindoff *et al.*, 2007).

1.6 Intercambios atmósfera-océano y tierras-océano

En el período 2000-2005, la absorción de CO₂ por los océanos equivalió a $2,2 \pm 0,2$ [GtCy⁻¹]² (de una cantidad de emisiones de CO₂ fósil de 7,2 GtCy⁻¹). Estos valores a lo menos duplican los de la absorción biosférica terrestre (Denman *et al.*, 2007). Se

ha postulado que si el nivel de CO₂ de la atmósfera aumentase, la capa de ozono se empobrecería (Austin, Butchart y Shine, 1992) y que ello conduciría potencialmente a una intensificación de la radiación ultravioleta sobre la superficie terrestre, con posibles efectos indirectos en los fenómenos oceánicos (véase la Sección 2.7).

El cambio de uso de la tierra –y en particular la deforestación y las modificaciones hidrológicas– ha conllevado repercusiones aguas abajo, sobre todo erosionando las zonas de captación. La carga sólida en suspensión en el Huang He (río Amarillo), por ejemplo, ha aumentado entre dos y diez veces a lo largo de los últimos 2 000 años (Jiongxin, 2003). Por el contrario, las represas y la canalización han producido una fuerte reducción del suministro de sedimentos de otros ríos a las costas, ya que los sedimentos son retenidos por las presas (Syvitski *et al.*, 2005). Los cambios en los flujos de agua dulce afectarán a los humedales costeros alterando la salinidad, los aportes sedimentarios y la carga de nutrientes (Schallenberg, Friedrich y Burns, 2001; Floder y Burns, 2004). Un régimen de afluencia de agua dulce con distintas propiedades hacia el océano conducirá a modificaciones en la turbidez, salinidad, estratificación y disponibilidad de nutrientes. Todos estos cambios afectarán a los ecosistemas estuarinos y costeros (Justic, Rabalais y Turner, 2005) pero de manera variable según la localidad. Por ejemplo, el incremento del caudal del Misisipi haría aumentar la frecuencia de los episodios de hipoxia en el Golfo de México, mientras que un incremento de la descarga fluvial en la bahía de Hudson tendría efectos opuestos (Justic, Rabalais y Turner, 2005). Halls y Welcomme (2004) realizaron estudios de simulación para elaborar criterios de gestión de regímenes hidrológicos relacionados con los peces y pesquerías en los grandes sistemas fluviales de llanos inundables. Los autores llegaron a la conclusión de que, en general, la producción de peces era máxima cuando el índice de descenso de aguas era mínimo y cuando la duración de las inundaciones y las superficies o volúmenes de tierras inundadas durante la estación seca eran máximos.

Poca atención se ha prestado a la compensación de ventajas y desventajas entre uso de la tierra y producción de captura continental, por ejemplo entre producción arroceras y producción pesquera continental durante la estación seca en los llanos inundables de Bangladesh. Shankar, Halls y Barr (2004) observaron que los llanos inundables y los recursos hídricos en Bangladesh están siendo sometidos a una presión creciente durante los meses de invierno, que es la época crítica que determina la supervivencia y propagación de los peces residentes. En los sistemas de llanos fluviales inundables, en particular en el mundo en desarrollo, es necesario tomar en consideración los compromisos entre producción pesquera y producción arroceras en el contexto del cambio climático y sus efectos en los sistemas hidrológicos (Shankar, Halls y Barr, 2004).

Los manglares son arbustos adaptados a las zonas costeras anegadas y con suelos a menudo anóxicos, pero su tolerancia al estrés por salinidad varía según las especies. El influjo de agua dulce no solo reduce la salinidad de las aguas costeras sino que también aumenta la estratificación de la columna de agua, y así limita el reabastecimiento de nutrientes desde abajo. Las inundaciones se asocian con un aumento de la productividad porque los nutrientes son arrastrados hacia el mar (McKinnon *et al.*, 2008). Aunque las diatomeas parecen ser afectadas por el aumento de las descargas fluviales, se ha observado que los dinoflagelados se ven favorecidos por el aumento de la estratificación y la disponibilidad de sustancias húmicas producidas por el aporte de agua dulce (Carlsson *et al.*, 1995; Edwards *et al.*, 2006). Sin tener en cuenta cuál pueda ser la dirección del cambio, las modificaciones de la escorrentía pluvial y las variaciones acompañantes de salinidad y suministro de recursos deberían por consiguiente afectar la composición y eventualmente también la productividad de las comunidades fitoplanctónicas en aguas costeras.

² [GtCy⁻¹] Gigatoneladas de Carbono por año (1 GtCy⁻¹ = 1.000.000.000 toneladas).

1.7 Patrones de variabilidad climática de baja frecuencia

Los patrones de circulación atmosférica resultan principalmente de los contrastes térmicos entre los polos y el ecuador—que son modulados por los efectos de la variación estacional—, y de los diferentes ritmos de absorción y liberación de calor de las tierras y el agua. Se obtiene así un mosaico de regiones más cálidas y más frescas caracterizadas por diversos patrones de circulación atmosférica de diferente persistencia. Hasta qué punto los patrones preferidos de variabilidad pueden ser considerados los verdaderos modos de comportamiento del sistema climático es discutible, no obstante estos patrones sirven para explicar la variabilidad física y biológica del océano, en particular a escala decádica (véase p. ej., Lehodey *et al.*, 2006). Puesto que algunos patrones climáticos naturales se caracterizan por períodos muy largos, es difícil discernir si la variabilidad oceánica decádica es natural o si corresponde a una señal de cambio climático; estos factores deben por lo tanto ser tratados de forma separada de los patrones de calentamiento gradual, lineal y a largo plazo que se esperan de las emisiones de gases de efecto invernadero. Además, puede haber repercusiones debidas a la gradualidad de los efectos del cambio climático en la intensidad, duración y frecuencia de estos patrones climáticos y en sus teleconexiones.

Overland *et al.* (2008) concluyeron que en su mayor parte la variabilidad climática en los océanos Atlántico y Pacífico se explica por una combinación de acontecimientos intermitentes de uno o dos años de duración (p. ej., el fenómeno de oscilación meridional El Niño) y un «ruido rojo» de banda ancha (las señales grandes solo son visibles cuando un cierto número de fenómenos adicionales, por lo demás aleatorios, se suman unos a otros en igualdad de fase) más factores de variabilidad intrínseca que ocurren a escala decádica o a una escala aún mayor. La predictibilidad del fenómeno de El Niño ha sido posible hasta cierto punto. Aunque el almacenamiento térmico y el desfase de los océanos ofrecen una memoria climática de varios años, no se ha conseguido entender todavía los mecanismos fundamentales que gobiernan la gran variabilidad decádica. En los acontecimientos decádicos se registrarán cambios bruscos y fuertes desviaciones respecto a la media climática, pero no es posible aún predecir cuándo ocurrirán (Overland *et al.*, 2008).

En esta sección se describen los principales patrones de variabilidad climática que tienen que ver con la producción pesquera y sus repercusiones observadas en los procesos biológicos. Las repercusiones ecosistémicas, que a menudo equivalen a cambios de régimen, se discuten más detalladamente en la Sección 2.9 (Cambios de régimen).

El factor determinante más evidente de la variabilidad interanual es el fenómeno de oscilación meridional El Niño. Los climatólogos han definido arbitrariamente qué es y qué no es un fenómeno El Niño (Trenberth, 1997), y en la actualidad, sus fases cálidas son llamadas «El Niño» y sus fases frías «La Niña». Se trata de un fenómeno irregular de oscilación meridional de tres a siete años de duración que implica una condición climática cálida y una fría que evolucionan por la interacción dinámica entre la atmósfera y el océano. Aunque los efectos de la oscilación meridional se advierten en todo el mundo (Glynn 1988; Bakun 1996), el fenómeno es más patente en el Pacífico ecuatorial, con una intensidad sumamente variable entre un episodio y otro. Los acontecimientos de El Niño se asocian con un gran número de patrones atmosféricos y oceánicos que incluyen anomalías en la pluviosidad en las regiones tropicales, en Australia, en África austral y la India y en partes de las Américas, vientos de levante a través de todo el Pacífico tropical, patrones de la presión atmosférica por todos los trópicos y las temperaturas de la superficie del mar (Nicholls 1991; Reaser, Pomerance y Thomas, 2000; Kirov y Georgieva, 2002). Acompañan estas anomalías cambios ecológicos enormes y de alcance mundial que se traducen en influencias en el plancton (MacLean 1989), en los macrófitos (Murray y Horn 1989), en los crustáceos (Childers, Day y Muller, 1990), en los peces (Mysak, 1986; Sharp y McLain, 1993), en los mamíferos marinos (Testa *et al.*, 1991; Vergani, Stanganelli y Bilenca, 2004), las aves

marinas (Anderson, 1989; Cruz y Cruz, 1990; Testa *et al.*, 1991) y los reptiles marinos (Molles y Dahm, 1990).

Tres son las principales repercusiones del fenómeno de El Niño en la surgencia costera: el incremento de la temperatura en zonas costeras; la disminución de la producción planctónica por profundización de la termoclina (que inhibe el afloramiento de los nutrientes), y modificaciones en las relaciones trofodinámicas (Lehodey *et al.*, 2006). En las zonas no sujetas a surgencia, El Niño induce modificaciones en la estructura vertical de la columna de agua, y de consecuencia los hábitats disponibles aumentan o disminuyen (Lehodey, 2004).

La fase de aguas templadas de la oscilación meridional se asocia con importantes alteraciones en la abundancia planctónica y con modificaciones afines de las redes tróficas (Hays, Richardson y Robinson, 2005), y asimismo con cambios en el comportamiento (Lusseau *et al.*, 2004), en la proporción de sexos (Vergani *et al.*, 2004) y en la alimentación y dieta (Piatkowski, Vergani y Stanganelli, 2002) de los mamíferos marinos. El fuerte fenómeno de El Niño de 1997 ocasionó el descoloramiento de los corales en todos los océanos (hasta en el 95 por ciento de los corales del océano Índico) y terminó destruyendo el 16 por ciento de los corales mundiales (Hoegh-Guldberg, 1999, 2005; Wilkinson, 2000).

Las pruebas recogidas acerca de variaciones genéticas relacionadas con los umbrales térmicos en algas simbiotas obligadas parecen indicar que éstas podrían manifestar una respuesta evolutiva al aumento de la temperatura del agua (Baker, 2001; Rowan, 2004). Sin embargo, otros estudios señalan que muchos arrecifes ya han alcanzado su límite de tolerancia térmica (Hoegh-Guldberg, 1999).

Según algunos estudios, el recalentamiento mundial daría origen a fenómenos de El Niño más intensos y frecuentes (p. ej., Timmerman *et al.*, 1999; Hansen *et al.*, 2006); otros autores aseveran que los indicios aún no son concluyentes (Cane, 2005) porque la oscilación meridional no se ha conseguido simular adecuadamente en los modelos climáticos para que los cambios proyectados resulten plenamente fiables (Overland *et al.*, 2008). Los episodios de El Niño se relacionan con cambios climáticos que ocurren fuera del océano Pacífico mediante asociaciones atmosféricas remotas o teleconexiones (Mann y Lazier, 1996). Esto significa que las modificaciones en la posición e intensidad de los fenómenos de convección atmosférica en una zona producirán reajustes en las células de presión en zonas adyacentes, pudiendo conducir, a escala mundial, a alteraciones en los patrones de los vientos y corrientes oceánicas. Los cambios por teleconexión podrían producirse al relacionarse éstos con la nutación de la Tierra (cíclica variación de la inclinación del propio eje terrestre, Yndestad, 1999) o por alteraciones de la velocidad de rotación terrestre (Beamish, McFarlane y King, 2000).

Las teleconexiones más destacadas que se registran en el hemisferio norte son la oscilación del Atlántico Norte (NAO) y el patrón Pacífico-Norte Americano (PNA por sus siglas en Inglés) (Barnston y Livezey, 1987). La amplitud de ambos patrones de oscilación es máxima durante los meses de invierno. La oscilación del Atlántico norte es un índice que refleja las diferencias de presión norte-sur entre las temperaturas y las altas latitudes en el sector Atlántico (Hurrell *et al.*, 2003). Por lo tanto, las oscilaciones del índice de valores positivos a negativos (o a la inversa) corresponden a grandes cambios en la velocidad media y dirección del viento sobre el Atlántico, al transporte de calor y humedad entre el Atlántico y los continentes vecinos, y a la intensidad y número de tempestades atlánticas, sus trayectorias y condiciones climatológicas. Parece que la existencia de la oscilación del Atlántico norte no se debe esencialmente a las interacciones conjugadas entre el océano, la atmósfera y las tierras, sino que es producto de procesos intra-atmosféricos en los cuales diferentes escalas de movimientos se interrelacionan y ocasionan variaciones aleatorias altamente impredecibles comprendidas en una escala cronológica fundamental de diez o más días (Overland *et al.*, 2008).

Los cambios en el índice de oscilación del Atlántico norte han coincidido con alteraciones sufridas por las comunidades biológicas, las cuales se evidencian en diversos niveles tróficos, por ejemplo en la estructura de las comunidades zooplanctónicas (Planque y Fromentin, 1996), en la cronología de los picos de abundancia de calamares (Sims *et al.*, 2001), en el reclutamiento y biomasa de los gádidos (Hislop, 1996; Beaugrand *et al.*, 2003) y en las poblaciones de arenques (*Clupea harengus*, Clupeidae) y sardinas (Southward *et al.*, 1988), y ocasionalmente en forma de cambios de régimen (véase la Sección 2.9).

Las observaciones y predicciones realizadas a partir modelos de circulación general (MCG) parecen indicar que durante las últimas décadas el índice de oscilación del Atlántico norte ha sido elevado (positivo) (Cohen y Barlow, 2005) y que, pese a sus fluctuaciones, lo seguirá siendo durante el siglo XXI a causa de los efectos del cambio del clima (Palmer, 1999; Gillet, Graf y Osborn, 2003; Taylor, 2005). Hay también indicios de que la tendencia ascendente del índice durante la segunda mitad del siglo XX se debió en parte al forzamiento de la temperatura marina superficial y/o al enfriamiento registrado en altas latitudes y a una mayor evaporación en las latitudes subtropicales. No sería poco razonable admitir que parte del cambio climático observado en el Atlántico norte –forzado por el lento calentamiento de la superficie de los mares tropicales– representa un signo de alteración antropogénica que ha emergido solo ahora (Overland *et al.*, 2008). Más aún, como tanto la oscilación del Atlántico norte como la oscilación meridional El Niño son factores clave determinantes del clima regional, resulta difícil diferenciar cuáles son los cambios naturales y cuáles los inducidos por el hombre.

La teleconexión del patrón Pacífico-Norte Americano se establece con cuatro centros de presión alta y baja que están en una ruta aproximadamente circular que del Pacífico central pasa a través del golfo de Alaska y el oeste de Canadá y llega al sudeste de los Estados Unidos de América. Encima del océano Pacífico Norte, en las cercanías de las Aleutianas, las presiones atmosféricas están fuera de fase con respecto a las presiones del sur, y forman un vaivén que pivota a lo largo de la posición mediana de la corriente en chorro del Pacífico subtropical, que corresponde al centro de los principales vientos atmosféricos del poniente (provenientes del oeste). Sobre América del Norte, las variaciones que se registran en Canadá y el sudoeste de los Estados Unidos de América presentan una correlación negativa con las del sudeste de este último país, pero tienen una correlación positiva con el centro del Pacífico subtropical. En la superficie, la huella del patrón Pacífico-Norte Americano se limita principalmente al Pacífico. Al igual que la oscilación del Atlántico Norte, el PNA es un modo de variabilidad atmosférica interno, y está estrechamente relacionado con un índice de variabilidad de la temperatura marina superficial del Pacífico septentrional llamado oscilación decádica del Pacífico. La oscilación del Atlántico Norte y el patrón Pacífico-Norteamericano explican cerca del 35 por ciento de la variabilidad climática que ha tenido lugar en el siglo XX (Quadrelli y Wallace, 2004).

Los cambios en las patrones de variabilidad climática del Pacífico septentrional se suelen denominar cambios de régimen (véase la Sección 2.9). El índice generalmente usado para señalar los cambios está basado en la oscilación decádica del Pacífico, que se define como la primera función ortogonal empírica de la temperatura de la superficie del mar en el Pacífico septentrional (Mantua *et al.*, 1997). El cambio de régimen de 1977 determinó modificaciones en el estrés de viento sobre la superficie del mar (Trenberth, 1991), ocasionó el enfriamiento del Pacífico central, el calentamiento a lo largo de la costa occidental de América del Norte y la reducción de la banquisa en el mar de Bering (Miller *et al.*, 1994; Manak y Misak, 1987). Hay indicios de otros cambios ocurridos en 1925, 1947 (Mantua *et al.*, 1997) y 1989 (Beamish *et al.*, 1999) y posiblemente también en 1998 (McFarlane, King y Beamish, 2000). En torno a la época del cambio de régimen de 1977, la clorofila *a* total casi se duplicó en el Pacífico

septentrional central debido a la profundización de la capa de mezcla (Venrick, 1994), mientras que en el Golfo de Alaska dicha capa fue menos profunda (pero también más productiva, Polovina, Mitchum y Evans, 1995). Estos cambios originaron una drástica disminución de la biomasa zooplanctónica delante de las costas de California causada por el aumento de la estratificación y la reducción del agua de surgencia, que es rica en nutrientes (Roemmich y McGowan, 1995). Sin embargo, las respuestas del zooplancton no fueron en absoluto lineales y se atribuyeron mayormente a la presencia de sálpidos y doliólidos (Rebstock, 2001).

Hay pruebas de que estos patrones climáticos pueden determinar respuestas regionales al forzamiento de amplitud mayor de lo que se podría esperar en otras circunstancias. Por lo tanto es importante probar la capacidad de los modelos climáticos de simular tales respuestas, y ponderar hasta qué punto los cambios observados que se relacionan con estas patrones se refieren a factores de variabilidad climática internos o a cambios climáticos de naturaleza antropogénica. En general, la respuesta primaria de los modelos del IPCC a los patrones climáticos evidencia una tendencia espacial de calentamiento bastante homogénea por todas las cuencas oceánicas, combinada con una variabilidad decádica continua similar a la observada durante el siglo XX, a la oscilación del Atlántico norte, a la pauta pacífico-norteamericana, etc. (Overland y Wang, 2007).

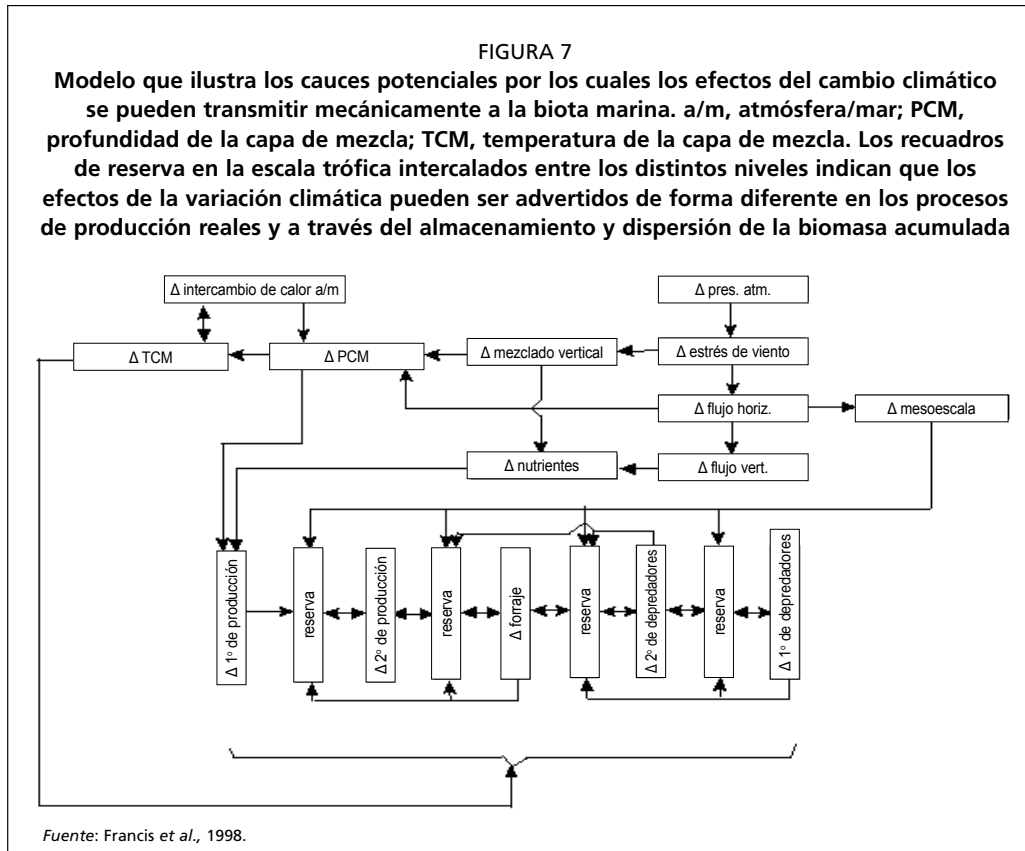
Las variables climáticas tales como la temperatura y el viento pueden tener teleconexiones fuertes (amplia covariabilidad espacial) dentro de las cuencas oceánicas individualmente consideradas; pero las teleconexiones entre cuencas y la potencial sincronización de los procesos biológicos debido al clima a lo largo de varias décadas son con frecuencia más débiles (Overland *et al.*, 2008).

2. EFECTOS OBSERVADOS DE LA VARIABILIDAD Y EL CAMBIO CLIMÁTICOS EN LOS PROCESOS DEL ECOSISTEMA Y DE PRODUCCIÓN PESQUERA

El cambio climático repercute directamente en el funcionamiento de los organismos. Los trastornos se advierten en las diversas etapas del ciclo biológico y se manifiestan en la fisiología, morfología y comportamiento de los individuos. Las repercusiones climáticas también afectan a las poblaciones, que evidencian perturbaciones en los procesos de transporte que influyen en los patrones de dispersión y reclutamiento. Los efectos a nivel de las comunidades se revelan a través de especies interactuantes (tales como los depredadores, los competidores, etc.), e incluyen cambios tanto en la abundancia como en la intensidad de las interacciones entre estas especies. La combinación de las repercusiones inmediatas da origen en las especies a respuestas ecológicas emergentes, por ejemplo a alteraciones en la distribución, la biodiversidad y los procesos micro evolutivos (Harley *et al.*, 2006).

En general, la información observacional sobre las repercusiones del cambio climático en los ecosistemas marinos es escasa. Por ejemplo, solo el 0,1 por ciento de las series cronológicas examinadas en los informes del IPCC se refieren al medio marino (Richardson y Poloczanska, 2008). Por lo tanto, es difícil generalizar, máxime cuando las repercusiones se manifestarán probablemente de forma diferente en las distintas partes de los océanos del mundo. Por ejemplo, las patrones de variabilidad observados en la superficie son más evidentes en los océanos Pacífico e Índico que en el Atlántico (Enfield y Mestas-Nuñez, 2000), sobre todo porque el océano Pacífico occidental y el océano Índico oriental son los que encierran la mayor superficie de agua templada del mundo. Los efectos ejercidos por esta reserva de agua templada en las escalas temporales interanuales o pluridecadales pueden traducirse en grandes variaciones en la producción primaria, la abundancia de peces y la estructura del ecosistema a nivel de las cuencas de captación (Chávez *et al.*, 2003).

Pese a la insuficiencia de datos, existen en la actualidad pruebas significativas de cambios observados en los sistemas físicos y biológicos en respuesta al cambio climático en todos los continentes, comprendida la Antártica, y también en la mayor parte de los



océanos, si bien la mayoría de los estudios se refieren a zonas de latitudes medias o altas del hemisferio norte. La documentación acerca de los cambios observados en regiones tropicales y en el hemisferio sur es sumamente exigua (Parry *et al.*, 2007).

Los sistemas marinos de agua dulce responden a los efectos sinérgicos combinados de los cambios físicos y químicos ejerciendo influjos directos e indirectos en todos los procesos biológicos (véase la Figura 7). En las secciones siguientes se presenta un resumen de los procesos fisiológicos, de desove y de reclutamiento mediante los cuales las poblaciones marinas y de agua dulce responden a la variabilidad medioambiental y climática. Éstos son también procesos y respuestas obligados de los individuos y poblaciones para adecuarse al cambio climático. A continuación se dan ejemplos de indicadores sustitutos de la forma en que las poblaciones, comunidades y ecosistemas marinos y de agua dulce reaccionan potencialmente ante la variabilidad climática observada.

2.1 Resumen de los procesos fisiológicos, de desove y de reclutamiento susceptibles a la variabilidad climática

2.1.1 Efectos fisiológicos del cambio climático en los peces

La mayor parte de los animales marinos y acuáticos son de sangre fría (poiquiloterms) y por lo tanto su ritmo metabólico es fuertemente afectado por las condiciones ambientales externas, en particular la temperatura. La tolerancia térmica de los peces, según la descripción de Fry (1971), consiste en respuestas de tipo letal, de control y direccional que indican que los peces responderán a la temperatura mucho antes de que ésta alcance límites letales. Magnuson, Crowder y Medvick, (1979) propusieron el concepto de nicho térmico por analogía con los nichos relacionados con otros recursos tales como los alimentos o el espacio.

Los autores determinaron que los peces de agua dulce norteamericanos pasan toda su vida en un ambiente comprendido entre ± 5 °C respecto de su temperatura preferida, y que era posible reunirlos en tres agrupaciones térmicas: las especies adaptadas al agua

fría, al agua fresca y al agua templada. Un incremento de temperatura moderado puede determinar un aumento de las tasas de crecimiento y de conversión alimenticia hasta el límite de tolerancia de cada especie.

Las variaciones térmicas también afectan fuertemente a las especies marinas. Éstas exhiben un ámbito de tolerancia térmica muchas veces comparable con el de los peces de agua dulce (p. ej., Rose, 2005 enumera los límites de distribución térmica para 145 especies de peces en el Atlántico septentrional sub-Ártico). La tolerancia térmica de los organismos marinos es de índole no lineal, con condiciones óptimas que se dan a mitad de escala y condiciones de crecimiento empeoradas a temperaturas que son demasiado altas o demasiado bajas. Pörtner *et al.* (2001) encontraron que tanto para el bacalao del Atlántico (*Gadus morhua*) como para la viruela común (*Zoarces viviparus*) las tasas de crecimiento y fecundidad específicas de la temperatura disminuían en las altas latitudes. Takasuka, Oozeki y Aoki, (2007) sugirieron que las diferencias en las temperaturas óptimas de crecimiento durante las etapas de desarrollo tempranas de la anchoa japonesa (*Engraulis japonicus*; 22 °C) y de la sardinela del Japón (*Sardinops melanostictus*; 16,2 °C) podían explicar, en el océano Pacífico septentrional oeste, los cambios entre un régimen templado, favorable para la anchoa, y un régimen frío, favorable para la sardina.

En muchos estudios macrofisiológicos se ha constatado que los organismos que han sido transferidos a un medio diferente de aquel en el que se habían adaptado a vivir no conseguían funcionar apropiadamente, en comparación con otros organismos relacionados que previamente se habían logrado adaptar a esas condiciones nuevas (Osovitz y Hofmann, 2007). Pörtner (2002) ha descrito la interacción entre preferencia térmica y suministro de oxígeno, que consiste en que la capacidad de entrega de oxígeno a las células es justo suficiente para satisfacer la demanda máxima de oxígeno del animal entre los índices alto y bajo de las temperaturas ambientales esperadas. Cuando los peces se ven expuestos a un medio más cálido que aquel al que se habían adaptado, sus mecanismos fisiológicos son incapaces de hacer frente a la mayor demanda de oxígeno de los tejidos durante períodos prolongados. Esto limita la tolerancia total del animal a la exposición a índices de temperatura extremos (Pörtner y Knust, 2007). Según Pörtner y Knust (2007), el factor que conduce a las alteraciones en la distribución o a la extinción de los peces que provienen de medios más fríos es la carencia de suministro de oxígeno a los tejidos, cuando el ambiente se calienta y la demanda metabólica aumenta. Los individuos de mayor tamaño pueden correr más riesgo frente a este efecto ya que llegan antes que los pequeños a su límite aeróbico térmico (Pörtner y Knust, 2007).

En muchos casos, tales cambios en las condiciones térmicas coinciden también con modificaciones de otras características, como cambios en el nivel del mar (y por lo tanto de regímenes de exposición, véase p. ej. Harley *et al.*, 2006) y en el nivel de los lagos (véase p. ej. Schindler, 2001); cambios en la composición y cantidad de alimentos; y cambios en la acidez y otras propiedades químicas. En un estudio sobre los efectos de los cambios de temperatura en la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) en presencia de un bajo índice de pH y un alto índice de nitrógeno, Morgan, McDonald y Wood (2001) encontraron que el crecimiento mejoraba en invierno cuando la temperatura aumentaba 2 °C, pero que disminuía en verano, cuando al aumento de 2 °C se sumaban las ya elevadas temperaturas. Por consiguiente, las influencias estacionales y los casos en que se registran los mencionados cambios pueden ser tan o más importantes que los cambios que se expresan en períodos de un año.

El término «envoltura bioclimática» se ha acuñado para definir la interacción entre los efectos y los límites de temperatura, salinidad, oxígeno, etc. y su repercusión en el comportamiento y capacidad de supervivencia de las especies (véase p. ej. Pearson y Dawson, 2003). Estas envolturas podrían servir para elaborar modelos de alteraciones en la distribución y patrones de abundancia de las especies resultantes del cambio climático. Los numerosos experimentos realizados en vivero respecto a

una gran variedad de vertebrados e invertebrados marinos y de aguas dulces deberían permitir conocer más acerca de su respuesta a las condiciones medioambientales y las condiciones que determinan un crecimiento óptimo o deficiente.

2.1.2 *Desove*

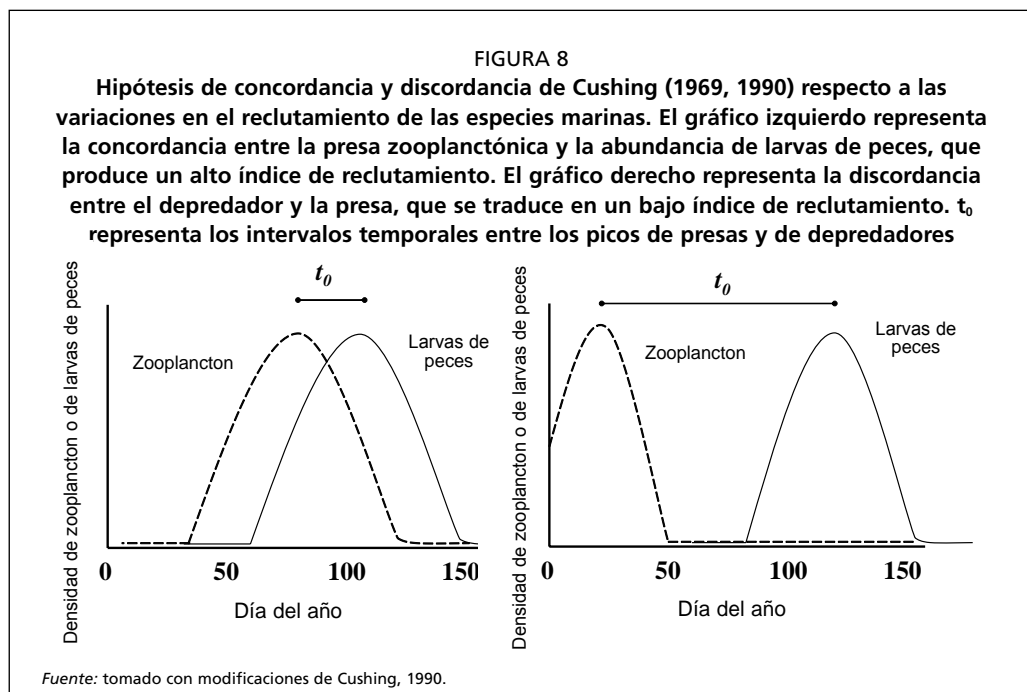
Las características del desove y el éxito reproductivo de los organismos marinos y de aguas dulces dependen en gran medida de los mecanismos que controlan los procesos evolutivos. Para estar en condiciones de completar su ciclo biológico y reproducirse, los organismos se adaptan a las condiciones actuales del medio y, en lo posible, a su variabilidad. En este contexto, la influencia de los factores de variabilidad y cambio climático en el desove y en la reproducción también están estrechamente relacionados con el influjo de tales factores en el crecimiento y reclutamiento y la incorporación de los individuos en la población madura. Los períodos y lugares de desove han evolucionado para ajustarse a las condiciones físicas (p. ej., temperatura, salinidad y corrientes) y biológicas (tales como los alimentos) dominantes que aumentan las posibilidades de la larva de sobrevivir y convertirse en un adulto capaz de reproducirse, o que permiten por lo menos minimizar los eventuales trastornos debidos a acontecimientos climáticos impredecibles. Mientras que la evolución es responsable del tipo de desove, los factores ambientales como la temperatura ejercen una influencia significativa en algunas características específicas del desove. Entre éstas están el período de desove (p. ej., del bacalao del Atlántico, Hutchings y Myers, 1994), el tamaño de los huevos y el consiguiente tamaño de las larvas en el momento de la eclosión (p. ej., del bacalao del Atlántico, Pepin, Orr y Anderson, 1997). Crozier *et al.* (2008) llegaron a la conclusión de que es probable que el cambio climático determine con precisión la fecha de desove del salmón del Pacífico en el sistema fluvial del río Columbia. Se ha demostrado asimismo que la temperatura influye en la edad de madurez sexual, por ejemplo del salmón del Atlántico (*Salmo salar*; Jonsson y Jonsson, 2004) y del bacalao del Atlántico (Brander, 1994). En el caso de estas especies de aguas frías, un medio más templado adelanta la edad de madurez, es decir los individuos maduran más jóvenes.

2.1.3 *Reclutamiento de peces y cambio climático*

La variabilidad del reclutamiento y sus causas y consecuencias para las poblaciones ícticas comerciales en particular han sido el problema más importante de la ciencia pesquera en los últimos 100 años. Se han logrado grandes avances, pero es raro que los pronósticos de reclutamiento cuantitativo se usen para asesorar en materia de ordenación pesquera. Tales predicciones, que se fundan a menudo en variables medioambientales, tienden a usarse en el caso de las especies poco longevas (p. ej., la sardina californiana, Jacobson *et al.*, 2005; el calamar, Rodhouse, 2001) porque la abundancia de las especies longevas se puede evaluar mejor mediante estudios dirigidos de las clases de edad tardías.

Muchas teorías y procesos tratan de explicar las causas de la considerable reducción numérica que ocurre en la mayor parte de las especies marinas y acuáticas a medida que éstas se desarrollan pasando del huevo a la larva, a juveniles y finalmente a adultos (véase p. ej. un resumen de este proceso en el reciente estudio de Ottersen *et al.*, 2008). Las hipótesis se pueden agrupar en tres categorías generales: inanición y depredación, dispersión física y procesos de síntesis.

Una de las principales hipótesis propone relacionar los efectos de la inanición con el reclutamiento –con claras conexiones con la variabilidad y el cambio del clima. Esta es la hipótesis de concordancia y discordancia de Cushing (1969; 1990) (véase también Durant *et al.*, 2007). Se reconoce que los peces, especialmente en sus etapas tempranas, necesitan alimento para sobrevivir y crecer; y también que los períodos de gran producción trófica en el océano pueden estar sujetos a variaciones que dependen a menudo del clima (intensidad de los vientos, frecuencia de las tormentas, aporte de calor o de agua dulce a las capas superficiales). Se propone por consiguiente que la



concordancia o discordancia cronológica entre las épocas en que hay disponibilidad de alimentos y los momentos y lugares en que los peces (en particular durante las etapas tempranas) son capaces de encontrar y consumir estos alimentos (Figura 8) es el principio que determina el reclutamiento y la ulterior abundancia de las especies marinas y de agua dulce. Winder y Schindler (2004a) han demostrado cómo las primaveras más cálidas en un lago de aguas templadas han adelantado la estratificación térmica y la floración de las diatomeas, y que de este modo los enlaces tróficos han sufrido perturbaciones y las poblaciones de un depredador clave (*Daphnia* spp.) se han reducido.

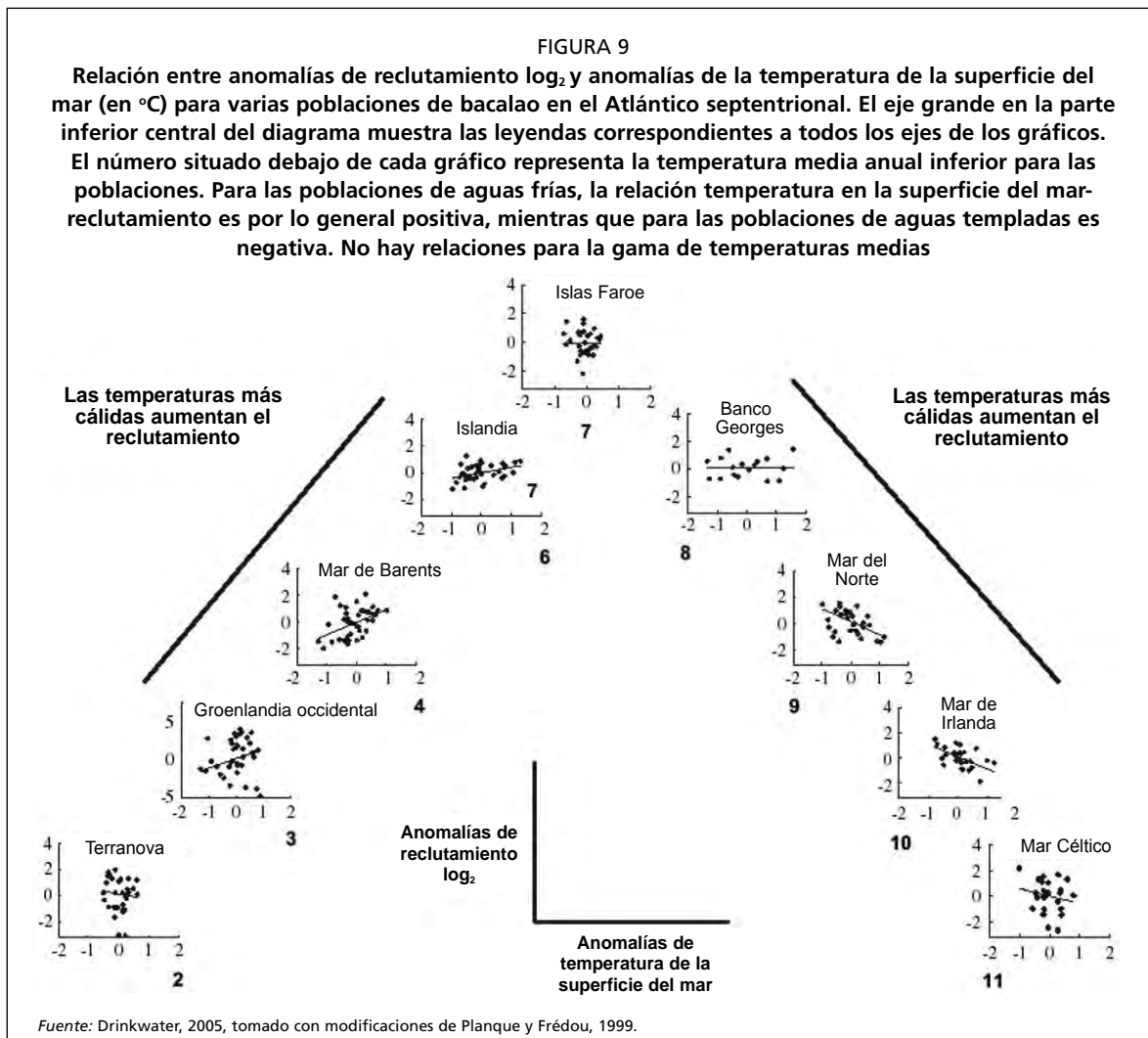
Mackas, Batten y Trudel (2007) observaron respuestas similares en la floración precoz del zooplancton y sus consecuencias en el crecimiento y supervivencia de los peces pelágicos, resultantes del recalentamiento del Pacífico oriental norte. La depredación es una causa de mortalidad alternativa a la inanición, y ambas pueden estar relacionadas en que las larvas que crecen más lentamente son más propensas a ser devoradas por los depredadores. La vulnerabilidad a la depredación de las larvas de peces depende de la tasa de encuentros depredador-presa (que es función de la abundancia, tamaño y velocidad de natación relativa y turbulencia del entorno) y de la propensión a la captura (Houde, 2001).

La dispersión física tiene que ver mayormente con los efectos de los procesos físicos –en particular la circulación– en la distribución de las especies acuáticas marinas y su capacidad de crecer, sobrevivir y desovar para completar adecuadamente su ciclo de vida. Dado que los fenómenos físicos juegan un papel directo en estos procesos, es probable que sufran las repercusiones de la variabilidad y del cambio climático. Tres hipótesis relacionan los efectos del clima directamente con el reclutamiento y la abundancia de las poblaciones de peces marinos: la hipótesis de la ventana ambiental óptima de Cury y Roy (1989), la hipótesis de la tríada de Bakun (1996) y la hipótesis del control oscilatorio de Hunt *et al.* (2002).

Según la hipótesis de Cury y Roy (1989), se asume que las especies están adaptadas a condiciones típicas («óptimas») dentro de sus hábitats preferidos. Esto supone que se podría esperar un mejor reclutamiento cuando predominan condiciones «medias» y no «extremas» (máximas o mínimas), es decir, una relación no lineal. El concepto de una ventana ambiental óptima de reclutamiento ha sido propuesto posteriormente para

diversas especies, incluido el salmón del Pacífico (Gargett, 1997). El concepto puede también aplicarse en un contexto espacial, de manera que se espera que las poblaciones que están en los bordes de la escala de adaptación se encuentran en una situación en la que experimentan condiciones marginales y su reclutamiento está determinado más por factores ambientales que las poblaciones que se encuentran a mitad de escala (Figura 9). Esta situación se ha comprobado respecto a 62 poblaciones de peces marinos pertenecientes a 17 especies en el Atlántico nororiental (Brunel y Boucher, 2006).

La hipótesis de la tríada de Bakun (1996) postula que en los hábitats apropiados deben imperar condiciones óptimas en los procesos de enriquecimiento (surgencia, mezcla, etc.), de concentración (convergencia, frentes, estabilidad de la columna de agua) y de retención para que el reclutamiento se lleve a cabo óptimamente. Los lugares en que coexisten estos tres elementos, que configuran hábitats ictiológicos favorables, se llaman «tríadas oceánicas». Como los procesos de enriquecimiento, concentración y retención están en oposición unos con otros, la hipótesis de la tríada supone asimismo una dinámica no lineal, con arreglo a la cual las condiciones óptimas para cada uno de los componentes se dan en un lugar mediano de la escala potencial. Esta hipótesis fue propuesta por Bakun (1996) para el atún rojo del Atlántico (*Thunnus thynnus*), la sardinela del Japón (*Sardinops melanostictus*), el atún blanco (*Thunnus alalunga*) y varias especies de peces de fondo en el Pacífico septentrional, y la anchoa (*Engraulis* spp.) en el Atlántico sudoccidental. Más tarde se ha aplicado a la anchoa (*Engraulis ringens*) en el sistema de surgencias de la corriente de Humboldt frente a las costas de Perú (Lett *et al.*, 2007), la sardina (*Sardinops sagax*) en el ecosistema de Benguela



meridional (Miller *et al.*, 2006), y la anchoa en el Mediterráneo (Agostini y Bakun, 2002). Dado que estos sistemas se apoyan en condiciones óptimas respecto a procesos que por lo demás están en oposición recíproca, es probable que sean susceptibles a padecer perturbaciones o alteraciones sistemáticas ligadas al cambio climático.

La hipótesis del control oscilatorio (Hunt *et al.*, 2002) fue elaborada para el mar de Bering meridional. Postula que el ecosistema pelágico es impulsado por procesos de producción planctónica durante los años fríos, pero sobre todo por fenómenos de depredación durante los períodos templados. En años fríos, la producción de colín de Alaska (*Theragra chalcogramma*) se reduce a causa de las bajas temperaturas y las escasas reservas de alimento. A comienzos del período templado, la intensa producción de plancton fomenta un buen reclutamiento, pero a medida que aumenta la abundancia de colín adulto el reclutamiento se reduce a causa del canibalismo y la destrucción causada por otros depredadores. Una repercusión comparable del clima en el control trófico oscilatorio se ha observado también en el bacalao del Pacífico (*Gadus macrocephalus*) y en cinco especies de presas en el Pacífico septentrional (Litzow y Ciannelli, 2007).

2.2 Producción primaria

2.2.1 Océano Mundial

En términos generales, los resultados derivados de los modelos apuntan a que es probable que a causa del cambio climático la estratificación vertical y la estabilidad de la columna de agua en los océanos y lagos aumenten y se reduzca la disponibilidad de nutrientes en la zona eutrófica, lo que por consiguiente limitará la producción primaria (Falkowski, Barber y Smetacek, 1998; Behrenfeld *et al.*, 2006) y secundaria (Roemmich y McGowan, 1995). El enlace oceánico clima-plancton es más fuerte en los trópicos y en las zonas de latitud media, donde la mezcla vertical es débil porque la columna de agua se ha estabilizado por estratificación térmica (es decir que las aguas ligeras y templadas han recubierto las densas y frías). En estas zonas, el crecimiento del fitoplancton es escaso porque en las aguas superficiales los nutrientes habitualmente no abundan. Es más, el recalentamiento climático inhibe la mezcla de aguas, reduce el suministro de nutrientes en las zonas altas y ocasiona el descenso de la productividad (Doney, 2006). Sin embargo, para algunas regiones (p. ej., las altas latitudes) se ha propuesto un mecanismo de compensación en virtud del cual el tiempo de permanencia de las partículas en la zona eutrófica aumentaría, siempre que el suministro de nutrientes se mantenga invariado (Doney, 2006).

Permiten apoyar los planteamientos anteriores observaciones que indican que, sobre la base de la comparación de datos acerca de la presencia de clorofila derivados de dos registros satelitales, se ha constatado una reducción del 6 por ciento en la producción oceánica primaria entre los primeros años del decenio de 1980 y los últimos del de 1990 (Gregg *et al.*, 2003). La extrapolación futura de las observaciones satelitales indica que en los trópicos y las zonas de latitud media la productividad biológica marina disminuirá considerablemente. Las observaciones realizadas en latitudes más altas parecen reflejar la intervención de los mecanismos de compensación mencionados, ya que, en el Atlántico nororiental por ejemplo, el índice de clorofila ha aumentado desde mediados del decenio de 1980 (Raitsos *et al.*, 2005; Reid *et al.*, 1998; Richardson y Schoeman, 2004).

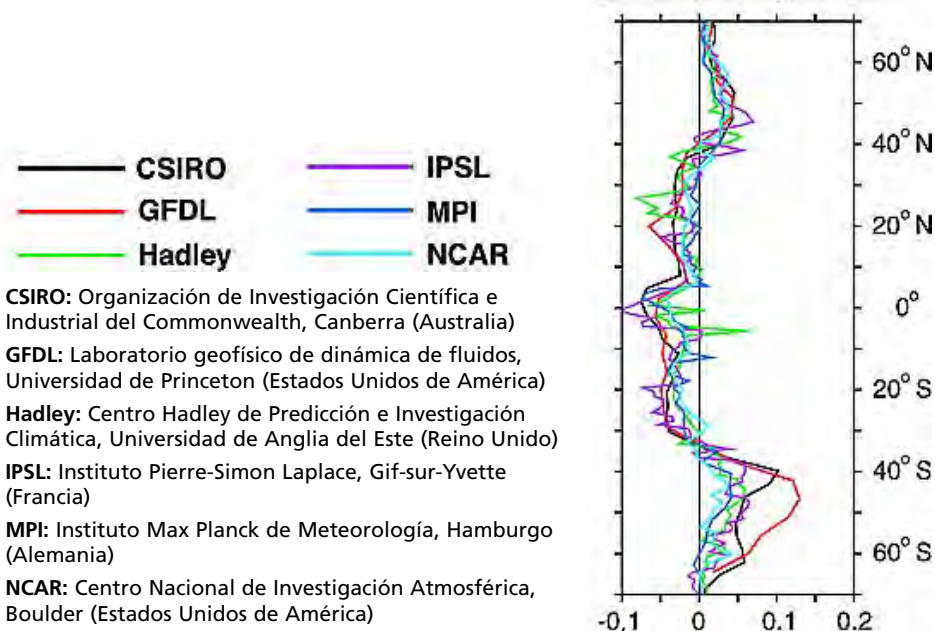
La predicción de los impactos del cambio climático en la producción primaria y secundaria está sujeta a factores de incertidumbre relacionados con los procedimientos de parametrización utilizados en los modelos biogeoquímicos. En un importante estudio comparativo, Sarmiento *et al.* (2004) simularon con seis modelos de circulación general atmósfera-oceano las consecuencias producidas por las emisiones de gases de efecto invernadero, comparando las hipótesis de emisiones del período preindustrial con el período 2050-2090 y agregando un elemento de control en el cual las emisiones

se mantenían en los niveles que habían alcanzado en la época preindustrial. Los modelos permitieron evaluar los cambios en la distribución de la clorofila y la producción primaria referidos a la temperatura, la salinidad y la densidad en la superficie del mar, la surgencia, la estratificación y la banquisa. Las alteraciones pronosticadas en el suministro de nutrientes y la producción, inducidas por el cambio climático, son predominantemente negativas debido a la escasa mezcla vertical. Sin embargo, en las regiones de alta latitud, la consiguiente estabilización de la columna de agua y la prolongación de la temporada de crecimiento tendrán efectos positivos en la producción (Figura 10). La producción primaria fue calculada para un conjunto de siete biomas, que se subdividieron en provincias biogeográficas. Con arreglo a las estimaciones mundiales se predijo un pequeño aumento en la producción primaria en todo el mundo con valores comprendidos entre el 0,7 y 8,1 por ciento, con muy amplias diferencias entre las regiones (Tabla 1). Por ejemplo, las disminuciones en el Pacífico septentrional y el área adyacente a la Antártica quedarían compensadas ligeramente por los aumentos que se registrarían en el Atlántico septentrional y el océano Meridional abierto.

Bopp *et al.* (2005) usaron un modelo multinutrientes y de comunidades multiplanctónicas para predecir una reducción de 15 por ciento en la producción primaria mundial en 4xCO₂ niveles en el que los valores se equilibraban en virtud de un incremento en las zonas de alta latitud debido a una temporada de crecimiento más larga, y un decremento en las de baja latitud, debido a la disminución del suministro de nutrientes. Los resultados sugieren que el cambio climático acarrea un mayor agotamiento de nutrientes en la superficie del océano que favorece el desarrollo del fitoplancton pequeño a expensas de las diatomeas; y que la abundancia relativa de estas

FIGURA 10

La respuesta zonal integrada de la producción oceánica mundial primaria (PgC deg⁻¹ año⁻¹, en respuesta al efecto combinado de las modificaciones en la actividad clorofílica y el aumento de la temperatura) se muestra como la diferencia entre el recalentamiento y la simulación de control para cada uno de los seis modelos de circulación general atmósfera-océano promediados para el período 2040-2060 (excepto para MPI, que se refiere al período 2040-2049)



Fuente: tomado con modificaciones de Sarmiento *et al.*, 2004.

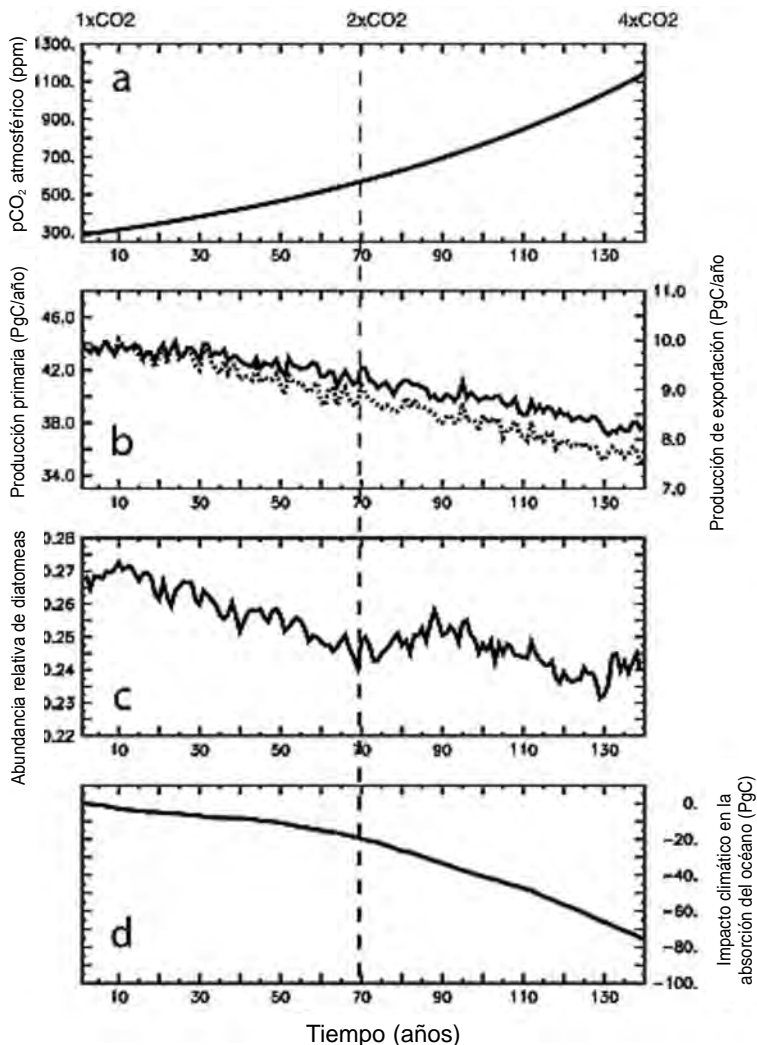
TABLA 1

Respuesta promedio de las provincias biogeográficas a las variaciones promediadas del recalentamiento mundial durante el período 2040-2060 (tomado de Sarmiento et al., 2004). Las áreas se dan en 1012 m². «Var» es la diferencia entre el recalentamiento promedio según el modelo, menos el control; «Var%» es la variación porcentual

	Océano Índico			Océano Pacífico			Océano Atlántico			Mundial		
	Control	Var	Var%	Control	Var	Var%	Control	Var	Var%	Control	Var	Var%
Hielo marino en zonas marginales				3,8	-1,7	-45,3	3,2	-1,2	-37,5	7,0	-2,9	-41,7
Subpolar				8,5	1,2	13,9	5,5	1,1	19,7	14,0	2,3	16,2
Subtropical estacional				4,9	-0,7	-13,4	8,8	-0,8	-9,4	13,6	-1,5	-10,9
Subtropical permanente	3,3	0,1	2,3	35,4	1,0	2,9	12,5	0,9	7,4	51,2	2,0	4,0
Surgencia en zonas de baja latitud	2,1	-0,1	-6,8	10,9	0,2	1,6	4,4	0,0	0,8	17,3	0,1	0,4
				5 °S to 5 °N								
Surgenci	4,5	0,5	10,1	14,6	0,2	1,3	4,6	0,1	2,4	23,7	0,7	3,2
Contra-surgencia	2,3	-0,5	-19,5	4,4	-0,2	-4,3	1,3	-0,1	-10,9	7,7	-0,8	-9,7
				Hemisferio sur								
Surgencia en zonas de baja latitud	7,9	-0,1	-0,7	8,7	-0,6	-7,3	3,8	0,2	4,8	20,4	-0,5	2,5
Subtropical permanente	15,0	1,1	7,3	37,4	3,6	9,7	13,9	1,5	10,8	66,3	6,2	9,4
Subtropical estacional	13,8	-0,5	-3,3	12,1	-1,8	-14,7	6,4	-1,2	-18,4	32,3	-3,4	-10,6
Subpolar	8,2	1,5	18,7	12,5	0,4	3,3	7,1	0,2	3,4	27,8	2,2	7,9
Hielo marino en zonas marginales	8,8	-2,1	-23,7	8,8	-1,5	-16,9	7,8	-0,8	-10,3	25,3	-4,4	-17,2
TOTAL	65,8			161,9			79,3			306,7		

últimas se reduce en más de 10 por ciento a nivel mundial y en hasta 60 por ciento en el Atlántico septentrional y el Pacífico sub-Antártico (Figura 11). Vale la pena observar que este cambio simulado en la estructura del ecosistema repercute en la absorción oceánica del carbono porque la bomba biológica funciona menos eficientemente y que esto contribuye por consiguiente a una retroalimentación positiva entre efectos del cambio climático y el ciclo del carbono oceánico. Análogamente, Boyd y Doney (2002) recurrieron a un modelo ecosistémico complejo que comprendía un factor de limitación para diversos nutrientes (N, P, Si, Fe) y una estructura planctónica comunitaria dotada de grupos geoquímicos funcionales, es decir diatomeas (flujo de salida y zahorra), diazótrofos (fijación de nitrógeno) y organismos calcificadores (alcalinidad y zahorra). Mediante este modelo pronosticaron una disminución del 5,5 por ciento de la producción mundial primaria y una disminución del 8 por ciento de la nueva producción mundial debido al aumento de la estratificación y a la ralentización del

FIGURA 11
Series cronológicas de a) CO₂ atmosférico (ppm), que aumenta al ritmo de 1 por ciento año⁻¹, b) productividad oceánica mundial primaria (línea continua) en PgC año⁻¹ (eje izquierdo) y producción de exportación de materia particulada a 100 m en el océano Mundial (línea de puntos) en PgC a⁻¹ (eje derecho), c) aporte mundial medio de diatomeas al contenido total de clorofila oceánica y d) efecto acumulativo del cambio climático en la absorción de carbono del océano (PgC)



Fuente: Bopp et al., 2005.

volcado termohalino. Los autores concluyeron que los cambios florísticos regionales podían ser tan importantes como los cambios en la productividad conjunta (véase también Leterme *et al.*, 2005).

Como se ha señalado en la Sección 1.3.2, es preciso advertir que las anteriores predicciones mundiales están basadas en simulaciones en gran escala, con una resolución que no permite elucidar los procesos de surgencia costera. Si el cambio climático llegara a ocasionar repercusiones significativas en ésta, los pronósticos sobre producción planctónica deberán ser revisados.

Vázquez-Domínguez, Vaque y Gasol (2007) determinaron experimentalmente los efectos de un aumento de 2,5 °C de la temperatura del mar en la producción y respiración bacterianas a lo largo del ciclo estacional en un lugar costero del Mediterráneo. Los resultados indican que la demanda total de carbono aumenta en casi el 20 por ciento en el plancton microbiano costero sin causar efecto alguno en la eficiencia de su crecimiento; esto podría dar lugar a una retroalimentación positiva entre recalentamiento costero y producción de CO₂.

En otro estudio reciente, en el que se combinan la modelización y las pruebas empíricas, se revisan las consecuencias para la producción mundial primaria de la perturbación de la circulación de la corriente de volcamiento en el Atlántico meridional y se llega a la conclusión de que es posible que se registre una reducción del 50 por ciento en la producción primaria en el Atlántico septentrional y una reducción del 20 por ciento en la exportación mundial de carbono, y que esto ha sido característico de épocas glaciares anteriores (Schmittner, 2005). Aunque las conclusiones de estos dos estudios parecen ser muy diferentes, sus resultados son probablemente compatibles entre sí si se toman en consideración las diferencias en las escalas temporales y los procesos. En el modelo de Schmittner, el descenso giratorio de la corriente de volcamiento es relativamente lento y ocurre a lo largo de un período de 500 años, pero existen pruebas de que los cambios pueden ser más rápidos (Cubash *et al.*, 2001) y que una reducción en la corriente de volcamiento meridional puede ya haber comenzado tanto en el Atlántico septentrional (Curry y Mauritzen, 2005) como en el Pacífico septentrional (McPhaden y Zhang, 2002). Como incluso un detenimiento parcial de la corriente de volcamiento del Atlántico meridional puede ocasionar una reducción de productividad importante, resulta evidente que las causas, probabilidad y consecuencias de este fenómeno deben ser estudiadas con atención (Kuhlbrodt *et al.*, 2005).

2.2.2 Repercusiones regionales

Las proyecciones de la respuesta biológica del océano al cambio climático para 2050 muestran, en los hemisferios norte y sur, contracciones de 42 y 17 por ciento del muy productivo bioma marginal del hielo marino (Sarmiento *et al.*, 2004; véase también Meehl *et al.*, 2007; Christensen *et al.*, 2007). En este bioma tiene lugar una gran proporción de la producción primaria en aguas polares y de él depende una importante cadena trófica. Dado que la fecha de aparición del fitoplancton vernal se vincula con el borde de hielo marino, la pérdida de hielo marino (Walsh y Timlin, 2003) y las fuertes disminuciones de producción primaria total en dicho bioma en el hemisferio norte (Behrenfeld y Falkowski, 1997; Marra, Ho y Trees, 2003) podrían causar grandes alteraciones de productividad en el mar de Bering (Stabeno *et al.*, 2001). El calentamiento climático podría determinar también una expansión del bioma permanentemente estratificado de baja productividad en el giro subtropical, que en el hemisferio norte sería de 4,0 por ciento y en el hemisferio sur de 9,4 por ciento. Entre ambos, la expansión del bioma del giro subpolar es de 16 por ciento en el hemisferio norte y de 7 por ciento en el hemisferio sur. Entre ambos hemisferios, el bioma del giro subpolar se expande en 16 por ciento en el hemisferio norte y en 7 por ciento en el hemisferio sur, y el giro subtropical de estratificación estacional se contrae en 11 por ciento en ambos hemisferios. La expansión de los biomas del giro subtropical ya ha

sido observada en el Pacífico septentrional y en el Atlántico (McClain, Feldman y Hooker, 2004; Sarmiento *et al.*, 2004; Polovina, Howell y Abecassis, 2008).

A escalas menores, el recalentamiento puede causar aumento o disminución de la productividad, de acuerdo con el proceso atmósfera-océano dominante. Por ejemplo, a causa del recalentamiento mundial se han intensificado los vientos monzónicos y, debido a la mayor intensidad de los fenómenos de surgencia, la biomasa planctónica estival promedio ha aumentado en más de 350 por ciento en la costa del mar Árabe y en 300 por ciento costa afuera (Goes *et al.*, 2005). Por lo tanto, es probable que el recalentamiento convierta el mar Árabe en un mar más productivo.

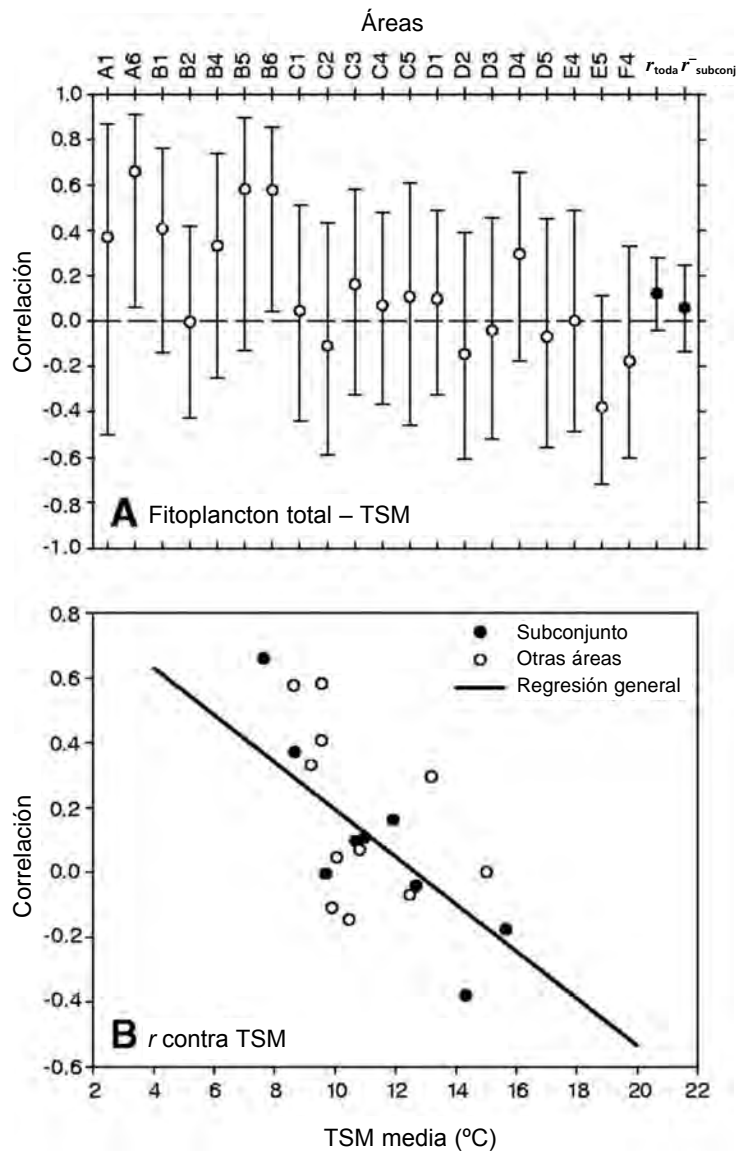
Hashioka y Yamanaka (2007) modelizaron la región del Pacífico noroccidental según un escenario de recalentamiento mundial, prediciendo un incremento en la estratificación vertical y un decremento en la concentración de nutrientes y clorofila α en la superficie del agua para finales del siglo XXI. Resulta significativo el hecho de que debido al recalentamiento mundial y por efecto del reforzamiento de la estratificación, el comienzo de la floración de las diatomeas en primavera se pronostica para 15 días antes que en las simulaciones actuales. Se predice también que, en comparación con las condiciones presentes, la biomasa total disminuirá considerablemente durante la floración de primavera. Por el contrario, la biomasa máxima del resto del pequeño fitoplancton de finales de floración de primavera se mantendrá invariable respecto a su volumen actual gracias a su adaptabilidad a un ambiente de escasos nutrientes (porque la constante de saturación media de las diatomeas es baja). Por lo tanto, el cambio en el grupo de fitoplancton dominante aparece claramente al final del período de floración de primavera. Hashioka y Yamanaka (2007) concluyen que las variaciones inducidas por el recalentamiento no ocurrirán uniformemente en todas las estaciones sino que serán más notables a finales de la primavera y durante la floración de otoño.

Un estudio basado en más de 100 000 muestras de fitoplancton recogidas entre 1958 y 2002 en el ámbito del programa de Registro Continuo de Plancton (Richardson y Schoeman, 2004) mostró que la abundancia de fitoplancton aumenta en las regiones más frías del Atlántico nororiental (al norte de los 55 °N) y disminuye en las más cálidas (al sur de los 50 °N; Figura 12). La explicación plausible de este resultado aparentemente contradictorio es que, si bien ambas zonas se han calentado a lo largo de este período, con una consiguiente reducción de la mezcla vertical, en las zonas más frías y turbulentas el suministro de nutrientes ha seguido siendo suficiente y el metabolismo planctónico se ha visto favorecido por el aumento de la temperatura. Con arreglo a otro estudio basado en datos provenientes del Registro, la variabilidad decádica observada en la biomasa planctónica en el Atlántico nororiental se atribuyó al forzamiento hidroclimático, tal como se evidencia en la oscilación del Atlántico norte (Edwards *et al.*, 2006). En el mar del Norte, este hecho dio origen a un cambio en el pico cromático estacional del fitoplancton, que de abril se trasladó a junio, y que puede haber estado acompañado por una traslación taxonómica, de diatomeas hacia dinoflagelados (Leterme *et al.*, 2005).

Se han elaborado modelos para entender los vínculos entre clima, producción primaria y secundaria y peces forraje y, en última instancia, entre estos elementos y el listado (*Katsuwonus pelamis*) y el rabil (*Thunnus albacares*) en el Pacífico tropical. Para el correcto funcionamiento de estos modelos es importante definir el hábitat idóneo del rabil y su relación con los regímenes variables de los principales índices climáticos: El Niño y la Niña (índice de oscilación sur) y la oscilación decádica del Pacífico que con éstos se asocia. Tanto el modelo estadístico como el modelo biogeoquímico acoplado (Lehodey, 2001; Lehodey, Chai y Hampton, 2003) han permitido confirmar la ralentización de la circulación meridional de volcamiento del Pacífico y la disminución de la surgencia ecuatorial, que son responsables de la reducción de cerca de 10 por ciento de la producción primaria y la biomasa entre 1976 y 1977 (McPhaden y Zhang, 2002).

FIGURA 12

(A) Meta análisis de la relación entre abundancia de fitoplancton marino y temperatura de la superficie del mar (TSM), que no muestra una relación general. Los límites de confianza (barras) de las correlaciones medias ponderadas (círculos) son del 99 por ciento y se han calculado para toda el área estudiada (r_{toda}) mediante efectos aleatorios de modelo B y según un subconjunto de nueve regiones discontinuas (r_{subconj}). Las barras que no se superponen a un cero son significativas. (B) Relación inversa entre abundancia de fitoplancton marino–correlaciones TSM y TSM media (°C) en cada una de las regiones. Los puntos representan las distintas regiones



Fuente: Richardson y Schoeman, 2004.

En el mar de Bering sudoriental, la fecha de retirada de los hielos afecta a la floración vernal (Hunt *et al.*, 2002). Durante los años cálidos, en los que el repliegue de los hielos marinos se produce antes, la insuficiente luz impide la floración del fitoplancton y la estratificación es escasa a causa de los fuertes vientos invernales. De este modo, la floración se retrasa hasta que aumentan la luz y la estratificación. Por el contrario, cuando el repliegue de los hielos es tardío, la estratificación tiende a ser inducida por el derretimiento de los hielos, y la floración es posible porque hay suficiente luz.

Los arrecifes de coral son el hábitat de un ecosistema sumamente diversificado. Las temperaturas extremas del agua durante breves períodos pueden ocasionar la pérdida

de las algas simbióticas que viven en los corales lo que causa decoloración coralina. Si los corales no se recuperan, las algas suelen crecer por sobre éstos, y ello produce un ecosistema en el que las algas son dominantes. El descoloramiento generalmente ocurre cuando las temperaturas sobrepasan un «umbral» de aproximadamente 0,8 °C a 1 °C respecto a los niveles medios máximos de verano durante por lo menos cuatro semanas (Hoegh-Guldberg, 1999). Muchos corales constructores de arrecifes viven a una temperatura muy cercana a su límite máximo de tolerancia y son por lo tanto muy vulnerables a los efectos del recalentamiento (Hughes *et al.*, 2003; McWilliams *et al.*, 2005). Se tienen numerosos informes de casos de descoloramiento de corales por recalentamiento en los últimos tiempos (p. ej., Hoegh-Guldberg, 1999; Sheppard, 2003; Reaser, Pomerance y Thomas, 2000). La destrucción de los corales puede acarrear el declive de la biodiversidad de las comunidades de arrecife y de la abundancia de muchas especies (Jones *et al.*, 2004). Además, una de las consecuencias esperadas más evidentes del aumento del nivel de los mares será un desplazamiento de la zona de distribución de las especies hacia los polos. Sin embargo, en contraposición a la mayoría de las otras especies, no se cree que muchas especies de corales puedan seguir el ritmo pronosticado de aumento del nivel de los mares (véase Knowlton, 2001).

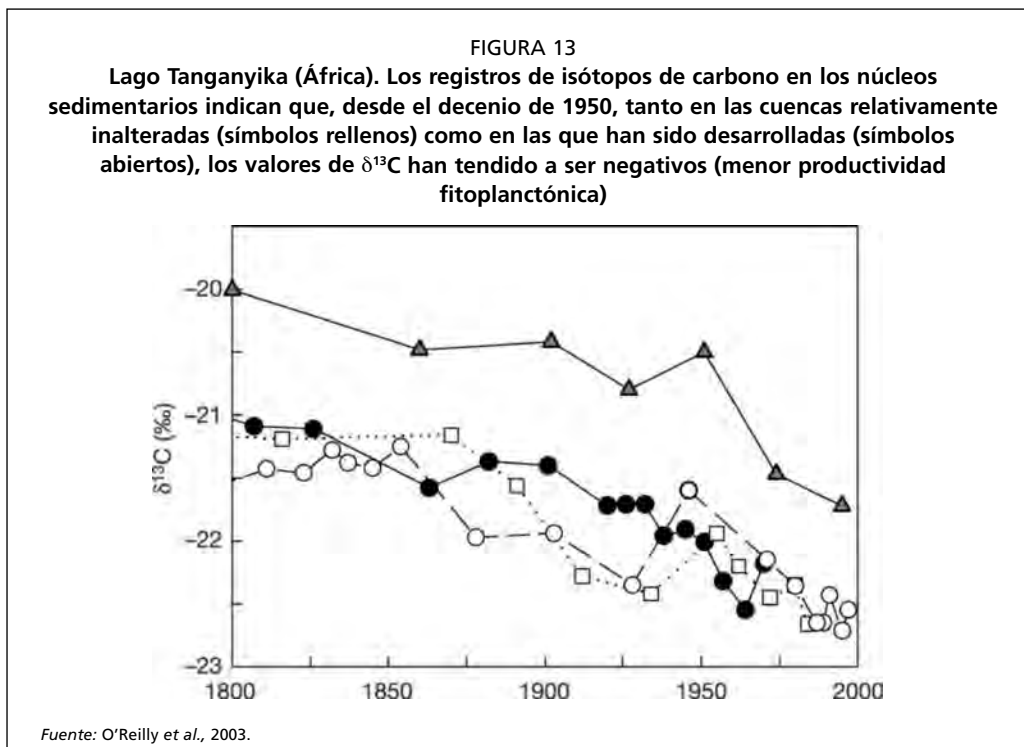
2.2.3 Aguas continentales

Así como sucede en los ambientes oceánicos, las repercusiones del recalentamiento mundial en la producción biológica en aguas continentales dependen estrechamente de una combinación de procesos contrastantes, tales como la formación de la banquisa, los flujos hídricos, la estratificación y la nitrificación, a los que se suman las repercusiones del uso del agua y de la tierra por el hombre.

En los lagos situados en altas latitudes o en altas altitudes, el recalentamiento atmosférico ya ha conducido a la reducción de la cubierta de hielo, al aumento de la temperatura del agua, a la prolongación de la temporada de crecimiento y, como consecuencia, al incremento de la abundancia y productividad de las algas (véase p. ej., Battarbee *et al.*, 2002; Korhola *et al.*, 2002; Karst-Riddoch, Pisaric y Smol, 2005). En correlación con el recalentamiento de las aguas y la extensión de la temporada de crecimiento, se ha registrado un aumento comparable en la abundancia del zooplankton (véase p. ej., Battarbee *et al.*, 2002; Gerten y Adrian, 2002; Carvalho y Kirika, 2003; Winder y Schindler, 2004b; Hampton, 2005; Schindler *et al.*, 2005). En los niveles tróficos superiores, el rápido aumento de la temperatura del agua tras la ruptura de los hielos ha estimulado el reclutamiento de peces en los lagos oligotróficos (Nyberg *et al.*, 2001). Estudios realizados a lo largo de un gradiente altitudinal en Suecia han mostrado que la productividad primaria neta puede incrementarse en un orden de magnitud por un aumento de la temperatura del aire de 6 °C (Karlsson, Jonsson y Jansson, 2005).

Por el contrario, algunos lagos, por ejemplo los tropicales profundos, están experimentando reducciones en la abundancia de algas y en productividad porque la intensificación de la estratificación reduce el ascenso de las aguas profundas ricas en nutrientes (Verburg, Hecky y Kling, 2003; Hecky, Bootsma y Odada, 2006). La productividad primaria en el lago Tanganyika puede haberse reducido en hasta un 20 por ciento a lo largo de los últimos 200 años (O'Reilly *et al.*, 2003, Figura 13). Vollmer *et al.* (2005) también han documentado el aumento de las temperaturas durante los últimos 60 años en el lago Malawi y medido la reducción de la ventilación de las aguas profundas desde 1980 (Vollmer, Weiss y Bootsma, 2002), fenómenos que han llevado a una reducción de la carga de nutrientes y, según cabe suponer, a una menor productividad.

Debido al aumento de la radiación UV-B y de las precipitaciones de verano, las concentraciones de carbono orgánico disuelto se incrementarán significativamente, con la consiguiente alteración de los principales ciclos biogeoquímicos (Zepp, Callaghan y Erickson, 2003; Phoenix y Lee, 2004; Frey y Smith, 2005).



2.3 Producción secundaria

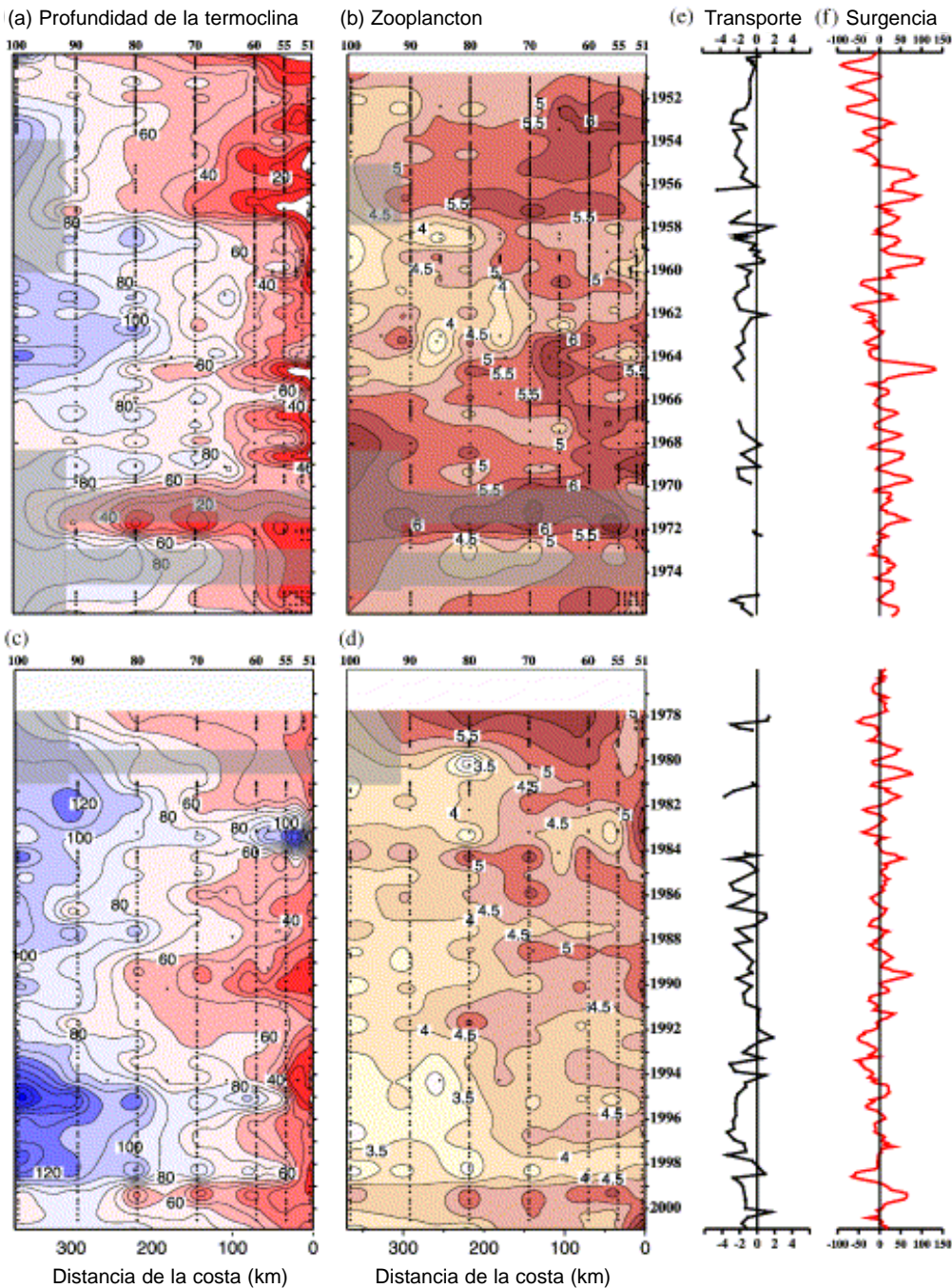
No existe en la actualidad una evaluación mundial de las repercusiones del cambio climático sobre la productividad secundaria, aunque Richardson (2008) proporciona un examen general de las repercusiones potenciales del calentamiento del clima en el zooplancton. Dadas sus características demográficas y debido a la duración de su ciclo vital (a menudo anual), el zooplancton marino –que rara vez se extrae con fines comerciales– es un buen candidato para una evaluación de los impactos rápidos del cambio climático: su situación facilita los análisis comparativos, ya que los factores del «ambiente» se pueden separar de las repercusiones ocasionadas por la pesca (Mackas y Beaugrand, 2008). Algunos patrones pueden ser deducidos de observaciones recientes realizadas a escala regional. Se han observado desplazamientos y tendencias en la biomasa planctónica en el Atlántico septentrional (Beaugrand y Reid, 2003), el Pacífico septentrional (Karl, 1999; Chávez *et al.*, 2003) y el océano Índico meridional (Hirawake, Odate y Fukuchi, 2005), entre otros, pero el alcance temporal y espacial de éstos es limitado.

Una de las causas de la dificultad de estimar los efectos del calentamiento en los productores secundarios es que las distintas etapas ontogénicas manifiestan diferentes grados de susceptibilidad al estrés ambiental (Pechenik, 1989). Sorprendentemente, las especies euritérmicas y específicamente termo-tolerantes mediana y altamente intermareales podrían en realidad ser más vulnerables al cambio climático que las especies menos termo-tolerantes porque sus procesos vitales se suelen desarrollar más cerca de sus límites fisiológicos (Harley *et al.*, 2006). Esta pauta puede ser válida igualmente a escala latitudinal, ya que las especies que se encuentran en latitudes bajas pueden vivir más cerca de sus límites térmicos que las que se encuentran en latitudes más altas (Tomanek y Somero, 1999; Stillman, 2002).

McGowan *et al.* (2003) indican que ha habido cambios significativos en el ecosistema asociado a la corriente de California, por ejemplo un gran declive decádico en la biomasa planctónica junto a un aumento de la temperatura en el océano superior (Figura 14). Concretamente, los autores señalan los bruscos cambios de temperatura que ocurrieron en torno a 1976 y 1977, asociados con la intensificación del sistema de bajas presiones

FIGURE 14

Gráficos de distancia-tiempo de la profundidad de la isoterma de 12 °C (m; un índice sustitutivo de la profundidad de la termoclina y de la profundidad de la nutriclina) delante de la costa de California (~34° N) para a) 1950-75 y c) 1976-2000, y \log_e del volumen del macrozooplancton ($\text{cm}^3 \text{ 1 000 m}^{-3}$) para b) 1950-75 y d) 1976-2000. Las regiones que requieren una interpolación o extrapolación significativa se han sombreado en gris; las áreas cercanas a la costa en blanco corresponden a los puntos de afloramiento de la isoterma de 12 °C. Las estaciones se han marcado con un punto y sus etiquetas figuran encima del eje de cada gráfico. Las series cronológicas de e) del volumen de transporte a lo largo de la costa ($10^6 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$), calculadas entre las estaciones 80,55 y 80,90 para cada prospección, y f) índice mensual de anomalías de surgencia ($\text{m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ 1 000 m}^{-1}$; período base 1946-1997), son estimaciones del transporte de Ekman mar afuera por estrés de viento geostrofico a lo largo de la costa en 34° N, 120° O, y se muestran a la derecha de los gráficos de distancia-tiempo



Fuente: McGowan et al., 2003.

de las Aleutianas, y que coincidieron con otros cambios que se observaron en toda la cuenca del Pacífico. Los resultados de los trabajos de McGowan *et al.* (2003) son coherentes con la hipótesis de la «ventana de estabilidad óptima» (Gargett, 1997), según la cual la estabilización de la columna de agua a lo largo del límite oriental del Pacífico septentrional tendría por efecto reducir (realzar) la producción biológica en latitudes sureñas (o norteñas), donde la productividad se ve limitada por un menor aporte de nutrientes (o de luz). Las tendencias evidenciadas en la producción biológica total pueden sin embargo ocultar las complejas repercusiones del cambio climático. Al investigar las anomalías que han tenido lugar en la abundancia del zooplancton a lo largo de un período de 15 años en Columbia Británica, Mackas, Thompson y Galbraith (2001) observaron que las anomalías de biomasa por especies son mucho más pronunciadas que las anomalías que afectan a la biomasa anual total, y reconocieron que la variabilidad de la estructura de la comunidad zooplanctónica era mayor de cuanto podrían hacer suponer las tendencias tomadas por su biomasa total.

Una de las repercusiones mejor estudiadas de la variabilidad y cambio climático en el zooplancton marino es la experimentada por la comunidad de copépodos del Atlántico septentrional, que es la que aporta hasta el 90 por ciento de la biomasa zooplanctónica en esa región. Esta especie está dominada por los copépodos calanoides congénéricos *Calanus finmarchicus* y *C. helgolandicus*. *C. finmarchicus* se localiza principalmente al norte del frente oceánico polar (Beaugrand e Ibáñez, 2004), mientras que la especie pseudo-oceánica *C. helgolandicus* se encuentra en aguas más templadas al sur del mencionado frente, sobre todo entre los 40 y 60 °N (Beaugrand e Ibáñez, 2004; Bonnet *et al.*, 2005). En las regiones donde ambas especies coexisten (p. ej., en el mar del Norte), éstas presentan por lo general una diferente cronología estacional (Beaugrand, 2003). La abundancia de *C. finmarchicus* ha disminuido en la mayor parte del Atlántico septentrional desde el decenio de 1950, y ha sufrido un desplome en el mar del Norte en beneficio de *C. helgolandicus* (Beaugrand *et al.*, 2002). Los procesos de transporte desde las cuencas de hibernación profundas hasta las regiones de plataforma continental determinan la distribución y abundancia de *C. finmarchicus* (Speirs *et al.*, 2005), asociándose generalmente una abundancia elevada con una mayor riqueza de nutrientes en las aguas del Atlántico, ya sea porque los niveles de producción primaria han aumentado o porque el transporte ha sido directo, o por una combinación de ambos factores (Astthorsson y Gislason, 1995). Últimamente, Helaouet y Beaugrand (2007) han sugerido que los cambios de temperatura podrían haber sido por sí solos suficientes para afectar al nicho ecológico de ambas especies (*C. finmarchicus* reflejaría el destino del bioma Atlántico polar, y *C. helgolandicus* el del bioma de los vientos de poniente), lo que indicaría que las repercusiones del cambio climático a nivel del bioma son responsables del destino de estas especies. Los cambios en la dominancia de las especies se han traducido también en modificaciones fenológicas substanciales que afectan las interacciones tróficas, la estructura de la red trófica y el funcionamiento del ecosistema (Edwards y Richardson, 2004).

El krill antártico (*Euphausia superba*), una de las especies animales más abundantes de la Tierra, ha disminuido (desde el 38 hasta el 75 por ciento en una década) desde 1976 en el sector de alta latitud del Atlántico sudoccidental debido probablemente a la reducción del hielo marino invernal en torno a la península Antártica occidental (Atkinson *et al.*, 2004). El krill depende para subsistir de la muy productiva proliferación de fitoplancton de verano en el área que se extiende hacia el este de la península Antártica occidental y hacia el sur del frente polar. Los sálpidos, en cambio, que ocupan las extensas regiones de menor productividad del océano meridional y toleran más que el krill las aguas templadas, han aumentado en abundancia. Este cambio tiene consecuencias muy importantes para la red trófica del océano meridional, porque en este sistema el krill, y no los sálpidos, son el alimento principal de los pingüinos, focas y ballenas.

Es fundamental determinar las repercusiones que se manifiestan en las regiones en las que la vinculación de los productores secundarios a la producción pesquera es directa. Por ejemplo, la disminución de la importancia relativa de *Pseudocalanus* sp. en el Báltico, que se ha debido al calentamiento hidrográfico (MacKenzie y Schiedek, 2007), se ha relacionado con el tamaño y la condición de las poblaciones de peces (Möllmann, *et al.*, 2005). Isla, Lengfellner y Sommer (2008) investigaron en condiciones de laboratorio la respuesta fisiológica de *Pseudocalanus* sp. a diversos niveles de calentamiento por sobre la media decádica en el Báltico occidental, detectando un aumento de las tasas instantáneas de mortalidad y una reducción de la eficiencia de crecimiento neta ligada a la temperatura. Los autores pronosticaron que el aumento de la temperatura perjudicará a *Pseudocalanus* sp. y en consecuencia también a las poblaciones de peces en el mar Báltico.

El estudio más completo acerca de las repercusiones de la variabilidad climática en la producción del ecosistema marino –desde el zooplancton hasta los peces y desde las aguas inter-mareales hasta las aguas abiertas– es quizá el trabajo de Southward, Hawkins y Burrows (1995), que ha puesto de manifiesto muchos cambios en la abundancia en los taxones del Atlántico nororiental. Por último, Schmittner (2005) ha estimado que un trastorno en la circulación de volcamiento del Atlántico meridional conduciría al desplome de las poblaciones de plancton, que terminarían reduciéndose a menos de la mitad de su biomasa actual (véase la Sección 1.1.3).

2.4 Cambios en la distribución

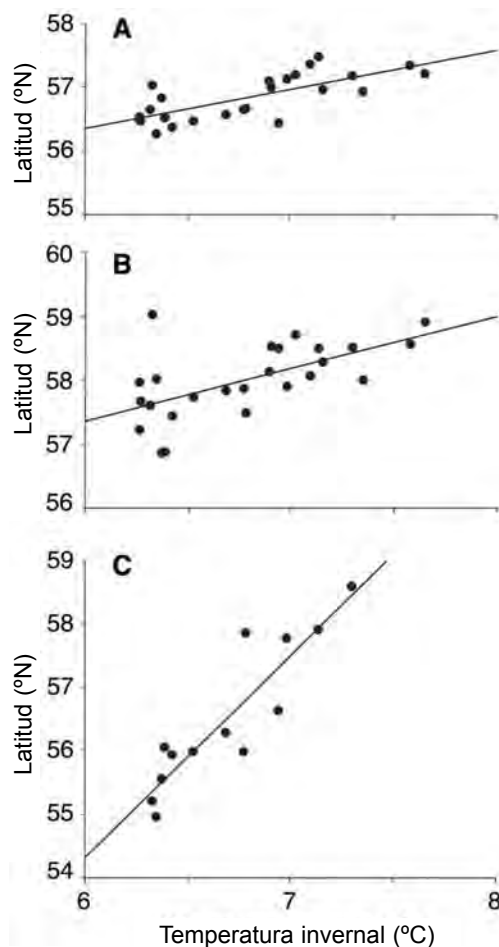
Por su influjo en las propiedades físicas de los ambientes marinos y acuáticos, los cambios climáticos desempeñan una función trascendental al definir el hábitat y la distribución de los peces marinos y acuáticos. Tales propiedades incluyen la temperatura, la salinidad, el ritmo de mezcla vertical y la circulación termohalina y eólica. Los índices de tolerancia ambiental (envolturas bioclimáticas), en consonancia con los cuales han evolucionado las poblaciones (véase p. ej. la Sección 2.1.1), se interrelacionan luego con estas condiciones ambientales que están controladas por el clima; se determinan así los hábitats preferidos o adecuados y la distribución de los organismos marinos y acuáticos.

Las investigaciones ecológicas y fisiológicas llevadas a cabo durante décadas documentan que las variables del clima juegan un papel de impulsores primarios en la distribución y dinámica del plancton y de los peces marinos (Hays, Richardson y Robinson, 2005; Roessig *et al.*, 2004). En correspondencia con las transformaciones regionales del clima oceánico, los registros de distribución mundial del plancton han mostrado notorios cambios en las comunidades fito y zooplanctónicas, así como la esperada translación hacia los polos de su ámbito de distribución geográfica, amén de cambios en el período de los picos de biomasa (Beaugrand *et al.*, 2002; deYoung *et al.*, 2004; Hays, Richardson y Robinson, 2005; Richardson y Schoeman, 2004). Algunas comunidades de copépodos se han desplazado no menos de 1 000 km hacia el norte. Beaugrand *et al.* (2002) han documentado una importante reorganización de las comunidades planctónicas, especialmente de crustáceos calanoides copépodos, en el este del océano Noratlántico y en las plataformas continentales de los mares europeos. En el caso de las especies de aguas templadas, se ha registrado una propagación en dirección norte de más de 10° de latitud a lo largo de los últimos 40 años, junto a una disminución en el número de especies de aguas más frías; estos fenómenos se asociaron tanto con la tendencia al aumento de las temperaturas en el hemisferio norte como con el índice de oscilación del Atlántico norte. Beaugrand *et al.* (2003) demostraron que, por conducto de tres procesos de control que tienen lugar en sentido ascendente desde el fondo (cambios en el tamaño medio de las presas, períodos estacionales y abundancia), que se suman a los efectos de la sobrepesca, estas fluctuaciones en la abundancia planctónica han ocasionado cambios en las tasas de reclutamiento del bacalao en el mar del Norte.

Se espera que, a causa del cambio climático, el ámbito de distribución geográfica de la mayor parte de las especies terrestres y marinas se desplace hacia los polos (Southward, Hawkins y Burrows, 1995; Parmesan y Yohe, 2003), tal como ocurrió durante el período de transición entre el Pleistoceno y el Holoceno (revisión de Fields *et al.*, 1993), aunque probablemente con amplitudes diferentes. Los desplazamientos de las comunidades de peces e invertebrados frente a las costas de América del Norte occidental y el Reino Unido han sido particularmente bien documentados. Estos dos sistemas presentan una situación de contraste interesante (véase más abajo), porque la costa occidental de América del Norte ha experimentado a lo largo de un período de 60 años un aumento significativo de las temperaturas del mar en las zonas de altura, mientras que la mayor parte de las costas del Reino Unido han sufrido un marcado enfriamiento durante los decenios de 1950 y 1960, calentándose solo a partir del de 1970 (Holbrook, Schmitt y Stephens, 1997; Sagarin *et al.*, 1999; Southward *et al.*, 2005). Se predice que las especies de mayor movilidad y capacidad migratoria, tales como las pelágicas pequeñas cuyos requisitos en materia de hábitat están definidos principalmente por características hidrográficas de temperatura y salinidad, responderán más rápidamente a la variabilidad climática interanual relacionada con su hábitat y distribución (Perry *et al.*, 2005; Figura 15). La mayor parte de los datos relativos al Atlántico septentrional,

FIGURA 15

Ejemplos de ámbitos de distribución de peces del mar del Norte que se han desplazado hacia el norte a causa del recalentamiento del clima. Se muestra la relación entre la latitud media y la media móvil de 5 años de las temperaturas invernales inferiores para (A) el bacalao, (B) el rape, y (C) el lumpeno



Fuente: Perry *et al.*, 2005.

mar del Norte y la costa del Reino Unido tienen una resolución excepcionalmente alta y se han integrado en series cronológicas muy largas, y por lo tanto proporcionan una información detallada sobre la variabilidad anual y las tendencias a largo plazo. A lo largo de 90 años, los períodos migratorios de los animales (p. ej. del calamar veteadado, *Loligo forbesi*, y la solla *Platichthys flesus*) han seguido las tendencias decádicas de la temperatura oceánica, atrasándose en las décadas frías y adelantándose hasta en uno o dos meses en los años cálidos (Southward *et al.*, 2005). La sardina (*Sardina pilchardus*) aumentó su producción de huevos en dos a tres órdenes de magnitud durante la reciente época de recalentamiento. En el mar del Norte, la abundancia de las especies adaptadas a las condiciones templadas (p. ej., la anchoa *Engraulis encrasicolus* y la sardina) ha aumentado desde 1925 (Beare *et al.*, 2004), y el ámbito de distribución de siete de ocho especies (p. ej., la faneca, *Trisopterus luscus*) se ha desplazado hasta 100 km hacia el norte por década (Perry *et al.*, 2005). Algunos de estos viajes son muy veloces y alcanzan un promedio de más de 2 km.año⁻¹ (Perry *et al.*, 2005). El extremo latitudinal superior de distribución del pez aguijón (*Entelurus aequoreus*), por ejemplo, se ha desplazado de Inglaterra meridional en 2003 a Spitzbergen en 2007 (Harris *et al.*, 2007). En el ambiente pelágico, los desplazamientos no solo son horizontales sino también verticales, y las especies responden a la tendencia al recalentamiento trasladándose a aguas más profundas y frías (Perry *et al.*, 2005; Dulvy *et al.*, 2008). Los registros relativos a los invertebrados inter-mareales que datan de 1934 muestran desplazamientos semejantes de las especies adaptadas a ambientes templados y fríos (p. ej., los percebes *Semibalanus balanoides* y *Chthamalus* spp., respectivamente) que reflejan los cambios decádicos en las temperaturas costeras (Southward, Hawkins y Burrows, 1995; Southward *et al.*, 2005).

Sagarin *et al.* (1999) vincularon un aumento de 2 °C de la temperatura de la superficie del mar en la bahía de Monterrey (California) entre 1931 y 1996 a un aumento significativo de las especies de ámbito de distribución sureño y a una disminución de las de ámbito norteño. Holbrook, Schmitt y Stephens (1997) observaron cambios análogos durante los últimos 25 años en las comunidades ícticas en hábitats de algas kelp frente a la costa de California. Existen también muchos casos de cambios en el ámbito de distribución debidos a la variabilidad climática interanual, relacionados en particular con eventos El Niño. En la costa de California, el área de desove de la anchoveta se expande hacia el norte durante los fenómenos de El Niño (Checkley *et al.*, 2009). Asimismo, el límite septentrional de distribución de las sardinias californianas en aguas del Canadá se relaciona estrechamente con la temperatura de la superficie del mar, y se expande hacia el norte entre junio y agosto para volver hacia el sur cuando el mar empieza a enfriarse (McFarlane *et al.*, 2005). Rodríguez-Sánchez *et al.* (2002) describieron cómo los hábitats principales de la sardina del Pacífico (*Sardinops caeruleus*) se modificaban en el sistema de la corriente de California, pasando del centro al sur y luego nuevamente al centro de su ámbito de distribución total durante el período comprendido entre 1931 y 1997 conforme los regímenes climáticos dominantes se iban alterando. Los hábitats que cruzan la plataforma continental también se ven afectados por las condiciones de productividad. El área de distribución geográfica de la sardina californiana en la temporada de desove muestra variaciones interanuales significativas, extendiéndose mar afuera durante La Niña y comprimiéndose en dirección a la costa durante El Niño (véase p. ej. Lynn, 2003).

En el sistema de surgencia de la corriente de California, la amplitud de las migraciones hacia el norte de la merluza del Pacífico (*Merluccius productus*) se correlaciona positivamente con el aumento de la temperatura del agua (Ware y McFarlane, 1995). Philips *et al.* (2007) también han observado una expansión hacia el norte de las áreas de desove de la merluza del Pacífico en el sistema de la corriente de California. La distribución de otras especies en las partes meridionales del sistema de dicha corriente y su relación con las variaciones de la oscilación de El Niño ha sido indicada por

Lluch-Belda, Lluch-Cota y Lluch-Cota (2005). Las variaciones experimentadas por la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) se han explicado por cambios en la capacidad de transporte (Csirke *et al.*, 1996) que dependen de los regímenes de productividad (Chávez *et al.*, 2003). En el Pacífico occidental, el listado (*Katsuwonus pelamis*) altera su pauta de distribución ajustándose a la zona de convergencia entre la piscina de agua caliente del Pacífico y el desplazamiento de la lengua fría del Pacífico oriental, en respuesta a los ciclos de El Niño (Lehodey *et al.*, 1997).

En los ecosistemas árticos se han observado traslaciones notables. Los conjuntos de diatomeas e invertebrados en los lagos árticos han evidenciado grandes rotaciones de especies, alejándose de las especies bentónicas para acercarse a las comunidades planctónicas de aguas templadas (Smol *et al.*, 2005). En el Ártico, la disminución de los hielos marinos ha tenido una distribución más regular que en el Antártico. Las poblaciones de osos polares (*Ursus maritimus*) han registrado descensos significativos en sus dos límites geográficos. En el límite sur de su área de distribución, los individuos están disminuyendo tanto en número como en peso corporal medio (Stirling, Lunn y Iacozza, 1999). Es probable que a causa del cambio climático los osos polares sean extirpados de muchas de las zonas en que son comunes en el presente, y que la población total acabe fragmentada en algunos grupos aislados (Wiig, Aars y Born, 2008). Los pingüinos y otras aves marinas de la Antártida han evidenciado respuestas drásticas a los cambios en la amplitud del hielo marino a lo largo del siglo pasado (Ainley *et al.*, 2003; Croxall, Trathan y Murphy, 2002; Smith *et al.*, 1999), en especial las especies que dependen de los hielos marinos tales como el pingüino adalida y el pingüino emperador (*Pygoscelis adeliae* y *Aptenodytes forsteri*, respectivamente) (Gross, 2005; Barbraud y Weimerskirch, 2001; Emslie *et al.*, 1998; Fraser *et al.*, 1992). A largo plazo, el hábitat de las aves que dependen de los hielos marinos sufrirá una reducción general a medida que los hielos de barrera se contraen o derrumban. Por el contrario, hace entre 20 y 50 años, los pingüinos que se alimentan en mar abierto, como el pingüino barbijo (*Pygoscelis antarcticus*) y el pingüino papúa (*P. papua*), invadieron las zonas que se extienden hacia el sur a lo largo de la península Antártica, existiendo pruebas paleontológicas de que el papúa ha estado ausente de la región de Palmer durante los precedentes 800 años (Emslie *et al.*, 1998; Fraser *et al.*, 1992).

Si los cambios climatológicos persistieran, las especies demersales alterarían también sus patrones de distribución y migración. Sin embargo, como el hábitat de las especies demersales incluye a menudo propiedades particulares del fondo marino (tales como los bosques de kelp y los arrecifes de coral) y tipos varios de sedimentos (rocas o arena), es probable que los patrones de distribución de dichas especies se alteren más lentamente que los de las especies pelágicas. Esto indica que los cambios en la distribución de las especies demersales podrían usarse como índice de los cambios persistentes a largo plazo en las condiciones del hábitat. Estos cambios en gran escala, que se mantienen durante por lo menos algunas décadas, ya han ocurrido en el pasado. Los efectos de los fenómenos de recalentamiento en el Atlántico septentrional desde el decenio de 1920 hasta el de 1940 y más adelante han sido muy bien documentados (Cushing, 1982; Brander *et al.*, 2003; Rose, 2005; Drinkwater, 2006). Tåning (1949) y Fridriksson (1948) describieron cómo el bacalao del Atlántico (*Gadus morhua*), el eglefino (*Melanogrammus aeglefinus*), las gallinetas (*Sebastes* spp.) y el fletán negro (*Reinhardtius hippoglossoides*) se extendieron hacia el norte, y que el bacalao se difundió 1 200 km más hacia el norte a lo largo de Groenlandia occidental respecto a su distribución anterior (Jensen, 1939, citado en Drinkwater, 2006). Estos cambios involucraron tanto a los invertebrados bentónicos como a los peces demersales (Drinkwater, 2006). En general, el ámbito de distribución de las especies adaptadas a las aguas templadas se expandió en dirección al norte, mientras que el de las especies adaptadas a aguas frías se contrajo en esa misma dirección. Más recientemente, se han observado importantes extensiones del ámbito de distribución de las especies marinas

de aguas tropicales y templadas en el Atlántico septentrional este (Quero, Du Buit y Vayne, 1998; Brander *et al.*, 2003) y en el mar del Norte (Brander *et al.*, 2003; Perry *et al.*, 2005; Clemmensen, Potrykus y Schmidt, 2007; Dulvy *et al.*, 2008).

Se ha sugerido (Harley *et al.*, 2006) que un debilitamiento de la advección costera asociada con el recalentamiento (Pisias, Mix y Heusser, 2001) podría en realidad echar abajo algunas barreras biogeográficas marinas que impiden en la actualidad la expansión del ámbito de distribución de las especies. Por ejemplo, el ámbito de distribución de dos especies de coral particularmente susceptibles al frío (el coral cuernos de ciervo, *Acropora cervicornis*, y el coral cuernos de alce, *Acropora palmata*) se ha expandido recientemente hacia el norte del Golfo de México (primera observación en 1998) de forma simultánea al aumento de la temperatura de la superficie del mar (Precht y Aronson, 2004). Aunque la prosecución de los desplazamientos hacia los polos se verá limitada en determinado momento por la disponibilidad de luz (Hoegh-Guldberg, 1999), los pequeños cambios de distribución pueden contribuir a crear nuevas zonas refugio en caso de futuros acontecimientos extremos de alteración de la temperatura de la superficie del mar.

El seguimiento prolongado de la presencia y distribución de una serie de organismos inter-mareales y de aguas someras en el sudoeste del Reino Unido ha mostrado varios patrones de cambio, en particular en el caso de los percebes, que coinciden ampliamente con los cambios en la temperatura registrados a lo largo de diversas décadas (Hawkins, Southward y Genner, 2003; Mieszkowska *et al.*, 2006). Resulta claro que las respuestas de estos organismos al cambio climático son más complejas que los cambios latitudinales simples que están relacionados con el aumento de la temperatura, puesto que existen complejas interacciones bióticas que se superponen a las interacciones abióticas (Harley *et al.*, 2006; Helmuth, Kingslover y Carrington, 2005). Se pueden citar como ejemplos la extensión hacia el norte de la distribución de los gasterópodos en California (Zacherl, Gaines y Lonhart, 2003) y la reaparición del mejillón común en Svalbard (Berge *et al.*, 2005).

2.5 Cambios en la abundancia

Los cambios en la abundancia y biomasa de las poblaciones marinas se deben a modificaciones en sus índices de reclutamiento y crecimiento y, en último término, a la capacidad productiva de la región que los alberga. Por ejemplo, los cambios de temperatura pueden tener repercusiones directas en la abundancia y biomasa porque la fisiología de los individuos sufre estrés (tal como se describió en la Sección 2.1), lo que los obliga a trasladarse a otros lugares, o en última instancia provoca su muerte. La temperatura puede también ejercer efectos indirectos en la abundancia ya que influye en el crecimiento y en los índices de reclutamiento. Las poblaciones que están en la parte más cercana a los polos de su área de distribución, tales como el bacalao del Atlántico en el mar de Barents, aumentan en abundancia con temperaturas más cálidas, mientras que las poblaciones que se encuentran más cercanas a las zonas ecuatoriales de su ámbito de distribución, tales como el bacalao en el mar del Norte, tienden a disminuir en abundancia a medida que las temperaturas aumentan (Ottersen y Stenseth, 2001; Sirabella *et al.*, 2001; Figura 9).

Las tasas de crecimiento individual más elevadas se traducen en una mayor productividad para toda la población, pero las poblaciones más productivas son aquellas que se encuentran en zonas en las que la temperatura y salinidad en el fondo del mar son más altas (Dutil y Brander, 2003). Sin embargo, Portner *et al.* (2001) encontraron que la tasa de crecimiento del bacalao era óptima a 10 °C, independientemente de la latitud a que se encontrasen las poblaciones estudiadas. Este cuadro relativamente simple se complica cuando también se toma en consideración la disponibilidad de alimento. Dado que las temperaturas en aumento determinan un incremento en las necesidades metabólicas de los peces, es posible que un suministro de alimentos mayor, además de

temperaturas más altas, conduzca a un crecimiento más rápido y a mejores resultados de reclutamiento en las poblaciones que se encuentran en las zonas más ecuatoriales de su ámbito de distribución. Beaugrand *et al.* (2003) encontraron que el aumento del índice de presas planctónicas podía explicar el 48 por ciento de la variabilidad de reclutamiento del bacalao del mar del Norte, y que los períodos de buen reclutamiento coincidían con un aumento de abundancia de las presas preferidas. Las poblaciones de bacalao del mar de Irlanda y del Banco Georges contienen, por lo tanto, individuos de tamaños considerablemente mayores que los que viven frente a las costas del Labrador o en el mar de Barents (Brander, 1994). Estas conclusiones conducen a la hipótesis que, en el caso del bacalao en el Atlántico septentrional, el índice de reclutamiento de las poblaciones que están en aguas frías es superior cuando las temperaturas aumentan, pero que el aumento de las temperaturas reduce el reclutamiento en las poblaciones que están en aguas templadas (Planque y Frédou, 1999; Figura 9). Sin embargo, cuando el suministro de alimento es abundante, las poblaciones que se encuentran en las áreas sureñas pueden superar los efectos de la intensificación metabólica debida a las temperaturas más cálidas, y aprovechar el aumento de los recursos alimenticios para incrementar su tasa de crecimiento. Pero esta relación puede no ser válida cuando las temperaturas más altas también causan cambios en la composición de las especies de plancton, de modo que su calidad energética alimentaria disminuye. Por ejemplo, Omori (1969) registró una relación carbono-nitrógeno más baja en el zooplancton del Pacífico tropical cálido en comparación con la que registró en el Pacífico sub-Ártico más frío.

Taylor y Wolff (2007) han propuesto que la diferencia en la calidad del plancton sería el factor que explicaría la excepcional producción de anchoveta en el sistema de surgencias de Perú. En resumen, las temperaturas más cálidas intensifican las tasas metabólicas; pero, en el caso de las poblaciones que se encuentran en las partes ecuatoriales de su ámbito de distribución, la insuficiencia o la mala calidad del alimento determinan que decline tanto el índice de reclutamiento como el crecimiento. Los estudios realizados en sistemas de agua dulce muestran resultados similares; por ejemplo, que la tasa de crecimiento de las especies de aguas frescas o frías como la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*), el coregono (*Coregonus commersoni*) y la gallineta (*Perca spp.*) aumenta en respuesta al incremento de la temperatura solo cuando el suministro de alimento es adecuado para satisfacer esta mayor demanda (Ficke, Myrick y Hansen, 2007).

En la Sección 1.3 se señaló que a causa del recalentamiento mundial la intensidad de los monzones ha aumentado y que, a consecuencia del aumento de los fenómenos de surgencia, la biomasa planctónica promedio en verano ha aumentado en el mar Arábigo (Goes *et al.*, 2005). Se espera que la intensificación de los ciclos hidrológicos en esta región influya también en los procesos limnológicos. El derretimiento de las nieves y glaciares en las montañas eurasiáticas puede traducirse en cambios en los flujos de los ríos Indo, Brahmaputra, Ganges y Mekong, que sostienen las grandes pesquerías fluviales y de llanos inundables y suministran nutrientes a los mares costeros. Las predicciones acerca de las consecuencias en los regímenes de flujo son inciertas, pero el aumento de la escorrentía y de la descarga puede estimular el rendimiento íctico debido a que la inundación de los llanos será más extensa y prolongada. En Bangladesh, un aumento del 20 a 40 por ciento de las áreas inundadas podría determinar un incremento de los rendimientos anuales totales de entre 60 000 a 130 000 toneladas. Estas ganancias potenciales podrían verse contrarrestadas por pérdidas mayores durante la estación seca debidas a la reducción de los flujos y a una mayor demanda de agua de riego; esto amenazaría la supervivencia de los peces y los expondría a una más fácil captura. La construcción de embalses hidroeléctricos y presas para irrigación y control de inundaciones podría igualmente contrarrestar las potenciales ganancias pesqueras (Mirza, Warrick y Ericksen, 2003).

El declive reciente de la abundancia de peces en los lagos del valle del Rift en África oriental se ha asimilado al impacto climático sufrido por los ecosistemas lacustres (O'Reilly *et al.*, 2003). El lago Tanganyika en particular se ha caracterizado, a lo largo de la historia, por encerrar una de las pesquerías pelágicas más productivas del mundo. La caída del 30 a 50 por ciento en las capturas de clupeidos desde finales del decenio de 1970 se ha atribuido en parte a factores ambientales, porque en el lago los rendimientos se habían mantenido elevados en condiciones de presión pesquera similares durante los anteriores 15 a 20 años, aunque al respecto se han expresado opiniones divergentes (Sarvala *et al.*, 2006). La merma de las capturas ha estado acompañada de la interrupción de los elevados patrones estacionales previos de captura, lo que indica que éstas serían independientes de procesos ecosistémicos impulsados por pautas hidrodinámicas debilitadas. Estos cambios en la pesquería pelágica son coherentes con las modificaciones en el funcionamiento de todo el ecosistema lacustre (O'Reilly *et al.*, 2003).

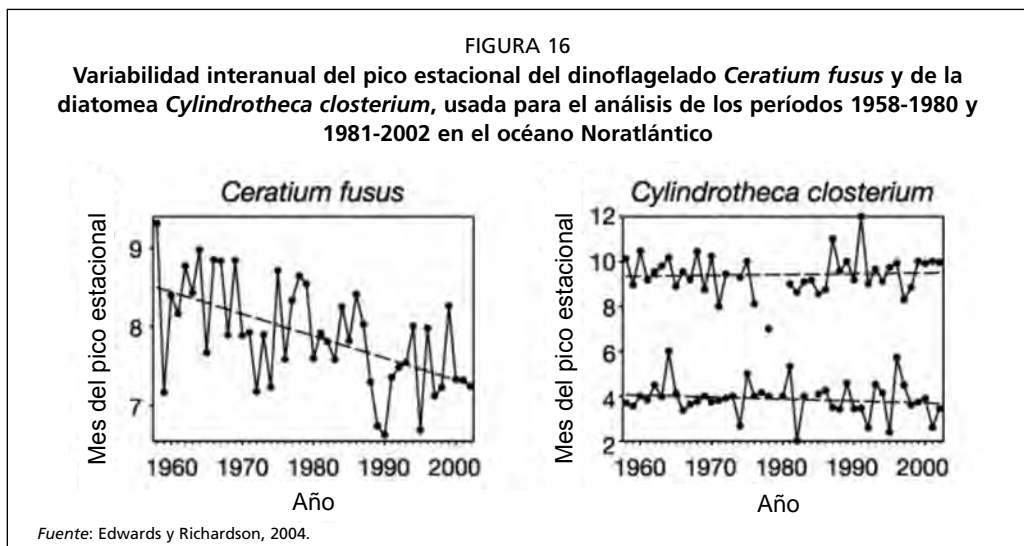
En los ecosistemas de agua dulce, una de las repercusiones más notorias del recalentamiento mundial sería la reducción de los hábitats aptos. En un estudio de simulación en el que se duplicó el CO₂ atmosférico, Mohseni, Stefan e Eaton (2003) calcularon una reducción de 36 y 15 por ciento del hábitat térmico idóneo para las especies de aguas frescas y frías, respectivamente, mientras que el hábitat para las especies de aguas templadas aumentaría en 31 por ciento. Este estudio estuvo basado en la tolerancia térmica máxima y mínima de 57 especies en 764 estaciones fluviales en los Estados Unidos de América.

2.6 Cambios fenológicos

Según estimaciones de Parmesan y Yohe (2003), a lo largo de los últimos 20 a 140 años, más de la mitad (59 por ciento) de 1 598 especies terrestres, de agua dulce o marinas han manifestado cambios fenológicos y/o de distribución medibles. Tales cambios tuvieron lugar sistemática y predominantemente en la dirección esperada correspondiente a las modificaciones regionales sufridas por el clima (Parmesan y Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003). Un resultado sorprendente ha sido que una gran proporción de las especies ha respondido a cambios climáticos recientes relativamente suaves (un recalentamiento mundial de 0,6 °C en promedio). La proporción de las especies silvestres que habían sufrido los efectos del cambio climático se estimó en el 41 por ciento de las estudiadas (655 de 1 598; Parmesan y Yohe, 2003).

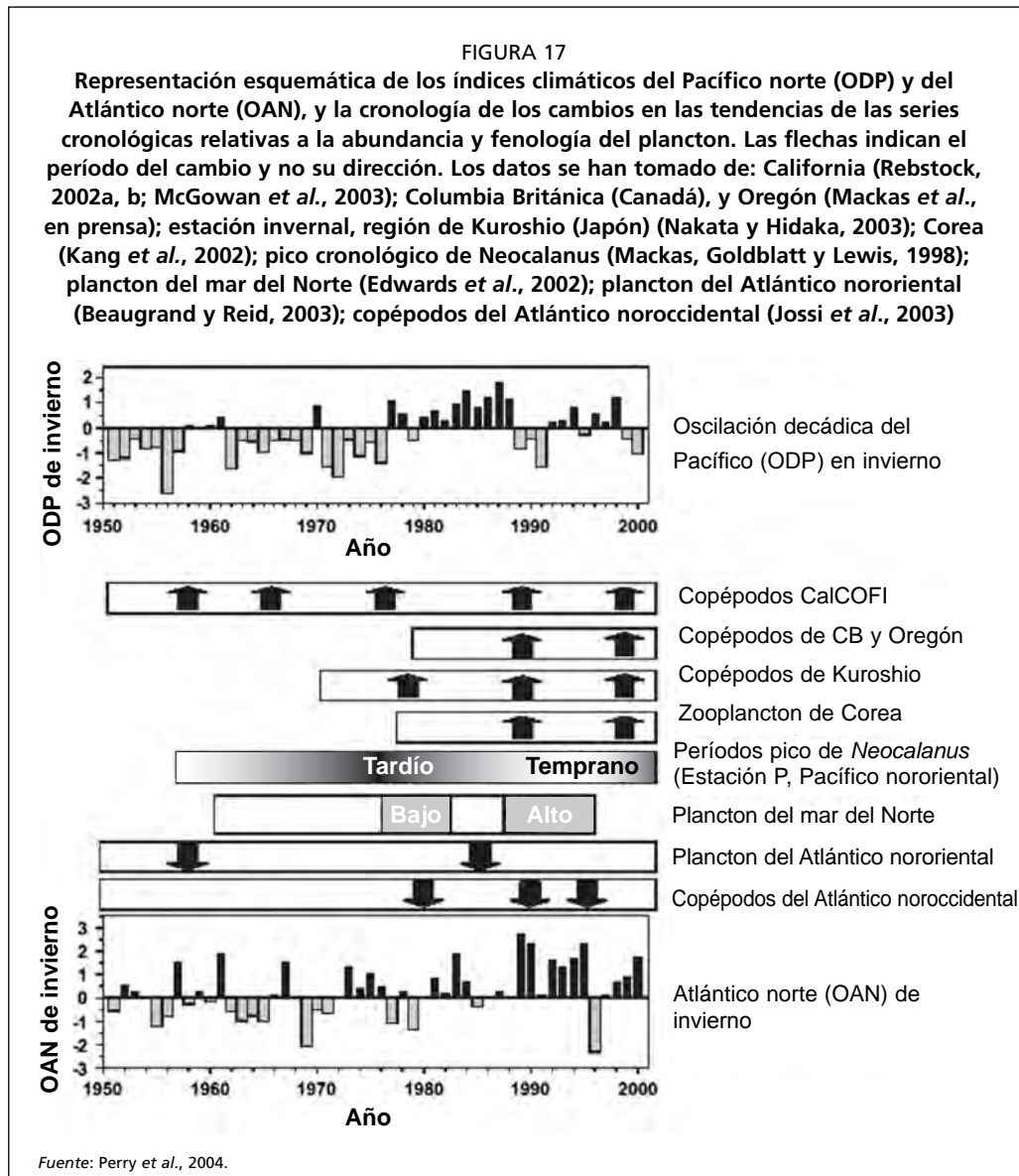
2.6.1 Ambientes oceánicos

Los cambios en el período de floración de los productores primarios y secundarios pueden causar desfases respecto a sus depredadores (hipótesis de la concordancia y discordancia propuesta por Cushing [1969], Sección 2.1.3). La eficiencia en la transferencia de la producción marina primaria y secundaria a los niveles tróficos superiores, tales como las especies de peces comercialmente importantes, depende principalmente del sincronismo temporal entre picos de producción trófica sucesivos en los sistemas templados. Por ejemplo, tanto en el Pacífico oriental norte (Mackas, Batten y Trudel, 2007) como en Atlántico nororiental (Greve *et al.*, 2004, 2005), la cronología demográfica del zooplancton está estrechamente relacionada con la temperatura encontrada por el zooplancton juvenil a comienzos de la primavera. Preocupa el hecho de que el recalentamiento de los mares pueda haber ya alterado radicalmente los procesos trofodinámicos marinos debido a relaciones depredador-presa asincrónicas (Stenseth y Mysterud, 2002; Abraham y Sydeman, 2004; Edwards y Richardson, 2004; Visser y Both, 2005). En el mar del Norte, por ejemplo, el pico estacional de los dinoflagelados se ha adelantado casi un mes, mientras que las diatomeas no han mostrado un patrón de cambio coherente (Edwards y Richardson, 2004; Figura 16) porque su mecanismo de reproducción se desencadena principalmente en función de los aumentos de la intensidad luminosa. Los copépodos han tenido



respuestas más variables, pero el pico estacional de algunas especies se registra ahora más temprano en el año (Edwards y Richardson, 2004). Beaugrand *et al.* (2003) y Reid *et al.* (2003) han demostrado que, en el mar del Norte, después de mediados del decenio de 1980, las fluctuaciones en la abundancia del plancton debidas al cambio climático han afectado a la supervivencia de las larvas de bacalao a causa de un desajuste entre el tamaño de la presa (copépodos calanoides) y larvas de un tamaño de más de 30 mm. El período de desove de la almeja Báltica (*Macoma balthica*) en Europa noroccidental también depende de la temperatura. Las tendencias recientes del recalentamiento han conducido a un desove precoz pero no a una floración más temprana del fitoplancton primaveral, lo que ha ocasionado un desfase temporal entre la producción de larvas y el suministro de alimento (Philippart *et al.*, 2003). Otra complicación relacionada con los mecanismos de concordancia y discordancia es que es preciso tomar en cuenta la amplitud de los picos y un posible efecto de umbral (Stenseth y Myrseth, 2002; Durant *et al.*, 2005). Durant *et al.* (2005), por ejemplo, demostraron que en el caso de la relación arenque/ frailecillo la abundancia de arenques era el factor que estructuraba la concordancia entre el depredador y su presa.

Mackas, Batten y Trudel (2007) han examinado las series cronológicas de la abundancia y fenología de los copépodos basándose en datos derivados de estudios de remolque neto y del Registro Planctónico Continuo en el Pacífico oriental norte sub-Ártico a lo largo de las últimas décadas. Las dos respuestas más marcadas observadas fueron los cambios latitudinales en los centros de abundancia de muchas especies (en dirección al polo bajo condiciones térmicas templadas), y los cambios en la cronología del ciclo vital del copépodo *Neocalanus plumchrus* (tiempos adelantados en varias semanas durante los años cálidos y en los lugares más templados). Las observaciones del zooplancton y los altos índices tróficos (peces, aves) en el Pacífico septentrional mostraron pautas coherentes en estrecha correlación con las grandes fluctuaciones del clima oceánico de un año a otro y de una década a otra, como las reflejan las anomalías de la temperatura de primavera en la superficie de la capa de mezcla. Como los cambios en la cronología del desarrollo zooplanctónico no pueden ser explicados únicamente por la aceleración fisiológica, se ha formulado la hipótesis de que las cohortes presentan índices de mortalidad diferenciados (Mackas, Goldblatt y Lewis, 1998). Mackas, Batten y Trudel (2007) llegan a la conclusión de que en los ambientes fuertemente estacionales, las temperaturas anormalmente altas pueden proporcionar pistas engañosas que contribuyen al desfase temporal entre los acontecimientos del ciclo vital y de la insolación –que tiene una regularidad estacional casi fija–, la estratificación y el suministro de alimento. Hay indicios de que estos cambios cronológicos pueden ser coherentes entre sí en varias cuencas oceánicas (Figura 17; Perry *et al.*, 2004). Edwards



y Richardson (2004) también notaron que la temperatura del agua afecta al período de transición ontogénica, y que esto podría conducir a disociar los cambios que tienen lugar en el ambiente larval de los indicadores de los que se vale la población adulta.

2.6.2 Aguas continentales

Muchos lagos están respondiendo con procesos de adaptación fenológica a la precocidad del rompimiento de los hielos y a las temperaturas más cálidas. En varios de los grandes lagos de Europa, la floración primaveral de las algas ahora se adelanta aproximadamente cuatro semanas (Gerten y Adrian, 2000; Straile y Adrian, 2000). En muchos casos en que la floración primaveral del fitoplancton se ha anticipado, el zooplancton no ha respondido de forma similar, y las poblaciones están disminuyendo porque su emergencia ya no corresponde a la elevada abundancia de algas (Gerten y Adrian, 2000). Por ejemplo, en un lago del noroeste de los Estados Unidos de América la floración del fitoplancton se adelantó 19 días entre 1962 y 2002, mientras que el pico del zooplancton ha seguido un patrón más variable, con algunas especies que registran precocidad y otras que se mantienen estables (Winder y Schindler, 2004 a, b). También se ha demostrado la existencia de cambios fenológicos en el caso de algunas especies de peces silvestres y cultivadas (Ahas, 1999; Elliott, Hurley y Maberly, 2000). Puesto que

no todos los organismos responden de forma semejante, la magnitud de las respuestas fenológicas entre especies ha afectado las interacciones de la cadena trófica (Winder y Schindler, 2004a).

2.7 Invasiones de especies y enfermedades

A escala mundial, los brotes de enfermedades han aumentado a lo largo de los últimos 30 años en muchos grupos marinos, en especial los corales, equinodermos, mamíferos, moluscos y tortugas (Ward y Lafferty, 2004). Las causas de la mayor frecuencia de las enfermedades siguen siendo inciertas, aunque el aumento de la temperatura es un factor no ajeno al incremento de los trastornos patológicos que afectan a muchos grupos (Harvell *et al.*, 2002). Enfermedades no antes constatadas también han aparecido en nuevas zonas debido a cambios en la distribución de hospedantes o patógenos, muchas veces en respuesta al cambio climático (Harvell *et al.*, 1999).

La ecología de ciertos organismos patógenos humanos asociados con el ambiente acuático también se ha vinculado con los cambios en las temperaturas. *Vibrio parahaemolyticus* es un patógeno frecuente de las gastroenteritis causadas por el consumo de ostras crudas; y, pese a que este organismo tiene una distribución mundial, rara vez está presente cuando la temperatura del agua es inferior a 15 °C (ICMSF, 1996). El brote de gastroenteritis por ostras de Alaska registrado en 2004 se extendió 1 000 km más allá del límite septentrional documentado para las ostras que causan esta enfermedad debida al mencionado organismo (McLaughlin *et al.*, 2005). Se ha informado que desde 1997 la temperatura media del agua durante julio y agosto en la región involucrada aumentó en 0,21 °C al año. Esto indica que el alza de la temperatura de la superficie del mar puede determinar peligros microbianos en zonas donde éstos nunca antes se habían observado (p. ej., el brote de diarrea por *V. parahaemolyticus* en Puerto Montt [Chile] en 2004, 2005 y 2006; González-Escalona *et al.*, 2005; Fuenzalida *et al.*, 2007). *Vibrio cholerae* está en asociación simbiótica con el zooplancton, y debido a la transmisión de este patógeno a través del agua y el pescado, los acontecimientos climáticos extremos pueden conducir a la agudización de las situaciones de riesgo (Lipp *et al.*, 2002). Los fenómenos vinculados al cambio climático, como tormentas y crecidas, pueden ser responsables del transporte de patógenos como los virus (*Norovirus*, virus de la hepatitis A) desde las fuentes de aguas de desecho hasta las zonas donde crecen los crustáceos. Los bivalvos, que son organismos que se alimentan por filtración, pueden bioconcentrar los virus a niveles muy superiores a los del agua (Richards, 2001). Por lo tanto, en los programas de gestión de inocuidad del pescado es necesario tomar en consideración estos peligros al hacer evaluaciones de riesgos.

Existen también cambios latitudinales relacionados con las enfermedades en ambientes terrestres y marinos debidas a una respuesta directa del patógeno o a la respuesta de su vector. Debido al cambio climático, pueden aumentar el desarrollo y el índice de supervivencia de los patógenos y la transmisibilidad y vulnerabilidad del huésped ante la enfermedad, aunque con el calentamiento el número de individuos que componen un subconjunto de patógenos puede disminuir liberando huéspedes patógenos (Harvell *et al.*, 2002). Al respecto, se tienen escasas pruebas en los ecosistemas marinos, excepto para los mamíferos marinos, los invertebrados marinos, tales como ostras, y ciertas algas (*Zostera marina*) (aunque los mecanismos de patogénesis de estos dos últimos grupos se desconocen), y la mayor parte de las tasas de crecimiento de las bacterias marinas y hongos presentes en los ecosistemas coralíferos, y su presencia podría correlacionarse positivamente con el aumento de la temperatura (Harvell *et al.*, 1999).

Una excepción es la extensión de dos parásitos protozoarios (*Perkinsus marinus* y *Haplosporidium nelsoni*) desde el Golfo de México hasta la bahía de Delaware y más al norte, donde han causado mortalidad masiva en la ostra del Atlántico (*Crassostrea virginica*). Las temperaturas invernales, siempre inferiores a 3 °C, limitan el desarrollo

de la enfermedad de la espora multinucleada desconocida, que es causada por el patógeno protozoario *Haplosporidium nelsoni* (Hofmann *et al.*, 2001), y se espera que la propagación hacia el polo de este y otros patógenos continúe conforme estas temperaturas invernales se hagan más infrecuentes. Este ejemplo ilustra también la importancia de la información estacional al considerar los efectos del cambio climático, ya que en el presente caso es la temperatura invernal la que controla la difusión del patógeno.

Se ha comprobado que algunos fenómenos de mortalidad masiva de peces pelágicos se han debido a enfermedades, como el caso de mortalidad de sardinas en las costas australianas, causado por un virus (Gaughan, 2002); sin embargo, estos fenómenos han estado relacionados con la introducción del agente patógeno por el hombre y no con el cambio climático. Otros casos de mortalidad masiva, tales como la observada en la sardina de Marruecos (*Sardina pilchardus*) en 1997, parecen estar más relacionados con cambios ambientales abruptos. En un solo año (1991), el ámbito de distribución del parásito de la ostra *Perkinsus marinus* se extendió hacia el norte, desde la bahía de Chesapeake hasta Maine, es decir un desplazamiento de 500 km. Los censos levantados entre 1949 y 1990 mostraron que el parásito tenía una distribución estable desde el Golfo de México hasta su límite norteño en la bahía de Chesapeake. La rápida expansión ocurrida en 1991 se ha atribuido a temperaturas invernales superiores a la media más que a una introducción humana o a un cambio genético (Ford, 1996).

Marcogliese (2001) reconoció que los parásitos de agua dulce y los organismos marinos sufrirán los efectos del cambio climático directamente, pero también indirectamente a través de esos mismos efectos sobre sus huéspedes. El cambio climático puede influir asimismo en la selección de modos diferentes de transmisión y en la virulencia (Marcogliese, 2001).

Además de permitir la expansión de las zonas de distribución natural, las temperaturas más cálidas pueden facilitar el establecimiento y propagación de especies introducidas deliberada o accidentalmente (Carlton, 2000; Stachowicz *et al.*, 2002b).

Algunos autores han mencionado que, debido a influencias antropogénicas, la proliferación de algas nocivas (FAN) ha aumentado en todo el mundo (Smayda, 1990; Hallegraeff, 1993), mientras que otros han sostenido que la variabilidad del clima (además de una vigilancia y sensibilización mayores) es un factor igualmente importante (Sellner, Doucette y Kirkpatrick, 2003). Edwards *et al.* (2006) han mostrado que los florecimientos algales nocivos se ha intensificado efectivamente en algunas zonas del Atlántico nororiental, pero no de manera homogénea, limitándose a algunos tipos de hábitat específicos. Es evidente que un aumento de la proporción de dinoflagelados respecto a la de diatomeas se ha constatado en el mar del Norte meridional (Hickel, 1998) y en el Báltico (Wasmund, Nausch y Mattahaus, 1998), y se ha pronosticado en muchos modelos de cambio climático (véase la Sección 2.2.2). La dominancia de los dinoflagelados se relacionó con temperaturas invernales más suaves. Si estos cambios climáticos llegaran a persistir, el fenómeno proliferativo podría conducir a la emergencia de un nuevo régimen de sucesión fitoplanctónico (Edwards *et al.*, 2006). Aunque la actividad de los coccolitofóridos, detectada por instrumentos satelitales, no puede ser clasificada como un caso de proliferación de algas nocivas (Smyth, Tyrell y Tarrent, 2004), esta manifestación se correlaciona estrechamente con las temperaturas cálidas y la baja salinidad que se registran frente a la costa septentrional de Noruega y el mar de Barents. Por ejemplo, en el lado opuesto del Atlántico, en la región del Gran Banco de Terranova, se han observado cambios en la relación diatomeas/dinoflagelados, con una abundancia creciente de los segundos (sobre todo *Ceratium arcticum*) (Johns *et al.*, 2003). Estos cambios, registrados desde comienzos del decenio de 1990, se han vinculado en esa región con las variaciones hidroclimáticas, en especial el aumento de la estratificación y la estabilidad, que indican un progresivo refrescamiento causado probablemente por el recalentamiento climático regional.

Según registros geológicos del Atlántico y Pacífico de Canadá, entre la edad glacial tardía y el Holoceno temprano, cuando la temperatura estival de la superficie del mar era mucho más cálida (alcanzando los 58 °C), hubo un período de alta producción sostenida de microalgas causantes de marea roja (Mudie, Rochon y Levac, 2002). Este fenómeno indujo a los autores a manifestar que el recalentamiento mundial ha tenido mucho que ver con el aumento de la frecuencia de las mareas rojas y otros tipos de proliferación de algas nocivas a lo largo de la historia (véase también Dale, 2001).

Una última repercusión, aún por evaluar adecuadamente, consiste en el agotamiento de la capa de ozono a consecuencia del aumento de la concentración de CO₂ (Austin, Butchart y Shine, 1992). Este proceso tendrá como resultado la intensificación de la radiación ultravioleta en la superficie del océano, que afectará probablemente a los procesos biológicos. La respuesta de una determinada especie a la exposición a rayos UV podría depender de la presencia de otras especies (Harley *et al.*, 2006). Por ejemplo, se comprobó que el fitoplancton marino estaba protegido contra los daños causados por los rayos UVB al ser co-cultivado con virus marinos (Jacquet y Bratbak, 2003).

2.8 Repercusiones en la red trófica, desde el plancton hasta los peces

Los cambios en la composición y abundancia, que son impulsados por las alteraciones climáticas, modificarán la diversidad de las especies y acarrearán consecuencias en las funciones del ecosistema, por ejemplo en cuanto a productividad (Duffy, 2003) y resistencia a invasiones de especies (Stachowicz *et al.*, 2002a; Duffy, 2003). La comprensión de la relación entre diversidad de especies y el funcionamiento de los ecosistemas constituye un vacío en la investigación sobre ecología marina que está aún abierto a investigaciones en el ámbito del cambio climático.

Es probable que el cambio climático afecte tanto directa como indirectamente a los ecosistemas y a las especies que éste alberga por conducto de los procesos relacionados con las redes tróficas, las cuales mantienen, al mismo tiempo, relaciones recíprocas diferenciadas (Figura 7). La predominancia de procesos directos o indirectos será variable según los sistemas y dependerá a menudo de si la estructuración de estos últimos procede desde arriba, desde abajo o si es central (Cury *et al.*, 2000). Por ejemplo, el aumento en la frecuencia de las proliferaciones del zooplancton gelatinoso ha sido observada (en el mar de Bering: Brodeur, Sugisaki y Hunt, 2002) y aumentará, según se pronostica, a causa del recalentamiento mundial (en el mar del Norte: Attrill, Wright y Edwards, 2007). En el Pacífico tropical, parece que predominan los efectos directos en las especies de peces pelágicos dominantes, mientras que los procesos relacionados con la red trófica son más significativos en la parte occidental del golfo de Alaska, y lo son aún más en el mar de Barents (Ciannelli *et al.*, 2005; Ottersen *et al.*, 2008).

Frank, Petrie y Shackell (2007) mostraron que la modalidad del forzamiento trófico está estrechamente relacionada con la riqueza de especies y la temperatura. Los autores sugieren que las áreas muy frías y pobres en especies pueden fácilmente sucumbir ante un control descendente y recuperarse lentamente (o no recuperarse jamás); y que las áreas más templadas con mayor número de especies pueden oscilar entre un control descendente o ascendente según los índices de explotación y posiblemente también los cambios de régimen térmico.

La conectividad de la red trófica también desempeña un papel. Mientras que en las redes tróficas tradicionales un cierto número de depredadores se alimenta de presas diferentes de forma equilibrada, hay muchos casos en los que una especie alimento es la que domina, ejerciendo por consiguiente una función de control significativa: el capelán (*Mallotus villosus*) en los mares boreales del Atlántico septentrional, el carbonero (*Theragra chalcogramma*) en el mar de Bering, las pequeñas especies pelágicas en las regiones de surgencia (Cury *et al.*, 2000), etc. Aun cuando existen varias especies de peces que pueden servir de presas, existe a menudo un invertebrado que domina el siguiente nivel en sentido descendente (a menudo un copépodo, Ware y

Thomson, 1992) cuyas fluctuaciones decádicas con frecuencia están acompañadas con un dinamismo sincrónico que distingue las principales etapas larvales y juveniles del pez (p. ej., Beaugrand *et al.*, 2003; Beaugrand, 2004; Heath y Lough, 2007). Sin embargo, por lo general la presencia de una única especie que juega el papel de canal energético ascendente primario hacia los niveles tróficos superiores hace sumamente difícil relacionar la dinámica de un determinado nivel trófico superior con un determinado nivel inferior (Pimm, Lawton y Cohen, 1991; Rice, 1995). Es por esto que la capacidad predictiva de los modelos de análisis de los impactos del cambio climático en las redes tróficas es escasa.

El siguiente ejemplo describe esta compleja situación. La dinámica del bacalao del mar de Barents (*Gadus morhua*), del capelán (*Mallotus villosus*) y del arenque (*Clupea harengus*) manifiesta fuertes interacciones y está influenciada por las diferentes modalidades de la cosecha. La cosecha y la depredación del capelán por el arenque pueden ocasionar el colapso de la población, mientras que la depredación por el bacalao (*Gadus morhua*) retarda la recuperación del capelán tras un episodio de colapso (Hjermann, Stenseth y Ottersen, 2004a). La temperatura y el índice de oscilación del Atlántico norte se correlacionan positivamente con el crecimiento del bacalao hasta la edad de cuatro años, pero esta correlación no se produce en el caso de los peces más viejos, los cuales se ven más afectados por la proporción entre bacalao y capelán (Hjermann, Stenseth y Ottersen, 2004b). El enlace entre pares de especies también puede variar de un área a otra. Por ejemplo, la estructura del desfase cronológico en el sistema del mar de Barents indica que el efecto indirecto del arenque en el bacalao es más importante que el efecto directo (Hjermann, Stenseth y Ottersen, 2004a, b), mientras que en el mar Báltico ocurre lo contrario (Köster *et al.*, 2001). Por lo tanto, el efecto que el arenque ejerce en el bacalao depende del tamaño de la población de bacalao en el mar de Barents, pero en el mar Báltico este efecto es menor (Hjermann *et al.*, 2007). Esta es la manera en que funciona probablemente el desfase cronológico entre los efectos del clima y los efectos biológicos; y la sola posición trófica no constituye un indicador preciso acerca de si las poblaciones responden al clima directamente o con retraso (p. ej., Ottersen, Stenseth y Hurrell, 2004; Post, 2004).

Lo más común es observar cambios sincronizados en varios niveles tróficos, sin una clara relación causal. En el mar del Norte, se han constatado modificaciones en la composición y productividad de las comunidades planctónicas y bentónicas desde 1955 (Clark y Frid, 2001) que desde mediados del decenio de 1980 pueden haber reducido la supervivencia de los bacalao jóvenes (Beaugrand *et al.*, 2003). Se han detectado profundas variaciones en la biodiversidad pelágica (Beaugrand *et al.*, 2002) y en la composición de las comunidades ícticas (Genner *et al.*, 2004; Perry *et al.*, 2005). Los cambios en la estacionalidad o en la repetición de los fenómenos hidrográficos o en los períodos productivos podrían verse afectados por los enlaces tróficos (Stenseth *et al.*, 2002, 2003; Platt, Fuentes-Yaco y Frank, 2003; Llope *et al.*, 2006). Las temperaturas elevadas han determinado un aumento de mortalidad de los huevos y larvas de la solla roja (*Pseudopleuronectes americanus*) (Keller y Klein-MacPhee, 2000) y conducido a migraciones de desove más tardías (Sims *et al.*, 2004).

Un incremento de 2 °C de la temperatura de la superficie del mar podría dar lugar a la desaparición de los bivalvos de la Antártida y patelas del océano Austral (Peck, Webb y Bailey, 2004). De acuerdo con los pronósticos sobre calentamiento del agua de superficie y el aumento de la producción primaria en las medias y altas latitudes, las poblaciones de atún podrían extenderse por las regiones que hoy son templadas (Loukos *et al.*, 2003).

El efecto directo de la temperatura en el índice de reclutamiento del bacalao en distintas áreas del Atlántico septentrional ha sido reinterpretado por Sundby (2000), quien indica que, además de dicho efecto directo, es probable que la temperatura haya representado un factor supletorio en la abundancia del zooplancton, la cual a su vez tiene

un efecto considerable en la supervivencia de las larvas. El autor sostiene que, al menos en el mar de Barents, los cambios que afectan al zooplancton se deben a la advección de aguas templadas y ricas en zooplancton del Atlántico provenientes del mar de Noruega. En el propio mar de Noruega, la temperatura por sí podría ser el factor que controla directamente el crecimiento de los copépodos, en especial *Calanus finmarchicus*. Sundby (2000) sugiere además que la abundancia de la población zooplanctónica depende asimismo de la abundancia de su presa, el fitoplancton. En último término, según las observaciones de Planque y Frédou (1999, Figura 9), la ventana térmica óptima para la abundancia del bacalao podría estar dada por la combinación y la interacción de un efecto térmico directo en esta especie, pero también por los efectos indirectos de la temperatura en la red trófica, los cuales están modulados por los procesos de advección. En virtud de estos procesos, y dependiendo de la dirección del flujo, la abundancia de bacalao estará relacionada con las temperaturas frías o templadas. Las conclusiones de Sundby valdrán seguramente para estas especies en el mar del Norte pero igualmente para otros lugares, porque los copépodos son la presa principal de los pequeños peces pelágicos tales como el arenque y el capelán.

2.9 Cambios de régimen y otros acontecimientos ecosistémicos extremos

El concepto de «cambios de régimen» es un mecanismo recientemente adoptado, según el cual la interacción entre variabilidad climática y cambio climático afecta a la dinámica del ecosistema. El término se suele definir comúnmente con arreglo a la noción de estados estables múltiples de un sistema físico o ecológico, una transición rápida de un estado semipermanente a otro y un enlace con el proceso de forzamiento climático (deYoung *et al.*, 2004). Aunque los cambios de régimen han sido observados en los ecosistemas terrestres, de aguas dulces y marinos (Scheffer *et al.*, 2001a; deYoung *et al.*, 2004), su dinámica subyacente sigue siendo una cuestión polémica (deYoung *et al.*, 2008). En un contexto ecológico, los cambios de régimen se propagan a través de varios niveles tróficos (Cury y Shannon, 2004; Scheffer *et al.*, 2001; Carpenter, 2003), y son por consiguiente procesos en los que un único mecanismo de forzamiento involucra la totalidad del ecosistema.

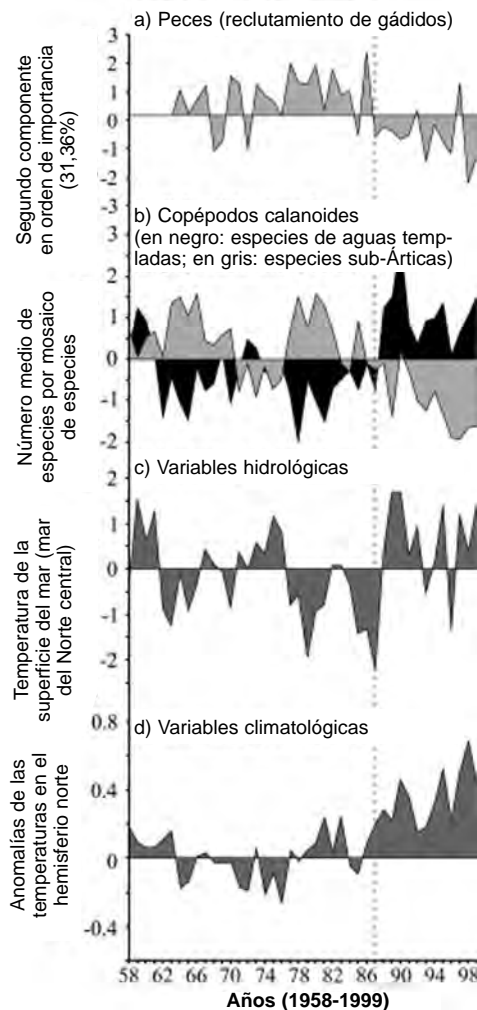
Aunque en los ecosistemas marinos los cambios de régimen se atribuyen por lo general al forzamiento climático, estos cambios también pueden ser producidos por la sobrepesca, la contaminación o una combinación de ambas (Hare y Mantua, 2000; Jackson *et al.*, 2001; Beaugrand *et al.*, 2002; Daskalov, 2002; Frank *et al.*, 2005; Greene y Pershing, 2007). Del mismo modo, se ha observado que en los lagos los cambios de régimen son tanto impulsados por el cambio climático (Carpenter, 2003; Smol *et al.*, 2005) así como mediados por la sobrepesca y la contaminación (Carpenter, 2003; Scheffer y Van Ness, 2004). Al comparar la dinámica de los cambios de régimen en los ambientes dulceacuícola y marino, Scheffer y Van Nes (2004) concluyeron que en ambos sistemas pueden existir mecanismos similares de atracción (que determinan por lo tanto cambios de régimen ocasionales). Los autores plantearon no obstante que los cambios de régimen bentónicos pueden tener lugar fácilmente pero ser de carácter relativamente local, mientras que los cambios de régimen en océano abierto podrían no surgir tan fácilmente pero ser mayores en magnitud y escala.

Una consideración importante puesta de manifiesto por Hsieh *et al.* (2005) es que las respuestas biológicas al cambio climático pueden ser no lineales (p. ej., un cambio de régimen) pese a que los cambios abióticos subyacentes sean lineales y estocásticos. La capacidad amplificadora de los ecosistemas de las señales climáticas (Taylor, Allen y Clark, 2002) indica que los cambios graduales futuros del clima pueden provocar respuestas biológicas repentinas y quizá impredecibles cuando los ecosistemas pasan de un estado a otro (véase p. ej., Smol *et al.*, 2005). Por esta razón, los cambios biológicos pueden seguir patrones que van de las relaciones suaves y casi lineales entre el factor de forzamiento y la respuesta biológica (Collie, Richardson y Steele, 2004) a una relación abrupta no lineal

entre el factor de forzamiento y las variables de la respuesta (Scheffer *et al.*, 2001a; Collie, Richardson y Steele, 2004). Estos patrones pueden comprender relaciones discontinuas que exhiben una respuesta de histéresis, en la que la variable de forzamiento sobrepasa un umbral crítico produciendo, en la variable de respuesta, situaciones de inestabilidad durante su tránsito de un estado de equilibrio al siguiente (Scheffer *et al.*, 2001; Collie, Richardson y Steele, 2004). La diferencia entre las tres respuestas surge cuando la variable de forzamiento se invierte. Para que un régimen discontinuo se invierta, la variable de forzamiento debe superar un segundo umbral crítico, que es más bajo que el primero, y que por lo tanto exhibe histéresis (Collie, Richardson y Steele, 2004).

Los cambios de régimen en gran escala son particularmente significativos si se consideran sus consecuencias potenciales. A escala de las cuencas, los cambios de régimen se han constatado en el Atlántico septentrional a comienzos del decenio de 1960 y finales del de 1980 (Reid, Borges y Svendsen, 2001; Beaugrand, 2004; Genner *et al.*, 2004; Clark y Frid, 2001, Figura 18), y en el Pacífico septentrional en 1925, 1945, 1977, 1989 y 1998 (Hare y Mantua, 2000; Benson y Trites, 2002; King, 2005).

FIGURA 18
Cambios mensuales a largo plazo (1958-1999) en peces, plancton y el medio ambiente en el océano Atlántico septentrional. a) Cambios a largo plazo en el reclutamiento de peces (principalmente de las especies de gádidos eglefino y bacalao). b) Composición a largo plazo de las especies de copéodos calanoides (en negro, las especies de aguas templadas; en gris, las especies sub-Árticas). c) Cambios en la temperatura de la superficie del mar. d) Cambios en las anomalías de las temperaturas en el hemisferio norte



Fuente: tomado con modificaciones Beaugrand *et al.*, 2004.

Durante la fase negativa de la oscilación del Atlántico norte del decenio de 1960, el Atlántico nororiental estuvo caracterizado por una alta biomasa de copépodos calanoides de tamaño promedio alto y por una gran abundancia de *Calanus finmarchicus* (Beaugrand *et al.*, 2003). En la estructura de la comunidad planctónica del Atlántico septentrional se observaron modificaciones que coincidieron con un cambio de régimen climático que ocurrió a mediados del decenio de 1980, junto a la disminución del tamaño medio de los copépodos calanoides, el retraso en la aparición de *Calanus* de primavera a finales de verano, la disminución de la biomasa total de copépodos y una disminución en la abundancia de eufáusidos (Beaugrand *et al.*, 2003, Figura 18). La modificación de la biomasa planctónica coincidió con cambios en el clima, en el reclutamiento de especies de peces comerciales y en la biomasa desovante de la población (SSB; Parsons y Lear, 2001). La señal de cambio en la biomasa zooplanctónica ocurrió dos años más tarde que la señal evidenciada por el índice de oscilación del Atlántico norte (Lees *et al.*, 2006). Durante el decenio de 1960 (fase negativa de la oscilación del Atlántico norte), el reclutamiento de bacalao (*Gadus morhua*), eglefino (*Melanogrammus aeglefinus*), plegonero *Merlangius merlangus*) y carbonero (*Pollachius virens*) en el mar del Norte tocó niveles sin precedentes durante el período denominado «explosión de los recursos de gádidos» (Hislop, 1996; Beaugrand *et al.*, 2003). No se observaron clases anuales abundantes de carbonero, bacalao o plegonero después de finales del decenio de 1980 al poco tiempo de concluir el cambio de régimen climático en el Atlántico septentrional y las modificaciones en la biomasa planctónica. Esto se puede atribuir a una alta mortalidad de peces, al cambio climático o a ambos fenómenos (Beaugrand *et al.*, 2003; Lees *et al.*, 2006). El reclutamiento del bacalao, carbonero y plegonero en el mar del Norte pareció variar de un reclutamiento medio relativamente alto a un reclutamiento medio relativamente bajo en torno a finales del decenio de 1980, manifestando una correlación positiva con la biomasa zooplanctónica, con retrasos de dos, cinco y seis años, respectivamente (Lees *et al.*, 2006). La biomasa desovante de bacalao varió de un nivel alto a un nivel bajo y casi estable a finales de ese decenio. La biomasa de la población reproductora del carbonero y plegonero ha evidenciado un nivel bajo y casi estable desde finales del decenio de 1970 y mediados del de 1980, respectivamente (Lees *et al.*, 2006).

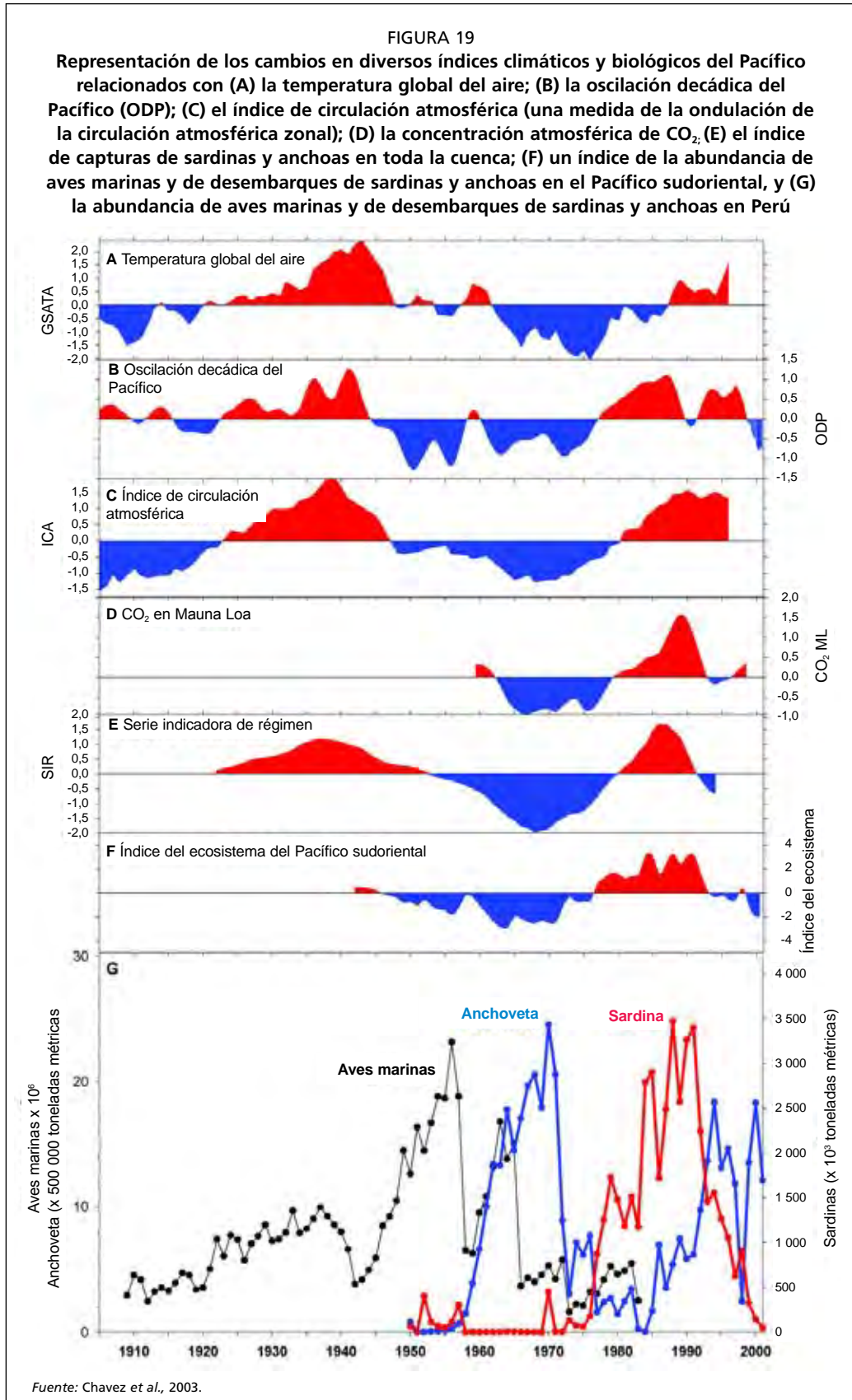
Los cambios de régimen climático, evidentes en la oscilación decádica del Pacífico en 1977, 1989 y 1998, han estado asociados cada vez con modificaciones ecológicas en gran escala (Hare y Mantua, 2000; Benson y Trites, 2002; King, 2005). La biomasa zooplanctónica total del Pacífico septentrional registró su fase más persistente y positiva entre 1965 y 1970 y alcanzó su valor más positivo en 1968, para disminuir y alcanzar, en 1989, su punto más bajo jamás registrado, manteniéndose en valores constantemente bajos entre 1990 y 1997 (Lees *et al.*, 2006). Esta variación coincidió con el cambio de régimen climático postulado para 1989. No obstante, no se observaron variaciones en la biomasa planctónica del Pacífico septentrional tras el cambio de régimen climático de 1977. En concomitancia con el desplazamiento climático, el reclutamiento del fletán de Groenlandia (*Reinhardtius hippoglossoides*) en el mar de Bering pasó de una fase alta a una baja entre 1978 y 1982. En el golfo de Alaska, el reclutamiento del bacalao negro (*Anoplopoma fimbria*) pasó de una fase alta a una baja entre 1980 y 1981. El reclutamiento del fletán del Pacífico (*Hippoglossus stenolepis*), del chancharro alacrán (*Sebastes alascanus*) y del halibut del Pacífico (*Atheresthes stomias*) pasó de regímenes bajos a regímenes altos a finales del decenio de 1970. Clark y Hare (2002) incorporaron este concepto de regímenes de productividad oceánica alta y baja en un modelo general del reclutamiento poblacional para el halibut del Pacífico porque habían encontrado que el reclutamiento era más alto durante los regímenes cálidos. Los autores concluyeron que para un mismo tamaño de población reproductora el reclutamiento del halibut del Pacífico podía duplicarse en función del régimen de productividad. Más recientemente, se ha informado de algunas variaciones ecológicas en gran escala que han tenido

lugar en coincidencia con el cambio de régimen climático en el Pacífico septentrional postulado para 1998. King (2005) informó de una merma de productividad en toda la cadena trófica central del Pacífico septentrional, de un aumento de productividad en el sistema de la corriente de California y de un aumento de productividad en algunas áreas del golfo de Alaska y el oeste del Pacífico septentrional, pero de una aparente ausencia de respuesta en el mar de Bering y las islas Aleutianas.

Chávez *et al.* (2003) observaron que varias características de todo el océano Pacífico septentrional y meridional habían cambiado a comienzos del decenio de 1950 y finales del de 1970 (Figura 19). En las regiones subtropicales de ambas cuencas oceánicas, las condiciones climatológicas más templadas fueron favorables para las poblaciones de sardinas, mientras que condiciones más frescas lo fueron para la anchoa, aunque varios otros cambios en el suministro de nutrientes, en las gallinetas, el salmón, el atún y en las aves marinas también concordaron con las condiciones climatológicas cálidas y frescas. Chávez *et al.* (2003) atribuyeron estos cambios a grandes alteraciones espaciales y temporales en la pendiente del nivel del mar, y por consiguiente a la proximidad de la termoclina a la superficie del mar y el ulterior suministro de nutrientes en las capas oceánicas superiores.

Varios autores han constatado una aparente sincronía de fluctuaciones (o regímenes) que derivaría de la abundancia de poblaciones ícticas provenientes de diversas partes de la misma cuenca oceánica o que incluso cruzan los océanos. Este fenómeno ha sido muy claro en el caso de las pequeñas especies pelágicas (véase p. ej. Kawasaki, 1992), aunque no exclusivamente (véase p. ej. Bakun, 1996; Klyashtorin, 2001; Chávez *et al.*, 2003; Weijerman, Lindeboom y Zuur, 2005). Cabría concluir que los cambios a escala planetaria de las pautas de circulación atmosférica pueden producir fluctuaciones aparentemente relacionadas en poblaciones de peces muy distantes unas de otras. Sin embargo, este tipo de análisis ha sido objeto de críticas que se han apoyado en consideraciones estadísticas y mecanicistas (Fréon, Mullon y Voisin, 2003; Stenseth *et al.*, 2003). Overland *et al.* (2008) llegaron a la conclusión de que si bien las variables climáticas pueden presentar fuertes teleconexiones dentro de cada una de las cuencas oceánicas, los efectos de las teleconexiones entre cuencas y el potencial sincronismo climático-biológico a lo largo de varias décadas son por lo general mucho más débiles. Overland *et al.* (2008) también notaron que las anomalías climáticas mensuales, los acontecimientos del tipo El Niño más la variabilidad de «ruido rojo» pluridécada de banda ancha tenían efectos acumulativos. Cuando esta variabilidad se transfiere a los sistemas biológicos, los desfases cronológicos y efectos de retroalimentación, además de algunos comportamientos no lineales, hacen que dichos sistemas respondan a los cambios climáticos presentando una combinación de fluctuaciones lentas, de tendencias prolongadas y de cambios escalonados, difícilmente predecibles, pero inevitables. A estas influencias de los sistemas naturales sobre el posible sincronismo en gran escala de las poblaciones ícticas se añaden las influencias humanas, por ejemplo el desplazamiento de las embarcaciones de pesca y de experiencia desde California a América del Sur ocurrido tras el colapso de la pesquería californiana de la sardina en los decenios de 1940 y de 1950 (Ueber y MacCall, 1992), y las tendencias comunes en las capturas de arenque entre Islandia y Columbia Británica (Canadá) resultantes del desarrollo de tecnologías y mercados similares (Hamilton, Otterstand y Ogmundardottir, 2006).

De Young *et al.* (2008) presentan un marco conceptual que permite detectar, predecir y manejar los cambios de régimen que tienen lugar en el océano, y concluyen que la capacidad de adaptación o de gestión de estos cambios depende de la singularidad de los cambios y de nuestra habilidad para entender sus causas y las vinculaciones entre los componentes del ecosistema y de nuestra capacidad de observación. Como la probabilidad de aparición de cambios de régimen producidos por el clima es mayor cuando la resiliencia del ecosistema (entendida como la perturbación que éste puede tolerar antes de mudar su situación, véase p. ej. Scheffer *et al.*, 2001a; Cropp y Gabrica,



2002; Folke *et al.*, 2004), se reduce por efecto de la acción del ser humano, por ejemplo cuando algunas especies, grupos de edad o niveles tróficos que desempeñan funciones esenciales son eliminados, o cuando se introducen desechos o sustancias contaminantes

(Folke *et al.*, 2004), surge la interrogante de si la capacidad de recuperación del ecosistema permitirá a éste soportar los cambios climáticos antropogénicos que puedan surgir en el futuro.

En el contexto del cambio climático mundial es interesante considerar un conjunto separado de acontecimientos biológicos no lineales que pueden ser generados no por influencias climáticas lineales sino por un clima más tormentoso. Este asunto ha sido planteado en dos estudios. Trenberth *et al.* (2007) informaron recientemente de que las tormentas tropicales en el Atlántico septentrional y el Pacífico septentrional oeste habían aumentado en un 75 por ciento, y Saunders y Lea (2008) demostraron que existía una elevada correlación entre la temperatura en la superficie del mar y la frecuencia e intensidad de los huracanes en el océano Atlántico. El aumento de las tormentas puede alterar los regímenes de perturbación en los ecosistemas costeros y determinar cambios en la diversidad, y por consiguiente en el funcionamiento del ecosistema. Las marismas, manglares y arrecifes de coral son particularmente vulnerables a estos efectos (véase p. ej. Bertness y Ewanchuk, 2002; Hughes *et al.*, 2003). Es bien sabido además que los arrecifes de coral son susceptibles al agua dulce y a los efectos de turbidez y sedimentación, que varían según los patrones climáticos costeros. Se ha informado ya de numerosas comunidades coralíferas que han sido exterminadas o dañadas simplemente a causa de fenómenos pluviales extremos (véase p. ej. Alongi y McKinnon, 2005; Fabricius, 2005).

3. HIPÓTESIS SOBRE LAS REPERCUSIONES DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LA PRODUCCIÓN PESQUERA Y EN LOS ECOSISTEMAS

3.1 Repercusiones generales

El cambio climático supone varios factores vinculados con el aumento de las concentraciones de gases de efecto invernadero en la atmósfera. Estos factores, que se enumeran detalladamente en la Sección 1 de este informe, incluyen el aumento de la temperatura y de la acidificación de los océanos, la subida del nivel del mar y factores afines tales como cambios en el comportamiento de los vientos, en la fuerza de las tormentas, en patrones de precipitación, etc. A éstos se agregan factores de estrés no climáticos que afectan a los ambientes marinos, tales como las actividades de captura, la contaminación, la introducción de especies no nativas, las modificaciones de hábitats y de zonas costeras y los cambios en el agregado de nutrientes y la escorrentía, cuyas repercusiones son variables en el espacio (Halpern *et al.*, 2008). Los factores de estrés no climáticos de los sistemas de aguas dulces incluyen la sobreexplotación, la presencia de estructuras tales como los embalses que obstruyen el paso de los flujos hídricos, las modificaciones del hábitat, la introducción de especies no nativas, la contaminación y el agregado de nutrientes (Schindler, 2001). La interacción de estos fenómenos dificulta la formulación de conclusiones generales acerca del impacto de cambio climático global en los sistemas marinos y acuáticos, pero no impide hacer predicciones más finas para las zonas locales, siempre que se identifiquen correctamente los factores mundiales y regionales de estrés en su conjunto. Por ejemplo, aunque el recalentamiento de los océanos es generalizado, el incremento de las temperaturas no se produce con la misma intensidad en todos los lugares, y en cambio algunas zonas se están refrescando (Sección 1.1). Del mismo modo, la salinidad del océano Mundial va en disminución, pero con amplias variaciones regionales (Sección 1.2).

Sin embargo, las repercusiones generales sobre los sistemas acuáticos y marinos resultantes de los cambios en gran escala relacionados con la temperatura, los vientos y la acidificación pueden pronosticarse, y en algunos casos con un alto grado de confianza. Estas repercusiones ocurrirán en diversas escalas temporales, que van desde las repercusiones rápidas (unos pocos años) hasta las lentas (varias décadas) y por lo común encajan con cambios de diversas categorías: los ligados a los patrones de distribución y abundancia, a la fenología (cronología), y a la composición, estructura y

dinámica de las comunidades de especies, incluida su productividad (Hennessy *et al.*, 2007).

3.1.1 Escalas temporales rápidas

Se estima con un alto nivel de confianza que el incremento de las temperaturas tendrá efectos negativos en la fisiología de los peces porque el aporte de oxígeno a los tejidos disminuye cuando la temperatura aumenta. Más concretamente, a determinadas temperaturas, un sistema circulatorio evolucionado será incapaz de suministrar oxígeno suficiente para satisfacer las necesidades metabólicas de los tejidos (Pörtner y Knust, 2007). Este proceso representa el fundamento fisiológico de los cambios observados y previstos en la distribución y abundancia (reclutamiento), pudiendo ser más significativo para las especies de altas latitudes y polares, muchas de las cuales tienen una baja tolerancia a los cambios de temperatura (especies estenotérmicas). En no pocas especies de peces polares el número de eritrocitos es reducido, y por lo tanto la eficacia de su mecanismo de transporte de oxígeno es menor cuando por efecto de la temperatura la demanda metabólica aumenta (Roessig *et al.*, 2004). Es probable que este factor de restricción fisiológica limite considerablemente la producción de acuicultura. A corto plazo, las altas temperaturas pueden producir índices de conversión alimentaria y de crecimiento más elevados, pero con el continuo aumento de las temperaturas es probable que la productividad de las especies cultivadas disminuya, ya que son incapaces de desplazarse (nivel de confianza mediano). Se espera que la localización óptima para las especies de acuicultura se desplace hacia los lugares más cercanos a los polos (Stenevik y Sundby, 2007).

Los factores que limitan la fisiología se traducirán en cambios en la distribución tanto de las especies de aguas dulces como de las marinas y causarán probablemente variaciones en su abundancia, porque los procesos de reclutamiento están bajo la influencia de las alteraciones de la temperatura y patrones de circulación (Sección 2.5). Los cambios más acentuados y rápidos afectarán a las poblaciones que se localizan en los bordes de su ámbito de distribución, de tal modo que las especies que están tanto en los límites de las áreas ecuatoriales como polares se desplazarán hacia los polos (nivel de confianza alto). Este tipo de respuesta será más rápido en el caso de las especies pelágicas muy móviles (Harley *et al.*, 2006), como ya ha quedado demostrado por el comportamiento del atún en el Pacífico tropical en respuesta a la variabilidad del fenómeno de oscilación meridional El Niño (Lehodey *et al.*, 1997), del zooplancton y de los peces pelágicos en el Pacífico nororiental (Ware y McFarlane, 1995; McFarlane y Beamish, 2002; Mackas, Batten y Trudel, 2007), de los pequeños pelágicos en el Canal de la Mancha (Hawkins, Southward y Genner, 2003) y del arenque de Noruega en el Atlántico nororiental (Sissener y Bjørndal, 2005). Se ha observado que las especies menos móviles, a menudo demersales, se desplazan también hacia las zonas polares (Perry *et al.*, 2005; Drinkwater, 2006) o a zonas de mayor profundidad y a los centros de surgencia fríos (Clark, 2006).

En concomitancia con el cambio climático, se esperan modificaciones en la cronología de los acontecimientos del ciclo biológico (fenología, Sección 2.6) (nivel de confianza alto). Las especies de vida corta y de tasa de rotación rápida, por ejemplo el plancton, el calamar y los pequeños peces pelágicos, son las que con mayor probabilidad experimentarán estos cambios. Éstos se traducirán, para algunas, en una proliferación planctónica primaveral anticipada (Mackas, Goldblatt y Lewis, 1998; Edwards y Richardson, 2004), pero no para otras (Greve *et al.*, 2005; Hays, Richardson y Robinson, 2005), y también en variaciones de composición ya que los tiempos de desarrollo de los componentes de las comunidades marinas se habrán alterando. En consecuencia, habrá desfases entre los ciclos de vida tempranos de los peces respecto a sus presas, y ello acarreará fallos en el reclutamiento y un declive en la abundancia (véase p. ej. Platt, Fuentes-Yaco y Frank, 2003; Sección 2.1.3).

3.1.2 Escalas temporales intermedias

A escalas temporales intermedias de unos años a una década, los factores de estrés fisiológicos inducidos por la temperatura y los cambios fenológicos repercutirán en la eficiencia de reclutamiento y por consiguiente en los índices de abundancia de muchas poblaciones marinas y acuáticas (nivel de confianza alto). Las primeras especies en sufrir repercusiones serán probablemente una vez más las de vida más corta y tasas de rotación más rápidas, porque la biomasa de las especies longevas tiende a ser menos dependiente del reclutamiento anual. Estas repercusiones se evidenciarán seguramente con más agudeza en los extremos del rango de distribución de las especies y se podrán manifestar en forma de cambios de distribución de los peces (es decir, pérdidas en las poblaciones situadas más al sur). Los cambios en la abundancia alterarán la composición de las comunidades marinas y acuáticas y tendrán posibles consecuencias en la estructura y productividad de estos ecosistemas marinos (Worm y Duffy, 2003), en particular si son afectadas especies clave o de alto impacto (Harley *et al.*, 2006). Como estos son procesos que implican varias incógnitas, la predicción de impactos y direcciones respecto a un caso específico solo se puede hacer con un bajo nivel de confianza. Sin embargo, la predicción de impactos netos en la comunidad, tales como los impactos en la biomasa total o en la productividad, puede hacerse con un nivel de confianza intermedio, debido a las dinámicas de compensación que actúan entre los miembros de los varios grupos funcionales que componen la comunidad (Mackas, Thompson y Galbraith, 2001; Jennings y Brander, 2008).

El incremento de la estratificación vertical se ha pronosticado para muchas áreas marinas (véase p. ej. Houghton, 2001) y lagos (Ficke, Myrick y Hansen, 2007), y se espera que se traduzca en un mezclamiento vertical debilitado y por lo tanto en un menor aporte de nutrientes en las capas fóticas productivas, y en una productividad mermada (nivel de confianza intermedio). Además, se ha predicho que el aumento de la estratificación producirá alteraciones en el equilibrio del reciclado de los nutrientes entre las zonas pelágicas y bentónicas, y que favorecerá las rutas y peces pelágicos en detrimento del bentos (Frank, Perry y Drinkwater, 1990). Esto ocasionará cambios en la composición de las especies (p. ej. en el Báltico, Mackenzie *et al.*, 2007) y afectará a la cronología de los procesos del ciclo biológico (p. ej. en el Pacífico, Mackas, Batten y Trudel, 2007, y en el Atlántico, Greve *et al.*, 2005). Se dispone de pruebas acerca del aumento de la estratificación vertical respecto al océano Pacífico septentrional (Freeland *et al.*, 1997) y el Atlántico septentrional (Curry y Mauritzen, 2005; véase también la Sección 1.2); sus repercusiones en los niveles tróficos inferiores en el Pacífico noroccidental (Chiba *et al.*, 2004) y en la productividad íctica en los lagos de África oriental (O'Reilly *et al.*, 2003) también ha quedado demostrada.

3.1.3 Escalas temporales largas

Las repercusiones pronosticadas en los sistemas marinos a escalas temporales largas (decádicas) dependen de los cambios pronosticados de producción primaria en los océanos y de su transferencia a niveles tróficos más elevados. A este respecto los niveles de confianza son aún bajos (Brander, 2007) pero cada vez más prometedores (Jennings *et al.*, 2008; Cheung *et al.*, 2008). En la Sección 2.2 se describen varios estudios en que se han propuesto modelos de respuestas globales de producción oceánica primaria al cambio climático. Hay diferencias significativas entre los modelos. Gracias a las predicciones regionales el nivel de confianza ha aumentado porque los procesos específicos involucrados se conocen mejor, como por ejemplo en el caso del mar Arábigo (Goes *et al.*, 2005). La producción primaria puede aumentar en el futuro en algunas regiones de latitudes altas debido al calentamiento y reducción de la cubierta de hielo, pero disminuir en las regiones de latitudes bajas a causa de la debilitación de la mezcla vertical de las aguas y el reabastecimiento de nutrientes (Sarmiento *et al.*, 2004), los cambios en la circulación y las repercusiones humanas directas (Cruz *et al.*,

2007). El resultado de estos procesos es que la producción primaria puede aumentar en algunas zonas pero disminuir en otras, con un impacto global neto desconocido (Brander, 2007).

Los modelos y los estudios paleo-oceanográficos indican que la biomasa planctónica disminuirá en un 50 por ciento en el Atlántico septentrional durante los períodos en que la circulación meridional de convección es débil (Schmittner, 2005). En cambio, los modelos biológicos y físicos acoplados indican aumentos mundiales de la producción marina primaria neta de 0,7 a 8,1 por ciento pero con grandes diferencias entre las regiones (Sarmiento *et al.*, 2004). La mayor parte de los estudios de simulación concluyen, sin embargo, que en general la producción marina primaria neta disminuirá a causa del cambio climático, aunque con grandes variaciones regionales. Las observaciones empíricas de los cambios en la producción primaria neta a lo largo de las últimas décadas han mostrado en realidad un decremento, pero también con una gran variabilidad regional (Gregg *et al.*, 2003).

Otros estudios de simulación han evidenciado que los cambios en la composición del fitoplancton darán lugar probablemente a organismos más pequeños (Bopp *et al.*, 2005) y ocurrirán en consonancia con las variaciones estacionales (Hashioka y Yamanaka, 2007). Los cambios en la producción regional y en la composición de las especies repercutirán en todos los niveles tróficos, incluidos los mamíferos marinos, en especial aquellos cuya distribución, ya restringida, tiene pocas oportunidades de ampliarse (Learmonth *et al.*, 2006).

Últimamente Jennings *et al.* (2008) propusieron un nuevo enfoque para estimar los impactos del cambio climático en la producción mundial de pescado en función de las propiedades del ecosistema. Los autores observaron que en los ecosistemas marinos existen relaciones notablemente constantes y simples entre el tamaño corporal y la adquisición y transferencia de energía, y señalaron que esta aproximación podía servir para evaluar el papel del cambio de la temperatura del clima y la producción primaria en los índices de producción de niveles tróficos superiores y para establecer una línea de referencia para la evaluación de las repercusiones en la pesca (Jennings y Blanchard, 2004). Este trabajo aún está en curso (véase <http://web.pml.ac.uk/quest-fish/default.htm>).

Cheung *et al.* (2008), usando un enfoque algo diferente, referido al rango de distribución geográfica actual observado, los niveles tróficos, la producción primaria y las capturas, encontraron una relación significativa entre producción primaria y las capturas de las pesquerías, con una gran probabilidad de cambios en los emplazamientos en donde se realizan las capturas máximas. No obstante, muchas de las repercusiones de los cambios mundiales en los ecosistemas marinos serán probablemente de naturaleza no lineal, y los cambios pequeños en el forzamiento pueden dar lugar a respuestas de gran magnitud. Por ejemplo, Beaugrand *et al.* (2008) identificaron un límite térmico crítico en el Atlántico septentrional en el que, según se ha informado, ocurren alteraciones abruptas.

3.2 Estudios de caso

Un método de estudios de caso ilustra las respuestas generales y particulares de los ecosistemas marinos y de aguas dulces específicos al cambio climático. Los temas estudiados serán el Ártico, el Atlántico septentrional, el Pacífico septentrional, las surgencias, el Pacífico sudoccidental, los arrecifes de coral, los sistemas de agua dulce, y los sistemas de acuicultura.

3.2.1 Ártico

La Evaluación del Impacto Climático en el Ártico (ACIA, por su sigla en inglés) (Symon, 2005; véase también Schrank, 2007) consiste en evaluaciones y predicciones de las repercusiones del cambio climático en los ecosistemas árticos. Las hipótesis del cambio climático en los sistemas marinos del Ártico son muy inciertas porque la mayoría de los modelos se han enfocado en los efectos atmosféricos (Schrank, 2007).

TABLA 2
Cambios ecológicos de largo plazo con alta probabilidad de ocurrencia en los sistemas marinos del Ártico resultantes del calentamiento climático

	Fitoplancton	Zooplancton	Bentos	Peces	Mamíferos marinos y aves marinas
Distribución	Aumento del ámbito espacial de la producción primaria en el océano Ártico central.	Los límites de distribución se desplazan hacia el norte.	Los límites de distribución se desplazan hacia el norte.	Los límites de distribución se desplazan hacia el norte. Alteraciones en el período y en la localización de las áreas de desove, y en la alimentación.	Desplazamiento hacia el polo de la distribución de las especies.
Producción	Aumento de la producción en las plataformas continentales del océano Ártico, mar de Barents y mar de Bering.	Difícil de predecir; depende de la época de floración del fitoplancton y de la temperatura del agua.	Difícil de predecir; depende de la floración del fitoplancton y de la temperatura del agua. La producción de cangrejos y camarones puede disminuir.	Depende de la época de floración del fitoplancton y de las pautas de deriva de los huevos y larvas.	Disminuciones en las especies que viven en ambientes helados, y aumentos en las que viven en ambientes templados; la producción de aves marinas depende de la disponibilidad de alimento.
Composición y diversidad de las especies	Depende de la profundidad de la mezcla de aguas: una mezcla profunda favorece los flagelados.	Los copépodos árticos adaptables se ven favorecidos.	La abundancia de especies de aguas frías disminuye; las especies de aguas templadas aumentan en abundancia.	El bacalao, arenque, carbonero y algunos peces planos se desplazarán probablemente hacia el norte y serán más abundantes; el bacalao polar y el fletán negro tendrán distribución restringida y disminuirán en abundancia.	Disminución de los osos polares, focas anilladas, focas de Groenlandia, focas capuchinas, focas manchadas, focas fajadas, y quizá de las focas barbudas. Aumento de las focas comunes y grises. Posible disminución de varias especies de ballenas. La gaviota blanca y los mérgulos probablemente disminuirán.

Fuente: Loeng, 2005.

Los cambios físicos pronosticados para 2050 incluyen un aumento de la temperatura del aire de 5 °C, un aumento de las precipitaciones del 6 por ciento, un alzamiento del nivel del mar de 15 cm, un aumento de la nubosidad del 5 por ciento, una reducción de 20 días del período de duración de los hielos marinos y una reducción del 20 por ciento de los hielos invernales con grandes áreas libres de hielo en verano (Schrack, 2007). Las consecuencias ecológicas esperadas (nivel de confianza alto) de estos cambios físicos serán las siguientes (Tabla 2; Loeng, 2005; Schrank, 2007):

- a causa de la disminución de los hielos marinos la producción primaria puede incrementarse dos a cinco veces respecto al presente, aunque las consecuencias de estos cambios en relación con la concordancia y discordancia de esta producción con el zooplancton y con el resto de la red trófica no son claras;
- a causa del aumento de las temperaturas es muy probable que el ámbito de distribución de los peces de aguas frías y de las especies bentónicas se contraiga, pero que el de las especies del Atlántico y del Pacífico se expanda hacia el norte. Las especies longevas de Ártico cuya tolerancia térmica es escasa y cuyos períodos de reproducción son tardíos serán probablemente las primeras en desaparecer de los hábitats más sureños;
- es probable que se produzcan cambios en los períodos migratorios y que las tasas de crecimiento aumenten;
- es probable que las especies no nativas aumenten en aguas del Ártico, pero según la evaluación la extinción de las especies de peces hoy presentes en el Ártico es poco probable.

Según las predicciones, los mamíferos marinos endémicos (focas y ballenas) enfrentarán severos cambios en el hábitat, siendo el más importante la reducción de

los hielos marinos. El adelgazamiento de la banquisa y la ausencia de hielos en áreas muy extensas afectarán a los mamíferos que viven en las zonas cubiertas de hielo, tales como los lobos marinos, y podrían causar, dentro de décadas, la extinción de algunas poblaciones y posiblemente de algunas especies en escalas temporales más prolongadas (Kovacz y Lydersen, 2008).

3.2.2 *Atlántico septentrional*

Amplias zonas del océano Atlántico septentrional ya han sufrido las repercusiones de los cambios relacionados con el calentamiento del clima, incluido el fitoplancton (Edwards y Richardson, 2004), el zooplancton (Beaugrand *et al.*, 2002) y los peces (Quero, Du Buit Vayne, 1998; Perry *et al.*, 2005; Dulvy *et al.*, 2008). En el Atlántico septentrional, las condiciones del clima están fuertemente moduladas por cambios de presión atmosférica que responden al índice de oscilación del Atlántico norte. Es por eso que los detalles sobre las repercusiones futuras del cambio climático en esa zona variarán probablemente en consonancia con el estado de dicha oscilación. Si la tendencia al calentamiento prosigue y está acompañada por un alto índice oscilatorio, las temperaturas en el mar del Norte, los mares nórdicos y el mar de Barents subirán probablemente entre 1 °C y 3 °C durante los próximos 50 años, ocurriendo los cambios más acentuados en las regiones más septentrionales (Stenevik y Sundby, 2007). Además, se pueden esperar en estas regiones flujos de aguas cálidas del Atlántico provocados por el viento que harán aumentar la estratificación vertical (Stenevik y Sundby, 2007) y reducirán la cubierta de hielos (Ellingsen *et al.*, 2008). Las simulaciones indican que la producción primaria en el mar de Barents presumiblemente aumentará, aunque es probable que la producción de zooplancton disminuya a medida que merma la producción de zooplancton en el Ártico (Ellingsen *et al.*, 2008). Esto causará un desplazamiento hacia el norte de la distribución de todas las especies, e incrementará la producción de biomasa de las especies en las regiones ártico-boreales, pero ocasionará la introducción de invasores procedentes del sur en el mar del Norte meridional (Stenevik y Sundby, 2007).

Se predice que las áreas de desove del capelán en el mar de Barents se desplazarán hacia el este y que, a causa de las temperaturas más cálidas, el desove ocurrirá antes (Huse y Ellingsen, 2008). Un cambio importante en la circulación meridiana podrá tener efectos considerables en el mar de Barents (véase la Sección 1.3). Es probable que el mar del Norte llegue a estar dominado por especies pelágicas tales como el arenque y la caballa en el norte y la sardina y la anchoa en el sur, aunque la productividad total del sistema pueda no ser muy diferente de lo que es en la actualidad (Stenevik y Sundby, 2007). Se predice que el mar Báltico será más cálido y menos salino y que la estratificación vertical aumentará significativamente (Mackenzie *et al.*, 2007).

La biodiversidad del Báltico es particularmente susceptible a los cambios de salinidad; y se pronostica que el descenso de la salinidad será un factor de exclusión para muchas especies marinas tolerantes pero que favorecerá a otras más tolerantes de bajos índices de salinidad (Mackenzie *et al.*, 2007). Las especies no nativas podrán entrar en el Báltico, pero se espera que pocas especies estén en condiciones de establecer colonias en ese mar porque sufrirán estrés por salinidad (Mackenzie *et al.*, 2007).

Para el Atlántico noroccidental, las predicciones acerca de los efectos del cambio climático son similares a los formulados para el Atlántico nororiental en cuanto a cambios en los patrones de distribución y migración. Las poblaciones más afectadas serán las que se localizan en los límites de su rango de distribución; habrá además otros cambios relacionados con las tasas de crecimiento y la eficacia de reclutamiento que dependerán de las especies y de su ubicación (Drinkwater, 2000). En algunos lugares y en ciertos momentos, podrán registrarse temperaturas más bajas debido al aumento del derretimiento de los glaciares en Groenlandia. Estos lugares podrán representar para algunas especies de aguas frías zonas de refugio; pero otras, tales como el bacalao

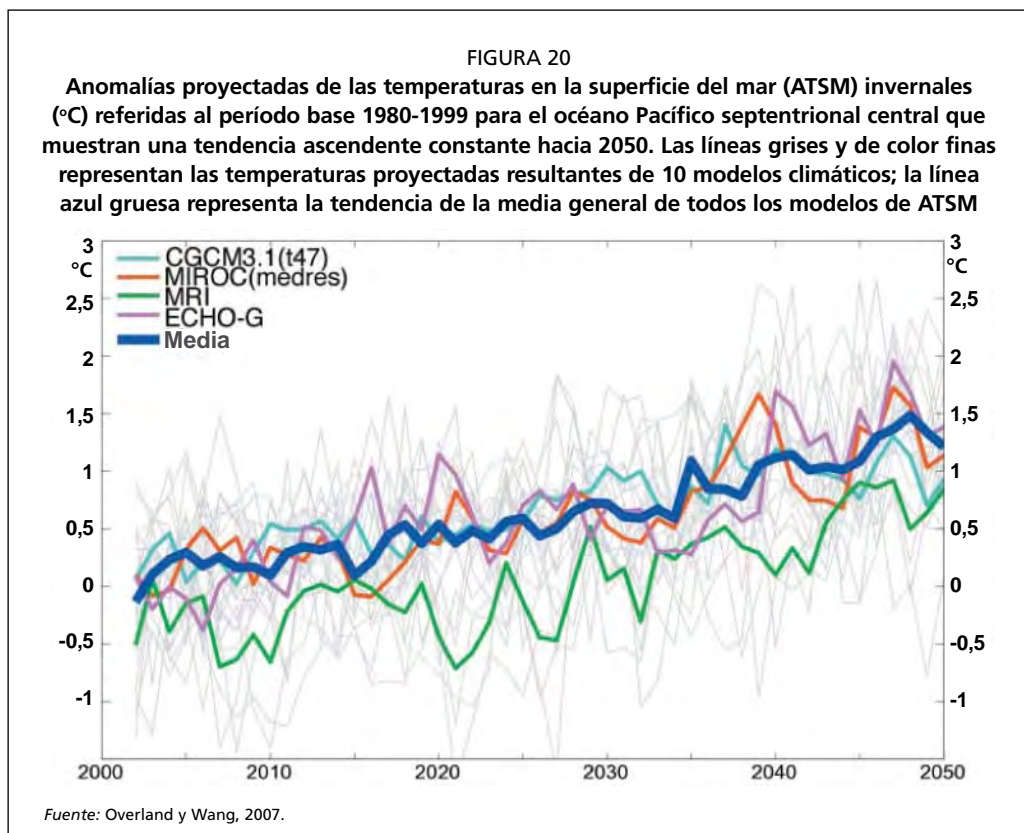
del Atlántico, podrán sufrir choques fríos letales (Vasseur y Cato, 2008). Las especies adaptadas a condiciones de temperatura frías y poco variables, tales como el salmón del Atlántico, podrán verse expulsadas de sus hábitats actuales debido a una combinación de efectos: el recalentamiento, las modificaciones del hábitat, la introducción de competidores y depredadores y el aumento del parasitismo (Vasseur y Cato, 2008).

El bacalao del Atlántico es una especie comercial importante en todo el Atlántico septentrional. En las zonas sudoccidentales de su rango de distribución, en el golfo de Maine y en el Banco Georges, el bacalao se encuentra en el límite sur de su área de distribución y por lo tanto es vulnerable al calentamiento y a la pérdida de su hábitat térmico (Fogarty *et al.*, 2008). En estudios de modelización, los índices de supervivencia del bacalao en el golfo de Maine disminuyeron con temperaturas cuyos aumentos contrarrestaron los incrementos de crecimiento que habían ocurrido bajo condiciones más cálidas; el resultado neto fue una pérdida de rendimiento pesquero (Fogarty *et al.*, 2008). En medio de su ámbito de distribución, en el Atlántico noroccidental, el capelán (*Mallotus villosus*) es una presa importante del bacalao, pero su período del desove puede sufrir atrasos debido al enfriamiento de las aguas por efecto del derretimiento de los glaciares (Vasseur y Cato, 2008). En el Atlántico nororiental, las simulaciones climáticas de temperaturas en el mar del Norte sugieren que el aumento de éstas determinará declives en la población de bacalao en dicho mar, en comparación con simulaciones que excluyen los efectos del cambio climático (Clark *et al.*, 2003).

3.2.3 Pacífico septentrional

Overland y Wang (2007) estudiaron las consecuencias para el océano Pacífico septentrional de los resultados arrojados por diez modelos sobre el cambio del clima atmosférico. Los autores concluyen que las repercusiones antropogénicas en el clima futuro del Pacífico septentrional dentro de 30 a 50 años serán tan intensas como lo es hoy la variabilidad climática natural. Esto parece indicar que las relaciones entre el clima, el ecosistema y la pesca, desarrolladas a lo largo de la segunda mitad del siglo XX, podrían no tener la misma robustez en el siglo XXI. De lo anterior se deduce que el vínculo entre producción pesquera e índices del estado de la atmósfera, tales como la oscilación decádica del Pacífico, podrían dejar de tener validez a medida que el clima cambia.

Así como sucede con el Atlántico septentrional, en el Pacífico septentrional influye fuertemente la variación en intensidad y posición de los centros de presión atmosférica, que, tal como lo desvela la oscilación decádica, son indizados a través de las modificaciones de la temperatura en la superficie del mar en sentido este-oeste y norte-sur. Overland y Wang (2007) concluyen que este patrón de variabilidad decádica proseguirá durante el siglo XXI, pero que se añadirá a una tendencia ascendente persistente de la temperatura de la superficie del mar (Figura 20). Pierce (2004) modelizó los impactos del aumento de los gases de efecto invernadero en el plancton del Pacífico septentrional, y determinó que el sistema subpolar pasaba de un estado de fuerte variabilidad y valores mínimos en verano a un estado con valores anuales mucho más constantes y una productividad primaria anual promedio en disminución. La productividad aumentaba en otras regiones del Pacífico septentrional a medida que la subida de las temperaturas permitía tasas de crecimiento más altas. Pierce (2004) concluyó que sus resultados reflejaban muy claramente los cambios que se registran en las distintas profundidades de la capa de mezcla (efecto de los bancos de arena) y la temperatura (en aumento). Por el contrario, Hashioka y Yamanaka (2007) encontraron que las condiciones climáticas más templadas conducían a cambios en las pautas estacionales de producción primaria en el Pacífico noroccidental. En la costa occidental de América del Norte, los desplazamientos hacia el norte de las poblaciones de peces han sido pronosticados (Overland y Wang, 2007) y observados (véase p. ej. Okey, Wright y Brubaker, 2007). Welch, Ishida y Nagasawa (1998) han predicho que el hábitat



térmico apropiado para el salmón rojo (*Oncorhynchus nerka*) quedaría reducido al mar de Bering en el Pacífico septentrional con arreglo a una hipótesis de $2\times\text{CO}_2$.

Se pronostica que el mar de Bering en sí mismo sufrirá fuertemente los efectos del cambio climático, por ejemplo la retirada substancial de los hielos marinos, pérdidas de especies de aguas frías y aumento de la abundancia de especies provenientes del Pacífico septentrional (Overland y Stabeno, 2004). Tal como se observó más arriba (Sección 1.5), el Pacífico septentrional sub-Ártico es particularmente susceptible a los efectos del aumento de la acidificación, y para finales de este siglo algunas regiones estarán subsaturadas de aragonita desde la superficie hasta el fondo (Feely, Fabry y Guinotte, 2008). Ya se ha informado de afloramiento de aguas subsaturadas de aragonita en la plataforma continental de América del Norte occidental (Feely *et al.*, 2008). Se ha comprobado que varias especies de vertebrados e invertebrados han sufrido los efectos dañinos de estas bajas concentraciones de pH, en particular los pterópodos (presas comunes de muchos peces de alta mar) y jibias (Fabry *et al.*, 2008).

3.2.4 Sistemas de surgencia costeros impulsados por el viento

Los principales sistemas de surgencia costeros impulsados por el viento se localizan en los límites orientales de los océanos del mundo. De la interacción de la circulación propulsada por los vientos y la batimetría resultan ecosistemas sumamente productivos que contienen sobre todo especies pelágicas pero también algunas demersales. Sin embargo, las predicciones acerca de las repuestas de estos sistemas de surgencia son contradictorias, entre otras cosas porque se requieren modelos de mayor resolución para despejar las incógnitas relacionadas con la surgencia costera a escala mundial (véase la Sección 1.3). Bakun (1990) ha planteado que con el calentamiento mundial el gradiente barométrico tierra-mar del aire aumentaría y que en consecuencia se intensificaría el estrés de viento y los fenómenos de surgencia a lo largo de las costas. Como estas aguas de afloramiento son frías y ricas en nutrientes, su efecto compensaría en estas regiones la tendencia mundial al aumento de la temperatura del agua y a la estratificación vertical.

Synder *et al.* (2003) elaboraron un modelo de surgencia por viento en las costas de California con concentraciones crecientes de CO₂ atmosférico, y observaron que existía una estación en la que la surgencia aumentaba junto a ciertas variaciones estacionales. Los autores concluyeron que este efecto haría aumentar la productividad del sistema, contrarrestando quizá los efectos locales del alza de las temperaturas. McGregor *et al.* (2007) encontraron que el sistema de surgencia delante del África noroccidental se había intensificado durante el siglo XX, y postularon que se seguiría intensificando con el calentamiento mundial. Con esto, el sistema mantendría su elevada productividad en presencia de un clima cambiante, pese a que la composición de las especies pelágicas predominantes pueda variar (véase p. ej. Zeeberg *et al.*, 2008). Las repercusiones que se han pronosticado para algunas partes del sistema de surgencia de Benguela son sin embargo diferentes. Este es un sistema muy productivo, en el que a menudo el fitoplancton se deposita en el fondo del mar donde, descomponiéndose y consumiendo oxígeno, produce sulfuro de hidrógeno. El afloramiento a la superficie de estas aguas empobrecidas en oxígeno produce un importante desplazamiento de especies, que puede traducirse en mortalidad (Bakun y Weeks, 2004). Con el cambio climático, la intensificación de la surgencia de Benguela puede hacer aumentar aún más el aporte de nutrientes, la producción primaria y los episodios caracterizados por bajos índices de oxígeno (Clark, 2006).

La aparición de regiones hipóxicas y anóxicas en el sistema de surgencia de la corriente de California (Chan *et al.*, 2008) indica que en este sistema pueden ocurrir acontecimientos similares debidos al cambio climático. Por consiguiente, pese a las constantes predicciones del aumento de los vientos y la surgencia costera, cada sistema responderá diversamente a causa de sus características y antecedentes propios en cuanto a productividad, poblaciones consumidoras, etc.

Como se expuso a grandes rasgos en la Sección 1.3, se han formulado diferentes pronósticos acerca de las respuestas físicas al cambio climático, y algunos estudios han anticipado que los vientos podrían debilitarse (Vecchi, Clement y Soden, 2006). El modelo de producción primaria elaborado por Sarmiento *et al.* (2004) tampoco mostró una respuesta mundial coherente con los efectos del cambio climático en las regiones donde se manifiestan los fenómenos de surgencia.

3.2.5 Mares tropicales y subtropicales

Las regiones marinas tropicales y subtropicales contienen una gran variedad de hábitats, y cada uno de ellos posee una fauna muy diversificada (Roessig *et al.*, 2004). Se han realizado menos estudios sobre las respuestas potenciales de los océanos tropicales al cambio climático que sobre los efectos de este cambio en las latitudes templadas. Una pregunta sumamente importante –aún sin responder– es si el Pacífico tropical adoptará un carácter más afín a un ambiente dominado por el fenómeno de El Niño, en el cual el gradiente temporal medio este-oeste de la temperatura de la superficie del mar se reduce, o si asumirá una índole más semejante a La Niña, con un gradiente de temperatura de la superficie del mar este-oeste más elevado (Vecchi *et al.*, 2008).

Las simulaciones de respuestas de la producción primaria en el Pacífico tropical anuncian una disminución a causa del aumento de la estratificación y la disminución del suministro de nutrientes (Bopp *et al.*, 2005). Los efectos combinados de los cambios en la circulación, temperatura, nutrientes y producción primaria se transmiten en sentido ascendente por la totalidad de la red trófica e influyen la disponibilidad de presas y las condiciones del hábitat para el atún (Loukos *et al.*, 2003). Las condiciones del hábitat del atún al este de la línea del cambio de fecha podrían mejorar, a semejanza de lo que ha ocurrido respecto a los fenómenos de recalentamiento de El Niño (Loukos *et al.*, 2003; véase también la Sección 2.2.2). Un resultado análogo ha sido confirmado por Watters *et al.* (2003), quienes aplicaron un enfoque de modelización diferente al Pacífico oriental tropical, en el cual se observó que la tendencia al recalentamiento

se traducía en una merma constante de la abundancia en todos los niveles tróficos, conforme la estratificación de la región aumentaba y los nutrientes escaseaban.

Hennesy *et al.* (2007) concluyeron que en el caso de las aguas que rodean a Australia y Nueva Zelanda, los mayores impactos del cambio climático serían padecidos por las especies costeras y en las zonas de cría submareales, por las especies endémicas de zonas templadas más que por las tropicales, y por las especies costeras y demersales más que por las pelágicas y del mar profundo. Hobday *et al.* (2006) y Poloczanska *et al.* (2007) han examinado los impactos pronosticados del cambio climático en los ecosistemas marinos que rodean Australia. Según los modelos, se prevén cambios físicos que son comparables a los de otras regiones: calentamiento del océano, aumento de la estratificación vertical, refuerzo de las corrientes costeras en dirección al polo, acidificación creciente del océano, subida del nivel del mar y alteración del régimen de tormentas y lluvias (Poloczanska *et al.*, 2007).

Los análisis de Hobday *et al.* (2006) expresan que el calentamiento y el aumento de la estratificación producirán perturbaciones en la composición de las comunidades planctónicas, orientarán la distribución de éstas hacia el polo y modificarán la dinámica de su período de floración, con perjuicio para los procesos de transferencia a los niveles tróficos superiores. Las áreas de distribución de los peces bentónicos y demersales se desplazarán hacia el sur y las poblaciones pueden perder abundancia. La distribución de las especies pelágicas también registrará un desplazamiento hacia el sur, y algunas especies se beneficiarán con el aumento de los fenómenos de surgencia debidos al viento (p. ej., la anchoa). Hobday *et al.* (2006) concluyeron que las regiones marinas centro-oriental y sudoriental de Australia eran las más vulnerables a las repercusiones climáticas y a otros factores de estrés.

3.2.6 Arrecifes de coral

Los ecosistemas coralíferos se forman en las regiones de aguas cálidas y frías del océano Mundial, y constituyen uno de los lugares más emblemáticos del mundo. Son el hábitat de un cuarto de todas las especies marinas, y para muchos países en desarrollo representan fuentes importantes de proteínas y de ingresos (Parry *et al.*, 2007). Están expuestos a riesgos relacionados con las repercusiones del cambio climático debido al aumento de las temperaturas, la acidificación de los mares, la intensificación de las tormentas y el alzamiento del nivel de los mares (véase la Sección 2.2.2), y debido a factores no climáticos tales como la sobreexplotación, la introducción de especies exóticas y el incremento de la carga de nutrientes y sedimentos. Los riesgos que pesan sobre los arrecifes de coral no están distribuidos homogéneamente: el aumento de las temperaturas es el problema más importante para los sistemas de aguas templadas; el de la acidificación y la decalcificación lo es tanto para los sistemas de aguas templadas como para los de aguas frías (véase p. ej. Feely, Fabry y Guinotte, 2008), y las repercusiones directas ocasionadas por el hombre lo es para las regiones más pobladas. Sin embargo, Graham *et al.* (2006) han señalado que incluso los sistemas de arrecifes aislados y remotos pueden correr graves riesgos debido a las solas repercusiones del cambio climático.

Se pueden plantear tres escalas temporales para dar cuenta de las repercusiones relacionadas con los cambios climáticos en los sistemas de arrecifes de coral:

- escala de años: efectos del aumento de las temperaturas en el descoloramiento de los corales, que se han hecho más frecuentes desde los últimos fenómenos de oscilación meridional El Niño y que pueden conducir a una degradación constante de los arrecifes;
- escala de unas pocas décadas: aumento de la acidificación y destrucción del armazón carbonatado de los arrecifes;
- escala de varias décadas: debilitamiento de la integridad estructural de los arrecifes y mayor susceptibilidad a las tormentas y a fenómenos erosivos resultantes del

aumento de las temperaturas y la acidificación, que tienen como consecuencia cambios profundos en la composición de los corales.

Los ecosistemas coralíferos son por lo general capaces de recuperarse tras episodios de estrés ambiental débiles, tales como el aumento de la temperatura o la reducción de la calcificación, siempre que los factores de estrés agudos y prolongados –por ejemplo los picos térmicos causados por El Niño, las enfermedades o las tempestades intensas– no sean demasiado severos y frecuentes (Buddemeier, Kleypas y Aronson, 2004). Una combinación de factores de estrés crónicos y agudos puede determinar un cambio de régimen y la sustitución de los corales por sistemas dominados por algas (Hughes *et al.*, 2003).

En el Indo-Pacífico, se cree que los frecuentes episodios de El Niño causantes de descoloramiento tienen efectos inhibitorios sobre los corales porque no dan a éstos tiempo suficiente para recuperarse entre dos episodios sucesivos (Buddemeier, Kleypas y Aronson, 2004). Los fenómenos de descoloramiento ocurren cuando las temperaturas del mar superan en 1 °C la media de las temperaturas de verano durante más de cuatro semanas (Hoegh-Guldberg, 1999). Según los modelos de cambio climático, se predice que estos umbrales se superarán más a menudo y que por consiguiente la frecuencia de los episodios de descoloramiento superará la capacidad de recuperación de los corales (Donner *et al.*, 2005). De mantenerse este umbral inalterado, es posible que en la mayor parte de los arrecifes los episodios de descoloramiento sean más numerosos y que la mortalidad de los corales aumente entre 2030 y 2050 (Parry *et al.*, 2007).

A largo plazo, el aumento de la acidez (disminución del pH) de los océanos del mundo representa una poderosa amenaza para los arrecifes de coral. Aunque la respuesta *in situ* del crecimiento de los corales al incremento de la acidez se desconoce (Parry *et al.*, 2007), los estudios de laboratorio indican que la disminución de saturación de aragonita a un nivel reducido de pH puede interrumpir la calcificación de los corales (Orr *et al.*, 2005). Este efecto puede ser especialmente grave para los corales de aguas frías profundas como los que se encuentran a lo largo de los taludes continentales del Pacífico nororiental, donde los niveles de saturación de aragonita ya han alcanzado zonas menos profundas, comprendidas entre los 90 y los 150 m (Feely, Fabry y Guinotte, 2008). En aguas templadas, el aumento de la acidez hará disminuir la calcificación y debilitará el esqueleto de los corales a tal punto que para 2070 se predice una reducción de la cobertura coralífera y una mayor erosión de los arrecifes (Parry *et al.*, 2007).

La capacidad de adaptación de los sistemas coralíferos a los factores de estrés ambiental es incierta. El reemplazo de las zooxantelas simbióticas por especies más tolerantes a las altas temperaturas podría reducir el descoloramiento y postergar la desaparición de los arrecifes de 2050 a 2100 (Parry *et al.*, 2007). La migración de los corales a latitudes más altas se considera improbable a causa de la falta de substratos idóneos y a las más bajas concentraciones de aragonita en latitudes superiores (Parry *et al.*, 2007).

Buddemeier, Kleypas y Aronson (2004) calcularon que un recalentamiento de 2 °C de los océanos determinaría solo una muy pequeña expansión del ámbito térmico de los corales (que en la actualidad están confinados por la isoterma de los 18 °C). De acuerdo con al menos un estudio (Jones *et al.*, 2004) sobre Papua Nueva Guinea, el declive de los corales ha tenido consecuencias negativas en la biodiversidad íctica de los arrecifes. Sin embargo, hasta la fecha ha habido escasas pruebas de un nexo entre recalentamiento del clima y episodios de descoloramiento con repercusiones en las pesquerías costeras (véase p. ej. Grandcourt y Cesar, 2003). Pero no hay duda de que el debilitamiento y erosión masivos de los arrecifes de coral a lo largo del tiempo tendrá efectos graves en los animales cuya alimentación y hábitat dependen de estos arrecifes.

3.2.7 *Sistemas de aguas dulces*

Los lagos de agua dulce y sus ecosistemas son muy vulnerables al cambio climático. A escalas temporales muy largas (superiores a los 100 años), los registros paleográficos han mostrado que las formas y áreas de distribución de los lagos se han alterado; y que, a causa de procesos relacionados con el clima, lagos han desaparecido por completo a causa de variaciones en la dinámica de precipitación, evaporación y escorrentía (Poff, Brinson y Day, 2002).

En general, y a escalas temporales largas (varias décadas), en América del Norte la respuesta anticipada es que las especies de aguas frías se verán afectadas negativamente, que las de aguas templadas se verán afectadas positivamente y que las de aguas frescas se verán afectadas positivamente en la parte norte pero negativamente en la parte sur de su área de distribución (Mohseni, Stefan y Eaton 2003; Field *et al.*, 2007). Se espera que las especies de aguas frescas y templadas se desplacen en general hacia el norte en América del Norte y probablemente también en el resto del hemisferio norte. Sin embargo, la respuesta de determinados ecosistemas lacustres al cambio climático dependerá fuertemente del tamaño, profundidad y situación trófica del lago.

En un estudio de modelación de los efectos del cambio climático ($2\times\text{CO}_2$) en los lagos de América del Norte central, Stefan *et al.* (1995) llegaron a la conclusión de que los peces de aguas frías serían los más afectados debido a la pérdida de sus hábitats óptimos en los lagos eutróficos de aguas someras. Las condiciones de crecimiento de los peces de aguas frescas y templadas podrían mejorar en los lagos adecuadamente mezclados, en los lagos pequeños y en aquellos con un ambiente de nutrientes oligotróficos. Dado que en los lagos las tasas de producción de presas invertebradas aumentan de forma logarítmica con la temperatura (los aumentos son de dos a cuatro veces por un incremento de 10 °C; Watson *et al.*, 1997), a largo plazo la producción íctica registrará un aumento, a pesar de que este efecto puede quedar anulado por los cambios en la composición de las especies de presas (Watson *et al.*, 1997).

Sin embargo, a corto plazo, los desajustes temporales entre los depredadores de los peces y sus presas zooplanctónicas pueden inicialmente ocasionar una baja en la producción íctica debido a desfases cronológicos (Watson *et al.*, 1997). Problemas similares en cuanto a discordancias de productividad y tiempos se han formulado como hipótesis probable en los lagos poco profundos de los Países Bajos (Mooij *et al.*, 2005). El ritmo de cambio de los sistemas dulceacuícolas frente al clima dependerá de la capacidad de las especies de agua dulce de «desplazarse entre ambientes», es decir de la existencia de corredores de dispersión; pero éstos pueden ser objeto de fuertes alteraciones causadas por las actividades humanas (Poff, Brinson y Day, 2002). Es probable que los más afectados resulten ser los peces de zonas de tierras bajas que carecen de corredores de dispersión hacia el norte y en general las especies de aguas frías (Poff, Brinson y Day, 2002).

Los ecosistemas dulceacuícolas son además sistemas muy diversificados biológicamente que albergan alrededor del 40 por ciento de todas las especies de peces, pese a que representan solo una pequeña proporción (el 0,01 por ciento en volumen) de los hábitats acuáticos (Arthington *et al.*, 2003). Aunque es difícil recolectar datos al respecto, en las zonas estudiadas cerca del 20 por ciento de las especies de agua dulce está amenazado, en peligro o se ha extinguido (Revenga *et al.*, 2000). La protección de la biodiversidad en los ambientes de agua dulce se reconoce cada vez más como uno de los objetivos principales de la conservación (Abell, Thieme y Lehner, 2002).

3.2.8 *Sistemas de acuicultura*

Handisyde *et al.* (2006) y De Silva y Soto (2009) observaron que las repercusiones del cambio climático en la acuicultura son tanto directas (se manifiestan p. ej. en procesos físicos y fisiológicos) como indirectas (p. ej. a través de problemas relacionados con los suministros de harina de pescado y el comercio). Aquí se discutirán solo los problemas

directos. Handisyde *et al.* (2006) señalaron que las alteraciones físicas estaban relacionadas con el cambio climático –p. ej., en la temperatura, la irradiación solar, el movimiento de las corrientes y mareas, el aumento del nivel de los mares, el estrés hídrico y la frecuencia de fenómenos extremos– y que repercutirán en los procesos fisiológicos, ecológicos y operativos (p. ej., en las especies y la selección de sitios, en las tecnologías de contención, etc.).

El Tercer informe de evaluación del IPCC (McLean y Tsyban, 2001) identificó los impactos del cambio climático en la acuicultura; dichos impactos fueron reiterados en el Cuarto informe de evaluación (Easterling *et al.*, 2007). Los impactos negativos incluyen:

- el estrés debido al aumento de las temperaturas y a la demanda de oxígeno;
- la incertidumbre en el suministro de agua dulce;
- los acontecimientos climáticos extremos;
- el aumento del nivel de los mares;
- la mayor frecuencia de enfermedades y episodios de toxicidad;
- la incertidumbre en el suministro de harina de pescado producida por las pesquerías de captura.

Los impactos positivos del cambio climático en la acuicultura incluyen el incremento de eficiencia del índice de conversión de alimento y de la tasa de crecimiento en las zonas de aguas más cálidas, la prolongación de la temporada de crecimiento y la expansión hacia los polos del ámbito de distribución geográfica debido a la retirada de los hielos (Easterling *et al.*, 2007).

El eventual aumento de la producción primaria en las zonas dedicadas a la acuicultura se traduciría en más alimentos para los invertebrados que se alimentan por filtración (Alcamo *et al.*, 2007). Pueden también presentarse otros problemas debidos a invasiones de especies exóticas, a la disminución de la concentración de oxígeno y quizá al aumento de la proliferación de algas nocivas (Alcamo *et al.*, 2007), aunque estas últimas están también muy influenciadas por factores no climáticos. Las condiciones locales en las zonas de cría tradicionales pueden volverse inapropiadas para muchas especies, que se verían obligadas a desplazarse hacia los polos (Stenevik y Sundby, 2007) o hacia aguas mar adentro más frescas, o que serían sustituidas por otras especies (Clemmensen, Potrykus y Schmidt, 2007).

De Silva y Soto (2009) han hecho una revisión de las repercusiones potenciales del cambio climático en la acuicultura. Los autores indican que la mayor proporción (50 a 70 por ciento) de las actividades acuícolas se desarrolla en las regiones tropicales y subtropicales, en particular en Asia. El grupo taxonómico con la más alta productividad es el de los peces. Esta producción tiene lugar predominantemente en agua dulce, mientras que el cultivo de crustáceos es mayor en aguas salobres y la de moluscos en aguas marinas. De Silva y Soto (2009) concluyeron que los efectos del cambio climático (véanse p. ej. las Secciones 1.1.2, 2.2.3, y 3.2.7) en la acuicultura de agua dulce en las regiones tropicales y subtropicales es difícil de predecir.

El aumento de la temperatura del agua y del crecimiento del plancton resultante de los procesos de eutrofización, pueden elevar las tasas de crecimiento y productividad de las especies cultivadas (McCauley y Beitinger, 1992). Según las condiciones locales, las variaciones en la disponibilidad de agua, los fenómenos climatológicos extremos, la estratificación vertical y el suministro de nutrientes pueden tener efectos negativos en la producción de acuicultura en agua dulce. Los cultivos marinos pueden verse perjudicados por los cambios en la salinidad (aumento o disminución), que dependerán también de las condiciones locales relacionadas con la escorrentía, la circulación marina, etc. La acuicultura en regiones templadas puede verse menoscabada por la mayor prevalencia de patógenos debido a que las temperaturas registran subidas más rápidas en las regiones de baja latitud (véase p. ej. Handisyde *et al.*, 2006), además del estrés fisiológico en las especies cultivadas. La Tabla 3 resume las repercusiones potenciales del cambio climático en la acuicultura.

TABLA 3

Repercusiones potenciales del cambio climático en los sistemas de acuicultura

Generador del cambio	Repercusiones en la piscicultura y en la acuicultura	Repercusiones operativas
Cambios en la temperatura de la superficie del mar	<p>Aumento de la proliferación de algas perjudiciales.</p> <p>Disminución del O₂ disuelto.</p> <p>Aumento de las enfermedades y parásitos.</p> <p>Prolongación de las temporadas de crecimiento.</p> <p>Cambios en la ubicación y ámbito de distribución de las especies adecuadas.</p> <p>Reducción de la mortalidad natural en invierno.</p> <p>Aumento del índice de crecimiento y de transformación alimentaria.</p> <p>Competencia, parasitismo y depredación producidos por la alteración de los ecosistemas locales, los competidores y las especies exóticas.</p>	<p>Cambios en la infraestructura y en los costos operacionales.</p> <p>Aumento del número de organismos obstrutores, plagas, especies nocivas y depredadores.</p> <p>Expansión del área de distribución geográfica de las especies.</p> <p>Cambio en los niveles de producción.</p>
Cambios en otras variables oceanográficas	<p>Disminución de los índices de flujo y de la disponibilidad de alimento para los crustáceos.</p> <p>Cambios en la abundancia de las especies usadas para la producción de alimentos y harina.</p>	<p>Acumulación de desechos bajo las redes.</p> <p>Aumento de los costos operativos.</p>
Subida del nivel del mar	<p>Pérdida de áreas dedicadas a la acuicultura.</p> <p>Pérdida de áreas que proporcionan refugio.</p> <p>Aumento del riesgo de inundaciones.</p> <p>Infiltraciones de sal en las capas freáticas.</p>	<p>Daños a las infraestructuras.</p> <p>Cambios en la determinación de zonas adaptadas a las actividades acuícolas.</p> <p>Aumento de los costos de seguros.</p> <p>Reducción en la disponibilidad de agua dulce.</p>
Intensificación de las tormentas	<p>Aumento del tamaño de las olas.</p> <p>Marejadas ciclónicas más altas.</p> <p>Inundaciones causadas por precipitaciones.</p> <p>Cambios en la salinidad.</p> <p>Daños estructurales.</p>	<p>Pérdida de poblaciones en cultivo.</p> <p>Daños a las instalaciones.</p> <p>Aumento de los costos por diseño de nuevas instalaciones.</p> <p>Aumento de los costos de seguros.</p>
Estrés hídrico y por sequía	<p>Cambios en la salinidad.</p> <p>Empeoramiento de la calidad del agua.</p> <p>Aumento de las enfermedades.</p> <p>Inseguridad en el abastecimiento hídrico.</p>	<p>Pérdida de capital.</p> <p>Daños a las instalaciones.</p> <p>Conflictos con los usuarios exteriores de aguas.</p> <p>Reducción de la capacidad productiva.</p> <p>Modificaciones en las especies cultivadas.</p>

Fuente: tomado con modificaciones de Handisyde *et al.*, 2006.

3.3 Factores de incertidumbre y lagunas en la investigación

La predicción de las repercusiones del cambio climático en los ecosistemas marinos y acuáticos se ve dificultada por muchos factores de incertidumbre y carencias en materia de investigación. Algunos pronósticos, tales como los efectos y cambios en la distribución de poblaciones situadas en las partes limítrofes norteñas y sureñas de sus ámbitos pueden realizarse, por lo general al menos, con un alto nivel de confianza.

La predicción de repercusiones respecto a una región específica o una zona local tendrá un grado de confianza menor debido a que los factores locales pueden tener en ese caso una importancia mayor. No obstante, si estos factores pueden ser identificados y entendidos, será posible formular predicciones locales sobre los impactos climáticos con un elevado grado de confianza. Esta observación ilustra que una de las mayores incertidumbres en la predicción de repercusiones está relacionada con los efectos sinérgicos que se ejercen en las poblaciones marinas y dulceacuícolas

cuando intervienen factores de estrés múltiples de tipo climático y no climático. Éstos se manifestarán probablemente con dinámicas e interacciones no lineales muy marcadas (véase p. ej. Scheffer *et al.*, 2001b). Quizá las principales interacciones sean las debidas al aumento de la temperatura (Sección 1.1), a la disminución de los aportes de oxígeno (tanto en concentraciones absolutas, Sección 1.5, como en cuanto a la capacidad de satisfacer las necesidades metabólicas de los tejidos, Sección 2.1.1), al decremento de la salinidad (Sección 1.2), al aumento de la acidificación (Sección 1.5) y las que se vinculan con los efectos sobre la pesca (véase p. ej. Planque *et al.*, 2008; Perry *et al.*, 2008). En los sistemas de agua dulce a esta lista se pueden añadir las repercusiones relacionadas con las variaciones en los flujos hídricos y con la demanda hídrica para distintos usos (Secciones 1.1 y 1.6).

La información recabada en el desarrollo de las actividades acuícolas debería ser sistematizada con el fin de establecer márgenes de tolerancia bioclimática de las especies. Se necesita realizar investigaciones para determinar las relaciones causales de las especies claves o de «alto impacto» cuyos efectos en las características y funciones del sistema pueden ser importantes. Hsieh *et al.* (2006) argumentan que, un ecosistema de complejidad aminorada por efecto de la eliminación de especies que han sido objeto de sobreexplotación podría ser menos capaz de recuperación ante las perturbaciones ocasionadas por el cambio climático. Tanto a escala mundial como regional, las consecuencias del cambio climático en la producción primaria neta son muy inciertas, como lo es la manera en que esta producción pueda responder a las variaciones significativas de la circulación termohalina (Sección 1.3).

Sigue siendo muy incierta la dirección de los efectos (en aumento o disminución) del cambio del clima en los sistemas de surgencia, en particular los afloramientos costeros impelidos por el viento. Este es un importante tema de investigación pues las zonas de surgencia son regiones muy productivas donde se desarrollan pesquerías de gran valor.

Aún quedan problemas por investigar sobre la situación de los modelos de simulación; por ejemplo, en cuanto a su grado de resolución (física, biogeoquímica y ecológica), su integración en diferentes escalas, los niveles de certidumbre de las proyecciones y la carencia de suficientes datos de validación y forzamiento (véase p. ej. Werner *et al.*, 2007). Los modelos de circulación oceánica general usados para las proyecciones del estado futuro del ecosistema marino en respuesta al clima tienen actualmente una resolución espacial de un grado (cuadrículas de 100 x 100 km; véase p. ej. Sarmiento *et al.*, 2004). Sin embargo, para el rastreo de los procesos físicos que determinan las respuestas biogeoquímicas y biológicas se requiere una resolución del orden de algunos kilómetros en el océano abierto y una resolución aún mayor en las regiones costeras.

Los modelos climáticos regionales y los métodos usados para reducir las variables y fenómenos a escala regional, por ejemplo por anidamiento (Hermann *et al.*, 2002; Snyder *et al.*, 2003; Clark, 2006; Penven *et al.*, 2006; Vikebø *et al.*, 2007), están dando resultados reveladores. Los enfoques metodológicos para vincular los modelos a escala de la cuenca a los dominios costeros (véase p. ej. Chassignet *et al.*, 2006) y los avances en materia de redes adaptativas y no estructuradas refinadas parecen ser prometedores (véase p. ej. Pain *et al.*, 2005). Los modelos de circulación general atmósfera-océano deberían incluir informaciones y resultados específicos para evaluar los impactos del cambio climático en los sistemas marinos. La relación entre cambios a largo plazo esperados y variabilidad decádica (y de plazos más breves) es fundamental para comprender los efectos del clima en las pesquerías.

Los métodos y modelos de regionalización de cambios climáticos oceánicos también son procedimientos críticos para formular pronósticos realistas acerca de las repercusiones. Los actuales modelos del cambio de la producción marina primaria mundial son muy sensibles al efecto de la temperatura, y deberían por lo tanto ser un tema destacado en los estudios de campo y trabajos teóricos futuros.

Los sistemas marinos y acuáticos han estado sometidos a temperaturas cálidas en el pasado, a las que han respondido con cambios significativos en cuanto a áreas de distribución y mediante la reorganización de la composición de las comunidades de especies (véase p. ej. Finney *et al.*, 2002; Drinkwater, 2006). Lo que los sistemas marinos no han conocido, al menos según las estimaciones que se puedan hacer de la época preindustrial, es una acidificación tan intensa como la actual (Orr *et al.*, 2005) y que se predice puede aumentar.

Las repercusiones en gran escala en los sistemas marinos de la interacción entre temperaturas en aumento e intensificación de la acidificación son desconocidas.

En contraste con algunos experimentos en que la adaptación no es posible, Pelejero *et al.* (2005) observaron que grandes corales del género *Porites* de 300 años de edad del Pacífico sudoccidental se habían adaptado a amplios ciclos de variación de 50 años del pH y que covariaban con la oscilación decádica del Pacífico, lo que sugiere que en algunos ecosistemas de arrecifes de coral la adaptación a los cambios de pH a largo plazo es posible. La investigación sobre las repercusiones de las altas concentraciones de CO₂ en los océanos está aún en su infancia y necesita ser desarrollada rápidamente.

Las repercusiones de la pesca en la capacidad detallada de las poblaciones marinas y de los ecosistemas de responder al cambio climático también son desconocidas, pero algunas características sí se pueden describir (Planque *et al.*, 2008; Perry *et al.*, 2008). A causa de la pesca, las poblaciones marinas se vuelven más susceptibles a la variabilidad climática y al cambio climático. Esto se debe a la remoción de las clases de edades más viejas y de las subunidades espaciales y porque algunos rasgos del ciclo biológico se modifican, por ejemplo la edad al primer desove se reduce (Perry *et al.*, 2008). La pesca también determina la reducción del tamaño medio de los individuos, la disminución del nivel trófico y el aumento de la tasa de rotación del componente íctico de las comunidades marinas; y refuerza en los ecosistemas los mecanismos de control ascendente (Perry *et al.*, 2008).

Hsieh *et al.* (2006) analizaron los datos sobre el ictioplancton recogidos por la Cooperativa de Investigaciones Pesqueras Oceánicas de California (CalCOFI), mostrando que la variabilidad interanual era más alta en las especies explotadas que en las sin explotar, incluidas las pelágicas. El principal proceso constatado parece ser que la explotación hace disminuir el número de peces pertenecientes a las clases de edad más viejas. Los peces más viejos son más fecundos que los jóvenes, producen huevos de mejor calidad, realizan migraciones más extensas y amortiguan los efectos de la variabilidad interanual del reclutamiento (Beamish, McFarlane y Benson, 2006). El resultado neto de todo esto es que la resiliencia de los sistemas marinos disminuye y la susceptibilidad al estrés debido a la variabilidad y al cambio climático aumenta.

Existen factores significativos de incertidumbre respecto a la respuesta de los animales, poblaciones, comunidades y ecosistemas marinos y acuáticos al cambio climático que tienen que ver con la función de los efectos de retroalimentación, los umbrales críticos y los puntos de transición a diferentes estados de estabilidad. Tales umbrales comprenden por cierto límites de tolerancia ante los factores letales, por ejemplo temperaturas por encima de las cuales un organismo muere por conmoción térmica, pero los umbrales límite también se alcanzan a niveles (inicialmente) subletales en los que el sistema fisiológico se encuentra sometido a estrés excesivo (Pörtner y Knust, 2007) o en los que las relaciones de comensalismo se interrumpen (blaqueado de los corales).

Ya se han observado cambios considerables en el estado de los sistemas marinos (Scheffer *et al.*, 2001a; de Young *et al.*, 2008). Los puntos en que existen tales umbrales variarán según las diferentes especies, sistemas y factores de estrés, y muchos de éstos son aún desconocidos. Cuando se franquean estos umbrales y se producen cambios significativos se suele decir que ha habido «sorpresas».

También se desconoce, por lo general, cuál es la capacidad de los organismos marinos de adaptarse y evolucionar ante el cambio climático y en qué escala temporal. Se dispone de algunas pruebas de que, a causa de los efectos de los años cálidos y fríos, las cohortes de peces presentan diferencias genéticas (Smith, 1979). Una evolución y adaptación rápidas, al menos a los factores de estrés provocados por la pesca, puede ocurrir en una escala temporal relativamente rápida de unas pocas décadas (de Roos, Boukal y Persson, 2006; Law, 2007).

Berteaux *et al.* (2004), estudiaron las alteraciones evolutivas potenciales en respuesta al cambio climático en los animales terrestres del Ártico y concluyeron, que los cambios evolutivos debidos a la selección natural pueden ocurrir en una escala temporal de unas pocas décadas, aunque notaron que no todas las especies están igualmente capacitadas para llevar a cabo tales cambios. A causa del pequeño tamaño de su población efectiva, las especies con tiempos de generación más largos y las especies clonales pueden tardar más antes de manifestar una respuesta evolutiva (Harley *et al.*, 2006).

Las especies de ciclo biológico complejo, como los salmónidos, pueden experimentar presiones de selección opuestas debido a las repercusiones que el cambio climático ejerce en las diferentes etapas del ciclo biológico (Crozier *et al.*, 2008). Tal como ha sido indicado por Stockwell *et al.* (2003), la respuesta evolutiva estará condicionada por la intensidad del proceso de selección, el tamaño de la población, las variaciones genéticas y los flujos de genes, factores que determinan que la mayor parte de las especies deban ser tratadas como casos relativamente únicos.

Para la detección de los efectos del cambio climático es necesario aumentar y afinar los mecanismos de seguimiento bio-oceanográficos y de las modificaciones ambientales, tanto

desde fuera como dentro del agua mediante instrumentos sumergidos. Lo ideal sería hacer mediciones no solo de parámetros como la concentración de clorofila y la productividad, sino también respecto de la taxonomía (para determinar qué organismos existen) y de la fisiología del plancton (para conocer el estado de salud de los organismos). Las nuevas tecnologías de teledetección servirían para vencer estas dificultades.

4. RESUMEN DE LAS INVESTIGACIONES

4.1 Cambio climático: sus bases físicas en los sistemas marinos y de aguas dulces

4.1.1 Contenido de calor y temperatura

- Los océanos se están calentando, pero con algunas diferencias ligadas a su localización geográfica y exhibiendo una cierta variedad decádica.
- El calentamiento no es exclusivo de las aguas superficiales, y el Atlántico muestra signos muy claros de un calentamiento en aguas profundas.
- Los recursos de agua dulce son vulnerables al cambio climático y pueden sufrir severos impactos. Muchos lagos han registrado un calentamiento de moderado a fuerte desde el decenio de 1960.
- El nivel de los lagos (que condiciona las repercusiones derivadas de la temperatura) ha ido disminuyendo en muchas zonas debido principalmente a los usos humanos, pero los patrones de pluviosidad también han influido en este decremento.
- Se espera que la escorrentía fluvial aumente en latitudes elevadas y disminuya en algunas partes de África occidental, Europa meridional y América Latina meridional.
- El calentamiento futuro de los lagos africanos es preocupante, visto que las predicciones de la temperatura atmosférica para el continente apuntan a aumentos superiores al promedio mundial, y que, según las proyecciones, las lluvias disminuirán en algunas partes de África.

4.1.2 *Salinidad y estratificación*

- En términos generales, la salinidad va en aumento en las aguas oceánicas superficiales en las regiones de mayor evaporación, mientras que la tendencia es a la disminución en las altas latitudes.
- Por el efecto combinado de los cambios de temperatura y salinidad debidos al calentamiento del clima, la densidad de la superficie del océano podría reducirse, la estratificación vertical aumentar y la mezcla superficial sufrir alteraciones, pero con algunas diferencias geográficas.
- Se han observado grandes anomalías en el índice de salinidad en el pasado que han desencadenado importantes respuestas del ecosistema.

4.1.3 *Circulación oceánica y surgencia costera*

- Durante la segunda mitad del siglo XX se ha observado una reducción de cerca del 30 por ciento de la circulación termohalina meridional. Se espera que esta reducción se acreciente a consecuencia del aumento de los aportes de agua dulce en el Ártico y Sub-Ártico, la mayor estabilidad de la capa de mezcla superficial, la disminución de los flujos de sales, la reducción de las corrientes oceánicas de convección y una menor formación de aguas profundas. Estos fenómenos tendrían efectos importantes en los componentes físicos y biológicos del ecosistema noratlántico.
- Existen algunas pruebas de que los fenómenos de surgencia se han ido intensificando en décadas recientes en varias zonas (California, África noroccidental, mar Árábigo), que concuerdan con la hipótesis que el calentamiento mundial conduciría al aumento de la surgencia debido a un mayor estrés eólico a lo largo de las costas. Sin embargo, según una hipótesis alternativa, este efecto sería contrarrestado por el calentamiento diferenciado polo-ecuador y el aumento de la estratificación. Las simulaciones ecosistémicas de baja resolución indican que no existe una pauta discernible sobre una respuesta de la surgencia al calentamiento a escala mundial, salvo en una zona comprendida entre dos grados del ecuador, donde se espera una reducción leve.
- Hay indicios de que el cambio climático puede afectar la estacionalidad de los fenómenos de surgencia, con importantes consecuencias en la red trófica.

4.1.4 *Aumento del nivel del mar*

- El nivel mundial promedio del mar ha registrado una subida promedio de 1,8 mm por año desde 1961. El ritmo de alzamiento se ha acelerado desde 1993 hasta aproximadamente 3,1 mm por año. Es posible que en las próximas décadas se registren nuevos aumentos. No obstante, las variaciones del nivel del mar no son homogéneas geográficamente, porque están controladas por procesos regionales de circulación oceánica.
- Las mayores pérdidas esperadas derivadas de la subida del nivel del mar tendrán lugar en las costas del Atlántico y del Golfo de México de las Américas, en el Mediterráneo, en el Báltico y en las pequeñas regiones insulares.
- Los hábitats de los humedales inter-mareales y costeros pueden reducirse substancialmente en el futuro a causa de la subida del nivel del mar.

4.1.5 *Acidificación y otras propiedades químicas*

- El pH de la superficie del agua ha disminuido en 0,1 unidades en los últimos 200 años. Según estimaciones modelizadas, se predicen nuevas reducciones de 0,3 a 0,5 unidades de pH durante los próximos 100 años.
- Las repercusiones biológicas de la acidificación de los océanos son inciertas porque la susceptibilidad de los individuos y las poblaciones es desconocida. Sin embargo, se espera que para los crustáceos, los arrecifes de coral tropicales y los corales de aguas frías del Océano meridional las repercusiones puedan ser graves.

- La concentración de oxígeno en la capa ventilada de 100 a 1 000 m del océano Mundial ha ido disminuyendo desde 1970 debido al bajo índice de renovación en las aguas intermedias.
- Es probable que a causa del calentamiento mundial el suministro de nutrientes en las aguas superficiales disminuya debido al aumento de la estratificación.

4.1.6 *Intercambios atmósfera-océano y tierra-océanos*

- El cambio de uso de la tierra se traduce en considerables repercusiones hidrológicas en la producción del ecosistema, en particular en la carga sólida, los flujos hídricos (debido a la construcción de embalses), y consecuencias físico-químicas (hipoxia, estratificación y salinidad). No es posible sacar conclusiones generales acerca de los efectos de estos procesos; pero se sabe que impactan en la composición de las comunidades, en los procesos productivos y estacionales del plancton y en las poblaciones de peces.
- Los cambios mencionados someterán a presión adicional los sistemas de producción de alimentos pesqueros continentales y terrestres (p. ej., el arroz), en particular en los países en desarrollo.

4.1.7 *Pautas de variabilidad climática de baja frecuencia*

- Algunos estudios indican una intensificación y un aumento de la frecuencia de determinados fenómenos atmosféricos (p. ej., la oscilación del Atlántico norte, la oscilación meridional El Niño), pero los modelos climáticos predicen en general que, en combinación con una variabilidad decádica continuada y similar a la registrada durante el siglo XX, su tendencia espacial mostrará bastante uniformidad a través de las cuencas oceánicas.
- En el seno de determinadas cuencas oceánicas, las pautas de los fenómenos atmosféricos pueden manifestar fuertes teleconexiones, pero las teleconexiones entre cuencas y el potencial sincronismo biológico producido por la acción del clima a lo largo de varias décadas son normalmente mucho más débiles.

4.2 **Efectos observados de la variabilidad y el cambio climático en los procesos ecosistémicos y en la producción pesquera**

4.2.1 *Resumen de los procesos fisiológicos, de desove y de reclutamiento susceptibles a la variabilidad climática*

- Los organismos están adaptados a un ámbito específico de condiciones ambientales dentro del cual su funcionamiento es óptimo. El comportamiento fisiológico, que a menudo se relaciona con la demanda metabólica de oxígeno por los tejidos, puede degradarse y causar estrés aun en condiciones (p. ej., a temperaturas) consideradas por debajo de los límites letales.

4.2.2 *Producción primaria*

- Las observaciones satelitales indican que, entre comienzos del decenio de 1980 y finales del de 1990, ha habido una reducción de 6 por ciento en la productividad primaria oceánica mundial, pero con diferencias regionales muy acentuadas. Por ejemplo, en las altas latitudes los índices de clorofila han aumentado durante los últimos 20 años; y seguidamente ha habido un cambio en la dominancia relativa de las diatomeas respecto al fitoplancton pequeño.
- Es probable que a causa del aumento de la estratificación vertical y de la estabilización de la columna de agua en los océanos y lagos se reduzca la disponibilidad de nutrientes en las zonas fóticas; y que por consiguiente, en un mundo que se habrá vuelto más caliente, la producción primaria y secundaria disminuya. Sin embargo, en las altas latitudes el tiempo de residencia de las partículas en la zona fótica aumentará; esto determinará el prolongamiento de la

temporada de crecimiento y el aumento de la producción primaria. En general, se espera un leve incremento de la producción primaria mundial, con muy pronunciadas diferencias regionales.

- El calentamiento climático debería ocasionar una contracción del muy productivo bioma marginal de los hielos marinos y del giro subtropical estacionalmente estratificado, y una expansión del bioma subtropical estratificado permanente de baja productividad y del bioma del giro subpolar.
- Las simulaciones indican que bajo condiciones de calentamiento mundial, el comienzo de la floración de las diatomeas en primavera podría retrasarse y que su biomasa máxima podría reducirse. Es posible que haya cambios en el grupo de fitoplancton dominante.
- En términos generales, en los lagos situados en zonas de alta latitud o de alta altitud, el calentamiento atmosférico acarrea una reducción de la cubierta de hielo, temperaturas del agua más altas, una temporada de crecimiento prolongada y, consecuentemente, un aumento de la abundancia de algas y de productividad. En contraste, en algunos lagos tropicales profundos se está observando una reducción de la abundancia de algas y una disminución de la productividad, atribuibles probablemente a un menor reabastecimiento de nutrientes.
- Se espera que la intensificación de los ciclos hidrológicos influya substancialmente en los procesos limnológicos. En general, la productividad en todos los niveles (del plancton a los peces) puede verse estimulada por el aumento de la escorrentía, de las tasas de descarga, de la superficie inundable y del nivel del agua durante la estación seca. Los desajustes cronológicos pueden determinar que la producción se dispare en el momento equivocado y que los procesos productivos se desarrollen fuera de la zona habitual de su hábitat.

4.2.3 *Producción secundaria*

- No se tienen evaluaciones mundiales acerca de las repercusiones potenciales del cambio climático en la producción oceánica secundaria. Pese a que se trata de un campo muy investigado (véase p. ej. Mackas y Beaugrand, 2008), los resultados de los estudios tienden a estar marcados predominantemente por las condiciones locales y regionales.
- Sin embargo, los resultados regionales sugieren que los efectos del cambio climático pueden ser más evidentes en la estructura de las comunidades zooplanctónicas que en la biomasa total de éstas.

4.2.4 *Cambios en la distribución*

- Se espera que a causa del cambio climático la mayor parte de las especies se desplace hacia los polos, que se expanda el área de distribución de las especies de aguas cálidas y se contraiga el de las de aguas más frías.
- Las observaciones sobre los cambios distributivos, consistentes con lo anterior, se han hecho, entre otros lugares, en el mar del Norte, el Atlántico septentrional y las costas este y oeste de América del Norte respecto a los copépodos, invertebrados demersales, organismos inter-mareales y especies de peces. En las comunidades de peces, los cambios más rápidos son los que ocurren en las especies pelágicas; éstos consisten en movimientos verticales para contrarrestar el calentamiento de las aguas superficiales.
- Los períodos migratorios de muchos animales han seguido las tendencias decádicas de la temperatura de los océanos, registrando retrasos durante las décadas frías y adelantos, de hasta dos meses, durante los años cálidos.

4.2.5 *Cambios en la abundancia*

- Las poblaciones que se encuentran en los puntos polares extremos de sus áreas de distribución tienden a aumentar en abundancia en consonancia con el alza de las

temperaturas, mientras que las poblaciones que están en las partes más cercanas al ecuador de sus áreas de distribución tienden a declinar en abundancia a medida que las temperaturas suben.

- El aumento en la tasa de crecimiento en respuesta a la subida de la temperatura sólo ocurre cuando la disponibilidad de alimento es adecuado para satisfacer la mayor demanda alimentaria.

4.2.6 *Cambios fenológicos*

- Más del 50 por ciento de todas las especies terrestres, dulceacuícolas o marinas estudiadas han exhibido cambios fenológicos medibles a lo largo de los últimos 20 a 140 años. Estos cambios concordaban sistemática y predominantemente con la dirección que se esperaba que adoptase el cambio climático en las distintas regiones.
- Las observaciones realizadas en el mar del Norte indican que la estructura de las comunidades planctónicas está cambiando: los dinoflagelados alcanzan su máximo estacional anticipadamente en respuesta al calentamiento, mientras que las diatomeas no han mostrado un patrón coherente de cambio porque su reproducción está determinada principalmente por el aumento de la intensidad luminosa.
- Las observaciones realizadas en muchos lagos de Europa y América del Norte indican que, debido al calentamiento, la proliferación del fitoplancton en primavera se ha adelantado; pero que el zooplancton no ha respondido de manera análoga y que su población está disminuyendo porque los procesos de emergencia zooplanctónica ya no corresponden a la alta abundancia de algas. Preocupa el hecho de que la trofodinámica de los ambientes marinos y de aguas dulces, posiblemente ya alterada radicalmente por el calentamiento del océano, esté sufriendo los efectos de un desfase entre el depredador y su presa.

4.2.7 *Invasiones de especies y enfermedades*

- Existen pocas pruebas que apoyen la suposición de que el aumento de los brotes de enfermedades pueda estar vinculado con el calentamiento mundial, aunque se ha observado que los patógenos se propagan por zonas de latitudes más altas.
- La proliferación de algas nocivas parece haberse vuelto más común, pero no está claro si está causada por el cambio climático. El cambio esperado en la relación diatomeas-dinoflagelados en un océano que se está calentando también puede jugar un papel en este fenómeno.
- Los riesgos de extinción de especies a causa del cambio climático son posibles, pero no se conocen aún ejemplos que los confirmen. Se darán casos de adaptaciones evolutivas, aunque en escalas temporales y con características que pueden depender de cada especie.

4.2.8 *Repercusiones en la cadena trófica, desde el zooplancton hasta los peces*

- Es probable que el cambio climático afecte a las especies y a los ecosistemas a través de procesos tanto directos como indirectos relacionados con la cadena trófica. La predominancia en la cadena trófica de procesos directos o indirectos dependerá de si éstos están estructurados de forma descendente, de forma ascendente o desde el centro. Se ha insinuado que el control ecosistémico se correlaciona con la riqueza de especies y con la temperatura.

4.2.9 *Cambios de régimen y otros acontecimientos ecosistémicos extremos*

- Se reconoce cada vez más que uno de los mecanismos mediante los cuales interactúan la variabilidad climática y el cambio climático en la dinámica del ecosistema son los «cambios de régimen» no lineales. La capacidad amplificadora de las señales climáticas de los ecosistemas sugiere que los cambios climáticos

graduales (o incluso estocásticos) pueden provocar respuestas biológicas repentinas e incluso impredecibles conforme los ecosistemas pasan de un estado a otro.

- Se han observado cambios de régimen en el océano Atlántico septentrional y en el océano Pacífico septentrional, entre otros océanos, que afectan a la productividad y a la dominancia de las especies en los dominios pelágico y demersal.

4.3 Hipótesis de las repercusiones del cambio climático en la producción pesquera y en los ecosistemas

- Es posible predecir, en ciertos casos con un elevado nivel de confianza, las repercusiones generales en los sistemas marinos y acuáticos producidas por los cambios en gran escala relacionados con la temperatura, el régimen de vientos y la acidificación.
- A escalas temporales «rápidas» (unos pocos años), se puede predecir con un alto nivel de confianza que el aumento de la temperatura tendrá efectos negativos en la fisiología de los peces debido a que el transporte de oxígeno a los tejidos se reduce cuando la temperatura aumenta. Esta limitación fisiológica se traducirá probablemente en limitaciones importantes para la acuicultura. Las restricciones fisiológicas determinarán cambios en la distribución tanto de las especies de agua dulce como marinas, y ocasionarán posibles cambios en la abundancia ya que los procesos de reclutamiento sufrirán deterioro. Se espera que ocurran alteraciones en la cronología de los acontecimientos relacionados con el ciclo biológico debidas al cambio climático (nivel de confianza alto). Las especies de vida corta y de tasas rápidas de rotación, por ejemplo el plancton, las jibias y los pequeños peces pelágicos serán los que con mayor probabilidad sufrirán estos cambios.
- A escalas temporales intermedias (unos pocos años a una década), los factores de estrés fisiológico y los cambios fenológicos inducidos por la temperatura tendrán repercusiones en los procesos de reclutamiento y por consiguiente en el índice de abundancia de muchas poblaciones marinas y acuáticas (nivel de confianza alto). Es probable que estos efectos se manifiesten también de forma más aguda en los extremos de los ámbitos de distribución de las especies y para las especies menos longevas. Los cambios en la abundancia alterarán la composición de las comunidades marinas y acuáticas, y tendrán posibles consecuencias en la estructura y productividad de estos ecosistemas marinos. La predicción de las repercusiones netas en la comunidad (p. ej., la biomasa total o la productividad) tiene un nivel de confianza intermedio debido a que en los grupos funcionales intervienen dinámicas de compensación. En muchas zonas se pronostica un aumento de la estratificación vertical, que causará una reducción de la mezcla vertical y una disminución de los índices de productividad (nivel de confianza intermedio). Este factor determinará cambios en la composición de las especies.
- A escalas temporales largas (varias décadas), las repercusiones pronosticadas dependen de los cambios que ocurran en la producción primaria en los océanos y su transferencia a niveles tróficos superiores. Los modelos muestran una gran variabilidad en los resultados de estos cambios, de modo que las predicciones tienen un nivel de confianza bajo. Las predicciones regionales pueden tener un nivel de fiabilidad más alto porque el conocimiento de los procesos específicos involucrados es mayor. La mayoría de los modelos muestra una disminución de la producción primaria y cambios en la composición del fitoplancton que afectarán a los organismos más pequeños, aunque con una gran variabilidad regional.
- Sigue habiendo gran incertidumbre y lagunas en las investigaciones, en particular en cuanto a los efectos de las interacciones sinérgicas entre diversos factores de estrés, la extrapolación de datos más allá de las condiciones históricas, la reducción de la capacidad de recuperación del ecosistema ante la variabilidad climática como consecuencia de los cambios ocasionados por la pesca, la localización y

funciones de los umbrales críticos, y la capacidad de adaptación y evolución de los organismos marinos y acuáticos en respuesta a estos cambios.

- En lo que respecta a los sistemas de agua dulce, son motivo de especial preocupación los cambios en la incidencia cronológica, intensidad y duración de las inundaciones, aspectos a los que muchas especies de peces, en respuesta al cambio climático, han adaptado sus períodos migratorios, de desove y de transporte de gametos. En el contexto del cambio climático, y en particular en los países en desarrollo, es importante diseñar sistemas de ordenación capaces de satisfacer las necesidades de agua dulce de los peces y de los sistemas de producción de alimentos terrestres (p. ej., de arroz).

Se espera que las respuestas anticipadas de los ecosistemas regionales al cambio climático comprendan:

Ártico

Cambios físicos:

- un aumento de 5 °C de la temperatura del aire;
- un aumento de 6 por ciento de las precipitaciones;
- una subida de 15 cm del nivel del mar;
- un aumento de 5 por ciento de la cubierta nubosa;
- una reducción de 20 días del período de duración del hielo marino;
- una reducción de 20 por ciento del hielo invernal con importantes zonas libres de hielo en verano.

Consecuencias ecológicas:

- un aumento de dos a cinco veces de la producción primaria respecto a las condiciones actuales;
- una reducción del ámbito de distribución de los peces de aguas frías y de las especies bentónicas, pero una expansión hacia el norte del ámbito de distribución de las especies del Atlántico y Pacífico;
- las especies longevas del Ártico con estrechos márgenes de tolerancia térmica y de reproducción tardía desaparecerán probablemente de los hábitats sureños;
- cambios en los períodos migratorios y aumento de las tasas de crecimiento;
- probable aumento de las especies no nativas en las aguas del Ártico;
- la extinción de las actuales especies de peces del Ártico es improbable.

Atlántico septentrional, Atlántico nororiental

Cambios físicos:

- las repercusiones futuras derivadas del cambio climático en el Atlántico septentrional seguirán variando probablemente en consonancia con el estado de la oscilación del Atlántico norte;
- las temperaturas marinas en el mar del Norte, mares nórdicos y mar de Barents aumentarán probablemente en 1 a 3 °C durante los próximos 50 años, y los cambios más acentuados ocurrirán en las regiones más norteñas;
- aumento de los flujos de aguas cálidas impelidas por el viento y provenientes del Atlántico hacia las regiones norteñas mencionadas;
- aumento de la estratificación vertical;
- reducción de banquisa.

Cambios ecológicos:

- la producción primaria probablemente aumentará en el mar de Barents;
- la producción de zooplancton disminuirá probablemente conforme se reduce la producción de zooplancton en el Ártico;
- desplazamiento hacia el norte del ámbito de distribución de todas las especies;

- aumento de la producción de biomasa de las especies en las regiones ártico-boreales;
- las especies de peces que están en aguas al sur del mar del Norte aparecerán probablemente en el mar del Norte;
- las zonas de desove del capelán en el mar de Barents se desplazarán probablemente hacia el este;
- el mar del Norte estará dominado por especies pelágicas tales como el arenque y la caballa en el norte, y la sardina y la anchoa en el sur, aunque la productividad total del sistema no será muy distinta de lo que es hoy;
- se predice que el mar Báltico será un mar de aguas más templadas y de menor salinidad, con un aumento significativo de la estratificación vertical;
- en el mar Báltico, las especies tolerantes a las condiciones marinas quedarán excluidas a favor de otras especies más tolerantes de bajos índices de salinidad;
- las especies no nativas podrán penetrar en el mar Báltico, pero se espera que pocas logren colonizar debido a que no soportarán el estrés causado por la salinidad.

Atlántico noroccidental

- las predicciones sobre el ámbito de distribución y las migraciones son similares a las formuladas para el Atlántico nororiental;
- las poblaciones situadas en las zonas extremas de su ámbito de distribución serán las más afectadas;
- en algunos lugares y momentos, pueden registrarse temperaturas más bajas debido al aumento del derretimiento de los glaciares en Groenlandia. Por la acción de este fenómeno, algunas especies de aguas frías podrán encontrar lugares de refugio; pero otras, tales como el bacalao del Atlántico, podrán sufrir efectos letales a causa del frío;
- las especies adaptadas a condiciones frías y a temperaturas con escaso margen de variación, tales como el salmón del Atlántico, podrán verse extirpadas de sus hábitats normales.

Bacalao del Atlántico:

- las simulaciones sobre supervivencia del bacalao en el golfo de Maine indicaron que los índices de supervivencia de esta especie disminuían con el aumento de la temperatura, y que las temperaturas más altas contrarrestaban los aumentos de la tasa de crecimiento;
- en la mitad de la zona de distribución en el Atlántico noroccidental, el capelán (*Mallotus villosus*) es presa importante del bacalao, pero los períodos de desove del capelán se pueden retardar debido a la presencia de aguas frías provenientes del derretimiento de los glaciares;
- en el Atlántico nororiental, los modelos de simulación indican que el aumento de la temperatura en el mar del Norte reducirá las poblaciones de bacalaos.

Pacífico septentrional

- el recalentamiento antropogénico alcanzará dentro de 30 a 50 años probablemente la misma magnitud que la variabilidad climática ha alcanzado hoy;
- las relaciones clima-ecosistema-pesquerías desarrolladas durante la segunda mitad del siglo XX podrían no manifestar la misma resiliencia ante las nuevas condiciones que imperen en el siglo XXI;
- la pauta de variabilidad de la oscilación decádica del Pacífico proseguirá durante el siglo XXI, pero se añadirá a la tendencia constante al aumento de la temperatura de la superficie del mar;
- se registrarán cambios en la profundidad de la capa de mezcla (menor profundidad) y en la temperatura (aumento);

- el sistema planctónico subpolar se modificará, pasando de una fuerte variabilidad y valores mínimos en invierno a valores anuales más constantes y una productividad primaria promedio anual reducida;
- otras zonas (p. ej., las costeras) pueden ocurrir tasas de crecimiento más altas a medida que las temperaturas aumentan;
- en el Pacífico noroccidental se espera que las condiciones climáticas más cálidas alteren las pautas estacionales de producción primaria;
- en la costa occidental de América del Norte se pronostican desplazamientos de las poblaciones de peces hacia el norte;
- el salmón rojo del Pacífico puede quedar confinado al mar de Bering;
- mar de Bering: amplia retirada de los hielos, pérdidas de especies de aguas frías y aumento creciente de la abundancia de las especies provenientes del Pacífico septentrional;
- el Pacífico septentrional es susceptible a los efectos del aumento de la acidificación, y puede volverse un ambiente sub-saturado de aragonita desde la superficie hasta el fondo;
- varias especies sufren repercusiones perjudiciales debidas a las bajas concentraciones de pH.

Sistemas de surgencia costeros impulsados por el viento

- las respuestas al calentamiento mundial de los vientos costeros que dirigen el movimiento de los ecosistemas de surgencia son contradictorias;
- el eventual aumento de la surgencia costera por estrés de viento contrarrestaría en estas regiones la tendencia mundial al aumento de la temperatura de las aguas y al incremento de la estratificación vertical;
- según otros modelos, se predice una disminución de los vientos favorables a las surgencias;
- los modelos globales de la respuesta de la producción primaria al calentamiento han arrojado resultados contradictorios. En el Pacífico, el modelo de Sarmiento *et al.* (2004) no mostró ninguna respuesta mundial coherente a los efectos del cambio climático en las regiones en donde se producen las surgencias;
- la intensificación de la surgencia de Benguela puede aumentar el ingreso de nutrientes, la producción primaria y los eventos caracterizados por un bajo índice de oxígeno; lo mismo puede también ocurrir en otros sistemas de surgencia;
- la variabilidad local entre los sistemas es considerable, y esto dificulta la formulación de principios generales.

Mares tropicales y subtropicales

- los hábitats y biología sumamente diversificados han sido escasamente estudiados;
- queda por resolver la incógnita de si el Pacífico tropical llegará a manifestar características que lo aproximarían a una zona más afín al El Niño (reducción del gradiente este-oeste de las temperaturas en la superficie del mar) o más próximo a La Niña (aumento de dicho gradiente);
- se espera un declive de la producción primaria en el Pacífico tropical debido al aumento de la estratificación vertical y a la disminución del suministro de nutrientes;
- los efectos combinados de los cambios en la circulación, temperatura, nutrientes y producción primaria se acumulan progresivamente en la cadena trófica e influyen en la disponibilidad de presas y en las condiciones de hábitat del atún;
- las condiciones del hábitat al este de la línea del cambio de fecha podrían ser más favorables y presentar características similares a los acontecimientos de El Niño;
- para las aguas de Australia y Nueva Zelanda, las repercusiones más fuertes se advertirán probablemente en las especies costeras y en las áreas de cría submareales;

- en las especies endémicas de aguas templadas más que en las tropicales, y en las especies costeras y demersales más que en las pelágicas y de mar profundo;
- según los modelos elaborados para Australia, se predicen cambios similares a los que se producirán en otras regiones: calentamiento del océano, aumento de la estratificación vertical, intensificación de las corrientes costeras que fluyen hacia el polo, aumento de la acidificación del océano, subida del nivel del mar y alteración de los regímenes de tormentas y lluvias;
 - el calentamiento y el aumento de la estratificación alterarán la composición de las comunidades planctónicas, y modificarán su distribución en dirección al polo lo que modificará la dinámica relacionada con el período de floración, pudiendo perjudicar los procesos de transferencia de nutrientes a niveles tróficos superiores;
 - las áreas de distribución de los peces bentónicos y demersales se desplazarán hacia el sur; estas especies pueden disminuir en abundancia. Las especies pelágicas también desplazarán su distribución hacia el sur y algunas se verán favorecidas por el aumento de la surgencia local producida por el viento (p. ej., las anchoas).

Arrecifes de coral

- los arrecifes de coral corren los riesgos relacionados con las repercusiones del cambio climático, el aumento de la temperatura, la acidificación, la intensificación de las tormentas y aumento del nivel del mar, y con factores no climáticos tales como la sobreexplotación, la introducción de especies exóticas y el aumento de la carga de nutrientes y de sedimentos;
- los riesgos que pesan sobre los corales no se distribuyen homogéneamente: el aumento de la temperatura representa un problema importante para los sistemas de aguas templadas; el aumento de la acidez y la decalcificación representa un problema importante tanto para los sistemas de aguas templadas como para los de aguas frías; y las repercusiones humanas directas lo representan para las regiones más pobladas;
- se pueden definir tres escalas temporales para describir las repercusiones del cambio climático en los arrecifes de coral:
 - períodos de años: aumento de los efectos de la temperatura en el proceso de descoloramiento de los corales;
 - períodos de décadas: aumento de la acidificación y disolución de las estructuras carbonatadas de los arrecifes;
 - períodos de varias décadas: debilitamiento de la integridad estructural de los arrecifes y mayor susceptibilidad a las tormentas y los fenómenos erosivos;
- el aumento de la acidez (disminución del pH) es una amenaza poderosa y duradera para los arrecifes de coral. La capacidad de adaptación de los arrecifes a este factor de estrés ambiental es incierta: las zooxantelas simbióticas se pueden adaptar volviéndose más tolerantes a las altas temperaturas. La migración de los corales a latitudes más altas es improbable;
- en al menos un estudio se señaló que la disminución de los corales tenía repercusiones perjudiciales en la biodiversidad íctica de los arrecifes; sin embargo, hasta la fecha, existen pocas pruebas de una relación causal entre el recalentamiento del clima y el fenómeno de descoloramiento y sus repercusiones en las pesquerías costeras.

Sistemas de aguas dulces

- los lagos de agua dulce y sus ecosistemas son muy vulnerables al cambio climático;
- los registros paleográficos muestran que la forma y distribución de los lagos pueden cambiar, y que los lagos pueden desaparecer por completo debido a la alteración de las dinámicas de precipitaciones, evaporación y escorrentía;

- se pronostica que las especies de aguas frías se verán afectadas negativamente, que las de aguas templadas se verán favorecidas y que las de aguas frescas se verán favorecidas en las partes norteñas de sus áreas de distribución pero afectadas negativamente en las partes sureñas;
- en América del Norte se espera un desplazamiento general de las especies de aguas frescas y templadas hacia el norte y se considera probable en el resto del hemisferio norte;
- la respuesta de determinados ecosistemas lacustres al cambio climático depende del tamaño, profundidad y situación trófica del lago;
- según los estudios de modelación, los más afectados serían los peces de aguas frías debido a la pérdida de hábitats que afectaría a los lagos eutróficos de aguas someras;
- las condiciones de crecimiento de los peces de aguas frescas y templadas podrían mejorar en los lagos bien mezclados, en los lagos pequeños y en los lagos oligotróficos;
- la tasa de cambio de los sistemas de agua dulce frente al clima dependerá de la capacidad de las especies dulceacuícolas de «desplazarse entre ambientes», es decir de hacer uso de corredores de dispersión;
- los más afectados serán probablemente los peces de aguas de zonas bajas que carecen de corredores de dispersión hacia el norte, y las especies de aguas frías en general;
- los ecosistemas fluviales son particularmente susceptibles a los cambios en la cantidad y períodos de los flujos de agua, los cuales cambiarán probablemente en función de las alteraciones del clima;
- las iniciativas humanas orientadas a retener el agua en embalses y canales de irrigación pueden exacerbar los cambios en los flujos fluviales;
- la abundancia y diversidad de peces fluviales son especialmente susceptibles a estos factores de perturbación, ya que la disminución del nivel de las aguas durante la estación seca reduce el número de individuos capaces de desovar adecuadamente; además, muchas especies de peces se han adaptado para desovar en sincronía con el flujo de las crecidas para que sus huevos y larvas sean transportados a las zonas de cría en las zonas inundadas.

Sistemas de acuicultura

- las repercusiones directas comprenden perturbaciones en la disponibilidad de agua dulce, cambios de temperatura, variaciones del nivel del mar, y aumento de la frecuencia de acontecimientos extremos (tales como inundaciones y marejadas ciclónicas);
- los efectos indirectos incluyen repercusiones económicas, por ejemplo las relacionadas con los costos y la disponibilidad de piensos;
- las repercusiones negativas incluyen (Tabla 4):
 - las situaciones de estrés debidas a la subida de la temperatura y al aumento de la demanda de oxígeno;
 - la incertidumbre en el suministro de agua dulce;
 - los acontecimientos climáticos extremos;
 - la subida del nivel de los mares;
 - la mayor frecuencia de enfermedades y episodios de toxicidad;
 - la incertidumbre en el suministro de harina de pescado producida por la pesca de captura;
- las repercusiones positivas del cambio climático en la acuicultura incluyen el aumento de los índices de conversión alimentaria y de crecimiento en las aguas templadas, la prolongación de la temporada de crecimiento, la expansión del área de distribución de las especies hacia los polos debido a la retirada de los hielos;

- gracias al aumento de la producción primaria, los invertebrados filtradores dispondrían de mayor cantidad de alimento;
- posibles problemas relacionados con invasiones de especies exóticas, la disminución de las concentraciones de oxígeno y eventualmente una mayor floración de algas nocivas;
- las condiciones locales en las zonas de cría tradicionales pueden volverse inadecuadas para muchas especies tradicionales;
- el estrés térmico repercutirá en procesos fisiológicos tales como la demanda de oxígeno y las necesidades alimentarias;
- para que las actividades de acuicultura puedan beneficiarse del aumento de la temperatura es necesario aumentar el suministro de alimentos;
- debido a las modificaciones en la disponibilidad de agua dulce para la agricultura, la industria, las necesidades domésticas y ribereñas, y a causa de los cambios en los regímenes de precipitaciones, la acuicultura de agua dulce se volverá una actividad competidora;
- el aumento de las precipitaciones podrá también causar otros problemas, tales como inundaciones;
- la subida del nivel de los mares podría también causar inundaciones en sectores costeros, manglares y praderas marinas, que son regiones posibles abastecedoras de reservas de semillas para las especies de acuicultura.

Bibliografía

- Abell, R., Thieme, M. & Lehner, B. 2002. Ecoregion conservation for freshwater systems, with a focus on large rivers, Washington, D.C., World Wildlife Fund.
- Abraham, C.L. & Sydeman, W.J. 2004. Ocean climate, euphausiids and auklet nesting: interannual trends and variation in phenology, diet and growth of a planktivorous seabird, *Ptychorampus aleuticus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 274: 235–250.
- Agostini, V. & Bakun, A. 2002. ‘Ocean triads’ in the Mediterranean Sea: physical mechanisms potentially structuring reproductive habitat suitability (with example application to European anchovy, *Engraulis encrasicolus*). *Fish. Oceanogr.*, 11: 129–142.
- Ahas, R. 1999. Long-term phyto-, ornitho- and ichthyophenological time-series analyses in Estonia. *Int. J. Biometeorol.*, 42: 119–123.
- Ainley, D.G., Ballard, G., Emslie, S.D., Fraser, W.R., Wilson, P.R., Woehler, E.J., Croxall, J.P., Trathan, P.N. & Murphy, E.J. 2003. Adelie penguins and environmental change. *Science*, 300: 429–430.
- Alcamo, J., Moreno, J.M., Nováky, B., Bindi, M., Corobov, R., Devoy, R.J.N., Giannakopoulos, C., Martin, E., Olesen, J.E. & Shvidenko, A. 2007. Europe, pp. 541–580. In M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden & C.E. Hanson, eds. Cambridge, UK, Impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. *Cambridge University Press*.
- Alongi, D.M. & McKinnon, A.D. 2005. The cycling and fate of terrestrially-derived sediments and nutrients in the coastal zone of the Great Barrier Reef shelf. *Mar. Pollut. Bull.*, 51: 239–252.
- Anderson, D.J. 1989. Differential responses of boobies and other seabirds in the Galapagos to the 1986–87 El Niño–Southern Oscillation event. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 52: 209–216.
- Anderson, D.M., Overpeck, J.T. & Gupta, A.K. 2002. Increase in the Asian southwest monsoon during the past four centuries. *Science*, 297: 596–599.
- Andreev, A. & Watanabe, S. 2002. Temporal changes in dissolved oxygen of the intermediate water in the subarctic North Pacific. *Geophys. Res. Lett.*, 29(14): 1680, doi:10.1029/2002GL015021.
- Antonov, J. I., Levitus, S. & Boyer, T.P. 2002. Steric sea level variations during 1957–1994: Importance of salinity. *J. Geophys. Res.*, 107(C12): 8013, doi:10.1029/2001JC000964).
- Arthington, A.H., Lorenzen, K., Pusey, B.J., Abell, R., Halls, A., Winemiller, K.O., Arrington D.A. & Baran, E. 2003. River fisheries: ecological basis for management and conservation. In R.L. Welcomme, ed. Rome, *Proceedings of the 2nd International Large Rivers Symposium*, FAO.
- Astthorsson, O.S. & Gislason, A. 1995. Long-term changes in zooplankton biomass in Icelandic waters in spring. *ICES J. Mar. Sci.*, 52: 657–68.
- Atkinson, A.A., Siegel, V., Pakhomov, E. & Rothery, P. 2004. Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature*, 432: 100–103.
- Attrill, M.J., Wright, J. & Edwards, M. 2007. Climate-related increases in jellyfish frequency suggests a more gelatinous future for the North Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 52: 480–485.
- Auad, G., Miller, A. & Di Lorenzo, E. 2006. Long-term forecast of oceanic conditions off California and their biological implications, *J. Geophys. Res.*, 111, C09008, doi:10.1029/2005JC003219.
- Austin, J., Butchart, N. & Shine, K.P. 1992. Possibility of an Arctic ozone hole in a doubled- CO₂ climate. *Nature*, 360: 221–225.
- Baker, A.C. 2001. Ecosystems – reef corals bleach to survive change. *Nature*, 411: 765–766.

- Bakun, A. 1990. Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science*, 247: 198–201.
- Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics. California, *California Sea Grant College System*, p. 323.
- Bakun, A. & Weeks, S.J. 2004. Greenhouse gas buildup, sardines, submarine eruptions and the possibility of abrupt degradation of intense marine upwelling ecosystems. *Ecol. Lett.*, 7: 1015–1023.
- Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2001. Emperor penguins and climate change. *Nature*, 411(6834): 183–186.
- Barnston, A.G. & Livezey, R. E. 1987. Classification, seasonality, and persistence of low-frequency atmospheric circulation patterns. *Mon. Weather Rev.*, 115: 1083–1126.
- Barth, J.A., Menge, B.A., Lubchenco, J., Chan, F., Bane, J.M., Kirincich, A.R., McManus, M.A., Nielsen, K.J., Pierce, S.D. & Washburn, L. 2007. Delayed upwelling alters nearshore coastal ocean ecosystems in the northern California current. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104: 3719–3724.
- Bates, B.C., Kundzewicz, Z.W., Wu, S. & Palutikof, J.P. (eds). 2008. *Climate change and water*. Technical paper of the IPCC, IPCC Secretariat, Geneva. 210pp.
- Battarbee, R.W., Grytnes, J.A., Thompson, R., Appleby, P.G., Catalan, J., Korhola, A., Birks, H.J.B., Heegaard, E. & Lami, A. 2002. Comparing palaeolimnological and instrumental evidence of climate change for remote mountain lakes over the last 200 years. *J. Paleolimnol.*, 28: 161–179.
- Beamish, R.J., McFarlane G.A. & Benson, A. 2006. Longevity overfishing. *Progr. Oceanogr.*, 68: 289–302.
- Beamish, R.J., McFarlane, G.A. & King, J.R. 2000. Fisheries climatology: understanding the interannual and decadal scale processes that regulate British Columbia fish populations naturally, p. 94–139. In T. Parsons & P. Harrison, eds. *Fisheries oceanography: an integrative approach to fisheries ecology and management*. Oxford, UK, Blackwell Science Ltd.
- Beamish, R.J., Noakes, D.J., McFarlane, G.A., Klyashtorin, L., Ivanov, V.V. & Kurashov, V. 1999. The regime concept and natural trends in the production of Pacific salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56(3): 516–526.
- Beare, D. J., Burns, F., Peach, K., Portilla, E., Greig, A., Mckenzie, E. & Reid, D. G. 2004. An increase in the abundance of anchovies and sardines in the north western North Sea since 1995. *Glob. Change. Biol.* 10: 1209–1213.
- Beaugrand, G. 2003. Long-term changes in copepod abundance and diversity in the north-east Atlantic in relation to fluctuations in the hydroclimatic environment. *Fisher. Oceanogr.*, 12(4-5): 270–283.
- Beaugrand, G. 2004. The North Sea regime shift: evidence, causes, mechanisms and consequences. *Prog. Oceanogr.*, 60: 245–262.
- Beaugrand, G. & Ibáñez, F. 2004. Monitoring marine plankton ecosystems (2): long-term changes in North Sea calanoid copepods in relation to hydro-meteorological variability. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 284: 35–47.
- Beaugrand, G. & Reid, P.C. 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Glob. Change Biol.*, 9(6): 801–817.
- Beaugrand, G., Brander, K.M., Lindley, J.A., Souissi, S. & Reid, P.C. 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, 426: 661–664.
- Beaugrand, G., Edwards, M., Brander, K., Luczak, C. & Ibáñez, F. 2008. Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shifts in the North Atlantic. *Ecol. Letters* 11 doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01218.x.
- Beaugrand, G., Reid, P.C., Ibáñez, F., Lindley, J. A. & Edwards M. 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science*, 296: 1692–1694.
- Behrenfeld, M.J. & Falkowski, I.G. 1997. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentrations. *Limnol. Oceanogr.*, 42: 1–20.

- Behrenfeld, M.J., O'Malley, R.T., Siegel, D.A., McClain, C.R., Sarmiento, J.L., Feldman, G.C., Milligan, A.J., Falkowski, P.G., Letelier, R.M. & Boss, E.S. 2006. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature*, 444: 752–755.
- Beltrami, H., Smerdon, J.E., Pollack, H.N. & Huang, S. 2002. Continental heat gain in the global climate system. *Geophys. Res. Lett.*, 29, doi:10.1029/2001GL014310.
- Benson, A.J. & Trites, A.W. 2002. Ecological effects of regime shifts in the Bering Sea and the eastern North Pacific Ocean. *Fish and Fisher.*, 3: 95–113.
- Berge, J., Johnsen, F., Nilsen, F., Gulliksen, B. & Slagstad, D. 2005. Ocean temperature oscillations enable reappearance of blue mussels *Mytilus edulis* in Svalbard after a 1 000 year absence. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 303: 167–175.
- Berteaux, D., Réale, D., McAdam, A.G. & Boutin, S. 2004. Keeping pace with fast climate change: can Arctic life count on evolution? *Integr. Comp. Biol.*, 44: 140–151.
- Bertness, M.D. & Ewanchuk, P.J. 2002. Latitudinal and climate driven variation in the strength of salt marsh plant competition and facilitation. *Oecologia*, 132: 392–401.
- Bindoff, N.L., Willebrand, J., Artale, V., Cazenave, A., Gregory, J., Gulev, S., Hanawa, K., Le Quéré, C., Levitus, S., Nojiri, Y., Shum, C.K., Talley, L.D. & Unnikrishnan, A. 2007. Observations: Oceanic climate change and sea level. In S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor & H.L. Miller, eds. *Climate Change 2007: The physical science basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK and New York, USA, Cambridge University Press.
- Bonnet, D., Richardson, A.J., Harris, R., Hirst, A., Beaugrand, G., Edwards, M., Ceballos, S., Diekman, R., López-Urrutia, A., Valdes, L., Carlotti, F., Molinero, J.C., Weikert, H., Greve, W., Lucic, D., Albaina, A., Yahia, N.D., Umani, S.F., Miranda, A., dos Santos, A., Cook, K., Robinson, S. & Fernandez de Puelles, M.L. 2005. An overview of *Calanus helgolandicus* ecology in European waters. *Progr. Oceanogr.*, 65: 1–53.
- Bopp, L., Aumont, O., Cadule, P., Alvain, S. & Gehlen, M. 2005. Response of diatoms distribution to global warming and potential implications: A global model study. *Geophys. Res. Lett.*, 32, L19606, doi:10.1029/2005GL023653.
- Boyd, P. W. & Doney, S.C. 2002. Modelling regional responses by marine pelagic ecosystems to global climate change. *Geophys. Res. Lett.*, 29(16): 1806, doi:10.1029/2001GL014130.
- Boyer, T.P., Levitus, S., Antonov, J.I., Locarnini, R.A. & Garcia, H.E. 2005. Linear trends in salinity for the World Ocean, 1955–1998. *Geophys. Res. Lett.*, 32, L01604, doi:10.1029/2004GL021791.
- Brander, K. 1994. Patterns of distribution, spawning, and growth in North Atlantic cod: the utility of inter-regional comparisons. *ICES mar. Sci. Symp.*, 198: 406–413.
- Brander, K. 2007. Global fish production and climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104: 19709–19714.
- Brander, K., Blom, G., Borges, M.F., Erzini, K., Henderson, G., MacKenzie, B.R., Mendes, H., Ribiero, J., Santos, A.M.P. & Toresen, R. 2003. Change in fish distribution in the eastern North Atlantic: are we seeing a coherent response to changing temperature? *ICES Mar. Sci. Symp.*, 219: 261–270.
- Brodeur, R.D., Sugisaki, H. & Hunt, G.L., Jr. 2002. Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea: implications for the ecosystem. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 233: 89–103.
- Brunel, T. & Boucher, J. 2006. Pattern of recruitment variability in the geographical range of the exploited North East Atlantic fish species. *J. Sea Res.*, 55: 156–168.
- Bryden, H.L., Longworth, H.R. & Cunningham, S.A. 2005. Slowing of the Atlantic meridional overturning circulation at 25 °N. *Nature*, 438: 655–657.
- Buddemeier, R.W., Kleypas, J.A. & Aronson, R.B. 2004. Coral reefs and global climate change. Potential contributions of climate change to stresses on coral reefs ecosystems. Arlington, VA. Pew Center for Global Climate Change. 42 pp. (Available at www.pewclimate.org.)

- Caldeira, K. & Wickett, M.E. 2005. Ocean model predictions of chemistry changes from carbon dioxide emissions to the atmosphere and ocean. *J. Geophys. Res.*, 110, C09S04, doi:10.1029/2004JC002671.
- Cane, M.A. 2005. The evolution of El Niño, past and future. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 230: 227–240.
- Carlsson, P., Graneli, E., Tester, P. & Boni, L. 1995. Influences of riverine humic substances on bacteria, protozoa, phytoplankton, and copepods in a coastal plankton community. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 127: 213–221.
- Carlton, J.T. 2000. Global change and biological invasions in the oceans. In H.A. Mooney & R.J. Hobbs, eds. *Invasive species in a changing world*, pp.31-53. Covelo, CA, Island Press.
- Carpenter, S.R. 2003. Regime shifts in lake ecosystems: pattern and variation. Vol. 15 in the Excellence in ecology series, Germany, Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.
- Carvalho, L. & Kirika, A. 2003. Changes in shallow lake functioning: response to climate change and nutrient reduction. *Hydrobiologia*, 506: 789–796.
- Chan, F., Barth, J.A., Lubchenco, J., Kirincich, A., Weeks, H., Peterson, W.T. & Menge, B.A. 2008. Emergence of anoxia in the California Current large marine ecosystem. *Science*, 319: 920.
- Chassignet, E.P., Hurlburt, H.E., Smedstad, O.M., Halliwell, G.R., Wallcraft, A.J., Metzger, E.J., Blanton, B.O., Lozano, C., Rao, D.B., Hogan, P.J. & Srinivasan A. 2006. Generalized vertical coordinates for eddy-resolving global and coastal ocean forecasts. *Oceanogr.*, 19: 20–31.
- Chavez, F.P., Ryan, J., Lluch-Cota, S.E. & Niquen, M. 2003. From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science*, 299: 217–221.
- Checkley, D.M., Ayon, P., Baumgartner, T., Bernal, M., Coetzee, J.C., Emmett, R., Guevara, R., Hutchings, L., Ibaibarriaga, L., Nakata, H., Oozeki, Y., Planque, B., Schweigert, J., Stratoudakis, Y. & van der Lingen, C. 2009. Habitats of small pelagic fish. In D. Checkley, C. Roy, J. Alheit, & Y. Oozeki, eds. *Climate change and small pelagic fish*. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- Cheung, W.W.L., Close, C., Lam, V., Watson, R. & Pauly, D. 2008. Application of macroecological theory to predict effects of climate change on global fisheries potential. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 365: 187–197.
- Chiba, S., Ono, T., Tadokoro, K., Midorikawa, T. & Saino, T. 2004. Increased stratification and decreased lower trophic level productivity in the Oyashio region of the North Pacific: a 30-year retrospective study. *J. Oceanogr.*, 60: 149–162.
- Childers, D.L., Day, J.W. & Muller, R.A. 1990. Relating climatological forcing to coastal water levels in Louisiana estuaries and the potential importance of El Niño Southern Oscillation events. *Clim. Res.*, 1: 31–42.
- Christensen, J.H., Hewitson, B., Busuioc, A., Chen, A., Gao, X., Held, I., Jones, R., Kolli, R.K., Kwon, W.T., Laprise, R., Magaña Rueda, V., Mearns, L., Menéndez, C.G., Räisänen, J., Rinke, A., Sarr, A. & Whetton, P. 2007. Regional climate projections. In S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor & H.L. Miller, eds. *Climate change 2007: the physical science basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK and New York, USA, Cambridge University Press.
- Church, J.A., White, N.J., Coleman, R., Lambeck, K. & Mitrovica, J.X. 2004. Estimates of the regional distribution of sea-level rise over the 1950 to 2000 period. *J. Clim.*, 17: 2609–2625.
- Ciannelli, L., Hjermmann, D.Ø., Lehodey, P., Ottersen, G., Duffy-Anderson, J.T. & Stenseth, N.C. 2005. Climate forcing, food web structure, and community dynamics in pelagic marine ecosystems. In A. Belgrano, U.M. Scharler, J. Dunne, R.E. Ulanowicz, eds. *Aquatic food webs: an ecosystem approach*, p. 143–169. Oxford, UK, Oxford University Press.

- Clark, B.M. 2006. Climate change: a looming challenge for fisheries management in southern Africa. *Mar. Policy*, 30: 84–95.
- Clark, R.A., Fox, C.J., Viner, D. & Livermore, M. 2003. North Sea cod and climate change – modelling the effects of temperature on population dynamics. *Glob. Change Biol.*, 9: 1669–1680.
- Clark, R.A. & Frid, C.L.J. 2001. Long-term changes in the North Sea ecosystem. *Environm. Rev.*, 9: 131–187.
- Clark, W.G. & Hare, S.R. 2002. Effects of climate and stock size on recruitment and growth of Pacific halibut. *N. Amer. J. Fisher. Manag.*, 22: 852–862.
- Clemmensen, C., Potrykus, A. & Schmidt, J. 2007. *Climate change and European fisheries*. European Parliament, policy department, structural and cohesion policies, fisheries. Brussels. Study IP/B/PECH/IC/2006–199.
- Coe, M.T. & Foley, J.A. 2001. Human and natural impacts on the water resources of the Lake Chad basin. *J. Geophys. Res.*, 106: 3349–3356.
- Cohen, J. & Barlow, M. 2005. The NAO, the AO and global warming: how closely related? *J. Climate*, 18: 2298–4513.
- Collie, J.S., Richardson, K. & Steele, J.H. 2004. Regime shifts: can ecological theory illuminate the mechanisms? *Progr. Oceanogr.*, 60: 281–302.
- Cox, P., Betts, R., Jones, C., Spall, S. & Totterdell, I. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 408: 184–187.
- Cropp, R. & Gabrica, A. 2002. Ecosystem adaptation: do ecosystems maximize resilience? *Ecology*, 83: 2019–2026.
- Croxall, J.P., Trathan, P.N. & Murphy, E.J. 2002. Environmental change and Antarctic seabird populations. *Science*, 297: 1510–1514.
- Crozier, L.G., Hendry, A.P., Lawson, P.W., Quinn, T.P., Mantua, N.J., Battin, J., Shaw, R.G. & Huey, R.B. 2008. Potential responses to climate change in organisms with complex life histories: evolution and plasticity in Pacific salmon. *Evol. Applic.*, 1: 252–270.
- Cruz, J.B. & Cruz, F. 1990. Effect of El Niño Southern Oscillation conditions on nestling growth rate in the dark-rumped petrel. *Condor*, 92 : 160–165.
- Cruz, R.V., Harasawa, H., Lal, M., Wu, S., Anokhin, Y., Punsalmaa, B., Honda, Y., Safari, M., Li, C. & Huu Ninh, N. 2007. In M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden & C.E. Hanson, eds. *Impacts, adaptation and vulnerability*, Asia p. 469-506. Contribution of Working group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- Csirke, J., Guevara-Carrasco, R., Cárdenas, G., Niquen, M. & Chipollini, A. 1996. Situación de los recursos anchoveta (*Engraulis ringens*) y Sardina (*Sardinops sagax*) a principios de 1994 y perspectivas para la pesca en el Perú, con particular referencia a las regiones norte y centro de la costa peruana. *Bol. Inst. Mar Perú*, 15: 3–23.
- Cubash, U., Meehl, G.A., Boer, G.J., Stouffer, R.J., Dix, M., Noda, A., Senior, C.A., Raper, S. & Yap, K.S. 2001. Projections of future climate change. Chapter 9. In J. T. Houghton, Ding Yihui and M. Noguer eds. *Climate Change 2001. The scientific basis*. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- Curry, R. & Mauritzen, C. 2005. Dilution of the northern North Atlantic Ocean in recent decades. *Science*, 308: 1772–1774.
- Cury, P., Bakun, A., Crawford, R. J.M., Jarre, A., Quiñones, R. A., Shannon, L.J. & Verheye, H.M. 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 603–618.
- Cury, P. & Roy, C. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 670–680.
- Cury, P. & Shannon, L.J. 2004. Regime shifts in the Benguela Ecosystem: facts, theories, and hypothesis. *Progr. Oceanogr.*, 60: 223–243.

- Cushing, D.H. 1969. The regularity of the spawning season of some fishes. *ICES J. Mar. Sci.*, 33: 81–92.
- Cushing, D.H. 1982. *Climate and fisheries*. New York, USA, Academic Press.
- Cushing, D.H. 1990. Plankton production and yearclass strength in fish populations- an update of the match-mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.*, 26: 249–293.
- Dale, B. 2001. The sedimentary record of dinoflagellate cysts: Looking back into the future of phytoplankton blooms. *Sc. Mar.*, 65: 257–272.
- Daskalov, G. 2002. Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 225: 53–63.
- Denman, K.L., Brasseur, G., Chidthaisong, A., Ciais, P., Cox, P.M., Dickinson, R.E., Hauglustaine, D., Heinze, C., Holland, E., Jacob, D., Lohmann, U., Ramachandran, S., da Silva Dias, P.L., Wofsy, S.C. & Zhang, X. 2007. Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry. In S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor & H.L. Miller, eds. *Climate change 2007: The physical science basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK and New York, USA, Cambridge University Press.
- Delworth, T. L. & Dixon, K.W. 2000. Implications of the recent trend in the Arctic/North Atlantic Oscillation for the North Atlantic thermohaline circulation. *J. Clim.*, 13(21): 3721–3727.
- de Roos, A.M., Boukal, D.S. & Persson, L. 2006. Evolutionary regime shifts in age and size at maturation of exploited fish stocks. *Proc. Royal Soc. Lond., B* 273(1596): 1873–1880.
- De Silva, S.S. & Soto, D. 2009. Climate change and aquaculture: potential impacts, adaptation and mitigation. In K. Cochrane, C. De Young, D. Soto and T. Bahri (eds). *Climate change implications for fisheries and aquaculture. Overview of current scientific knowledge. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. No. 530. Rome. FAO. pp. 151–212.
- De Wit, M. & Stankiewicz, J. 2006. Changes in surface water supply across Africa with predicted climate change. *Science*, 311: 1917–1921.
- deYoung, B., Barange, M., Beaugrand, G., Harris, R., Perry, R.I., Scheffer, M. & Werner, F. 2008. Regime shifts in marine ecosystems: detection, prediction and management. *Trends Ecol. Evol.*, 23(7): 402–409.
- deYoung, B., Harris, R., Alheit, J., Beaugrand, G., Mantua, N. & Shannon, L. J. 2004. Detecting regime shifts in the ocean: data considerations. *Progr. Oceanogr.*, 60: 143–164.
- Dickson, R.R., Meincke, J., Malmberg, S-A. & Lee, A.J. 1988. The “Great Salinity Anomaly” in the North Atlantic, 1968–1982. *Progr. Oceanogr.*, 20: 103–151.
- Diffenbaugh, N.S., Snyder, M.A. & Sloan, L.C. 2004. Could CO₂ -induced land-cover feedbacks alter near-shore upwelling regimes? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101: 27–32.
- Dixon, P.J., Sultana, P., Halls, A.S. & Lorenzen, K. 2003. Understanding livelihoods dependent on inland fisheries in Bangladesh and Southeast Asia. DFID/FMSP project R8118. Department for International Development, UK.
- Domingues, C.M., Church, J.A., White, N.J., Gleckler, P.J., Wijffels, S.E., Barker, P.M. & Dunn, J.R. 2008. Improved estimates of upper-ocean warming and multi-decadal sea-level rise. *Nature*, 453: 1090–1093.
- Doney, S.C. 2006. Plankton in a warmer world. *Nature*, 444: 695–696.
- Donner, S.D., Skirving, W.J., Little, C.M., Oppenheimer, M. & Hoegh-Guildberg, O. 2005. Global assessment of coral bleaching and required states of adaptation under climate change. *Glob. Change Biol.*, 11: 2251–2265.
- Douglas, B.C. 2001. Sea level change in the era of the recording tide gauge. In B.C. Douglas, M.S. Kearney & S.P. Leatherman, eds. *Sea level rise*, pp. 37–64. San Diego, Academic Press.
- Drinkwater, K.F. 2000. Changes in ocean climate and its general effect on fisheries: examples from the Northwest Atlantic. In D. Mills, ed. *The Ocean Life of Atlantic Salmon: Environmental and Biological Factors Influencing Survival*, pp. 116–136. Oxford, UK, Fishing News Books, Blackwell Science.

- Drinkwater, K.F. 2005. The response of Atlantic cod (*Gadus morhua*) to future climate change. *ICES J. Mar. Sci.*, 62: 1327–1337.
- Drinkwater, K.F. 2006. The regime shift of the 1920s and 1930s in the North Atlantic. *Progr. Oceanogr.*, 68: 134–151.
- Drinkwater, K., Lochman, S., Taggart, C., Thompson, K. & Frank, K. 2000. Entrainment of redfish (*Sebastes spp.*) larvae off the Scotian shelf. *ICES J., Mar. Sci.*, 57: 372–382.
- Duffy, J.E. 2003. Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning. *Ecol. Lett.*, 6: 680–687.
- Dulvy, N.K., Rogers, S.I., Jennings, S., Stelzenmüller, V., Dye, S.R. & Skjoldal, H.R. 2008. Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. *J. Appl. Ecol.* 45: 1029–1039.
- Durant, J.M., Hjermann, D.Ø., Anker-Nilssen, T., Beaugrand, G., Mysterud, A., Pettorelli, N. & Stenseth, N. 2007. Climate and the match or mismatch between predator and prey requirements and resource availability. *Clim. Res.*, 33: 271–283.
- Durant, J.M., Hjermann, D.Ø., Anker-Nilssen, T., Beaugrand, G., Mysterud, A., Pettorelli, N. & Stenseth, N.C. 2005. Timing and abundance as key mechanisms affecting trophic interactions in variable environments. *Ecol. Lett.*, 8: 952–958.
- Dutil, J.-D. & Brander, K. 2003. Comparing productivity of North American cod (*Gadus morhua*) stocks and limits to growth production. *Fish. Oceanogr.*, 12: 502–512.
- Easterling, W., Aggarwal, P., Batima, P., Brander, K., Erda, L., Howden, M., Kirilenko, A., Morton, J., Soussana, J.F., Schmidhuber, S. & Tubiello, F. 2007. Food, fibre and forest products. In M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden, & C.E. Hanson, eds. *Climate Change 2007: Impacts, adaptation and vulnerability*, pp. 273–313. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- Edwards, M. & Richardson, A.J. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430: 881–884.
- Edwards, M.J., Johns, D.G., Leterme, S.C., Svendsen, E. & Richardson, A.J. 2006. Regional climate change and harmful algal blooms in the North East Atlantic. *Limnol. Oceanogr.*, 51(2): 820–829.
- Ellingsen, I.H., Dalpadado, P., Slagstad, D. & Loeng, H. 2008. Impact of climatic change on the biological production in the Barents Sea. *Clim. Change*, 87: 155–175.
- Elliott, J.M., Hurley, M.A. & Maberly, S.C. 2000. The emergence period of sea trout fry in a Lake District stream correlates with the North Atlantic Oscillation. *J. Fish Biol.*, 56: 208–210.
- Emerson, S., Watanabe, Y.W., Ono T. & Mecking, S. 2004. Temporal trends in apparent oxygen utilization in the upper pycnocline of the North Pacific: 1980–2000. *J. Oceanogr.*, 60: 139–147.
- Emslie, S.D., Fraser, W., Smith, R.C. & Walker, W. 1998. Abandoned penguin colonies and environmental change in the Palmer Station area, Anvers Island, Antarctic Peninsula. *Antarct. Sci.*, 10: 257–268.
- Enfield, D.B. & Mestas-Nunez, A.M. 2000. Global modes of ENSO and non-ENSO SST variability and their associations with climate. In H.F. Diaz & V. Markgraf, eds. *El Niño and the Southern Oscillation: multiscale variability and global and regional impacts*, pp. 89–112. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- Fabricius, K.E. 2005. Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis. *Mar. Pollut. Bull.*, 50: 125–146.
- Fabry, V.J., Seibel, B.A., Feely, R.A. & Orr, J.C. 2008. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES J. Mar. Sci.*, 65: 414–452.
- Falkowski, P.G., Barber, R.T. & Smetacek, V. 1998. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science*, 281: 200–206.
- FAO. 2006. *The state of world fisheries and aquaculture*. Rome, FAO: 162 pp.

- Feely, R.A., Fabry, V.J. & Guinotte, J.M. 2008. Ocean acidification of the North Pacific Ocean. *PICES Press*, 16(1): 22–26.
- Feely, R.A., Sabine, C.L., Hernandez-Ayon, J.M., Ianson, D. & Hales, B. 2008. Evidence for upwelling of corrosive “acidified” water onto the continental shelf. *Science*, 320: 1490–1492.
- Feely, R.A., Sabine, C.L., Lee, K., Berelson, W., Kleypas, J., Fabry, V.J. & Millero, F.J. 2004. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science*, 305: 362–366.
- Ficke, A.D., Myrick, C.A. & Hansen, L.J. 2007. Potential impacts of global change on freshwater fisheries. *Rev. Fish Biol. Fisheries*, 17: 581–613.
- Field, C.B., Mortsch, L.D., Brklasich, M., Forbes, D.L., Kovacs, P., Patz, J.A., Running, S.W. & Scott, M.J. 2007. North America. In M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden & C.E. Hanson, eds. *Climate Change 2007: impacts, adaptation and vulnerability*, pp. 617–652. Contribution of working group II to the Fourth Assessment Report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- Fields, P.A., Graham, J.B., Rosenblatt, R.H. & Somero, G.N. 1993. Effects of expected global climate change on marine faunas. *Trends Ecol. Evol.*, 8: 361–367.
- Finney, B.P., Gregory-Eaves, I., Douglas, M.S.V. & Smol, J.P. 2002. Fisheries productivity in the North Eastern Pacific Ocean over the past 2 200 years. *Nature*, 416: 729–733.
- Flöder, S. & Burns, C.W. 2004. Phytoplankton diversity of shallow tidal lakes: Influence of periodic salinity changes on diversity and species number of a natural assemblage. *J. Phycol.* 40: 54–61.
- Fogarty, M., Incze, L., Hayhoe, K., Mountain, D. & Manning, J. 2008. Potential climate change impacts on Atlantic cod (*Gadus morhua*) off the North Eastern USA. *Mitig. Adapt. Strat. Glob. Change* DOI 10.1007/s11027-007-9131-4.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L. & Holling, C.S. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35: 557–581.
- Folland, C.K., Rayner, N.A., Brown, S.J., Smith, T.M., Shen, S.S., Parker, D.E., Macadam, I., Jones, P.D., Jones, R.N., Nicholls, N. & Sexton, D.M.H. 2001. Global temperature change and its major uncertainties since 1861. *Geophys. Res. Lett.*, 28: 2621–2624.
- Ford, S. 1996. Range extension by the oyster parasite *Perkinsus marinus* into the North Eastern United States: response to climate change? *J. Shellfish Res.*, 15: 45–56.
- Francis, R.C., Hare, S.R., Hollowed, A.B. & Wooster, W.S. 1998. Effects of interdecadal climate variability on the oceanic ecosystems of the North East Pacific. *Fish. Oceanogr.*, 7: 1–21.
- Frank, K.T., Perry, R.I. & Drinkwater, K.F. 1990. The predicted response of Northwest Atlantic invertebrate and fish stocks to CO₂ -induced climate change. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 119: 353–365.
- Frank, K.T., Petrie, B., Choi, J.S. & Leggett, W.C. 2005. Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science*, 308: 1621–1623.
- Frank, K.T., Petrie, B. & Shackell, N.L. 2007. The ups and downs of trophic control in continental shelf ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 22: 236–242.
- Fraser, W.R., Trivelpiece, W., Ainley, D.G. & Trivelpiece, S.G. 1992. Increases in Antarctic penguin populations: reduced competition with whales or a loss of sea ice due to environmental warming? *Polar Biol.*, 11: 525–531.
- Freeland, H., Denman, K., Wong, C.S., Whitney, F. & Jacques, R. 1997. Evidence of change in the winter mixed layer in the North East Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.*, 44: 2117–2129.
- Fréon, P., Mullan, C. & Voisin, B. 2003. Investigating remote synchronous patterns in fisheries. *Fish. Oceanogr.*, 12: 443–457.

- Frey, K.E. & Smith, L.C. 2005. Amplified carbon release from vast west Siberian peatlands by 2100. *Geoph. Res. Lett.* 32, L09401, doi: 10.1029/2004GL02025 (2005).
- Fridriksson, A. 1948. Boreo-tended changes in the marine vertebrate fauna of Iceland during the last 25 years. *Rapp. P.-v. Reun. Conseil int. Explor. Mer*, 125: 30–32.
- Frouin R. & Lacobellis, S.F. 2002. Influence of phytoplankton on the global radiation budget, *J. Geophys. Res. Atmos.*, 107, Art. No. 4377.
- Fry, F.E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. In W.S. Hoar & D.J. Randall, eds. *Fish physiology*, Vol. 6. pp. 1–98. New York, USA, Academic Press.
- Fuenzalida, L., Armijo, L., Zabala, B., Hernandez, C., Rioseco, M.L., Riquelme, C. & Espejo, R.T. 2007. *Vibrio parahaemolyticus* strains isolated during investigation of the summer 2006 seafood related diarrhea outbreaks in two regions of Chile, *Int. J. Food Microbiol.*, Volume 117, Issue 3, 270–275.
- Galbraith, H., Jones, R., Park, R., Clough, J., Herrod-Julius, S., Harrington, B. & Page, G. 2002. Global climate change and sea level rise: potential losses of intertidal habitat for shorebirds. *Waterbirds*, 25: 173–183.
- Gargett, A.E. 1997. The “optimal stability window”: a mechanism underlying decadal fluctuations in North Pacific salmon stocks? *Fish. Oceanogr.*, 6: 109–117.
- Gaughan, D.J. 2002. Disease-translocation across geographic boundaries must be recognized as a risk even in the absence of disease identification: the case with Australian *Sardinops*. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 11: 113–123.
- Genner, M.J., Sims, D.W., Wearmouth, V.J., Southhall, E.J., Southward, A.J. & Hawkins, S.J. 2004. Regional climatic warming drives long-term community changes of British marine fish. *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.*, 271: 655–661.
- Gerten, D. & Adrian, R. 2000: Climate-driven changes in spring plankton dynamics and the sensitivity of shallow polymictic lakes to the North Atlantic oscillation. *Limnol. Oceanogr.*, 45: 1058–1066.
- Gerten, D. & Adrian, R. 2002: Species-specific changes in the phenology and peak abundance of freshwater copepods in response to warm summers. *Freshw. Biol.*, 47: 2163–2173.
- Gillett, N.P., Allan, R.J. & Ansell, T.J. 2005. Detection of external influence on sea level pressure with a multimodel ensemble. *Geophys. Res. Lett.*, 32, L19714, doi:10.1029/2005GL023640.
- Gillett, N.P., Graf, H.F. & Osborn, T. 2003. Climate change and the North Atlantic Oscillation. In Hurrell J.W., Kushnir Y., Ottersen G., Visbeck M. (Eds.). *The North Atlantic Oscillation: Climatic Significance and Environmental Impact* (American Geophysical Union, Washington, D.C.) pp. 193–209.
- Glynn, P.W. 1988. El Niño Southern Oscillation 1982–1983: nearshore population, community, and ecosystem responses. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 309–345.
- Goes, J.I., Thoppil, P.G., Gomes, H. do R. & Fasullo, J.T. 2005. Warming of the Eurasian landmass is making the Arabian sea more productive. *Science*, 22: 545–547.
- Gonzalez-Escalona, N., Cachicas, V., Acevedo, C., Rioseco, M. L., Vergara, J. A., Cabello, F., Romero, J. & Espejo, R. T. 2005. *Vibrio parahaemolyticus* diarrhea, Chile, 1998 and 2004. *Emerg. Infect. Dis.*, 11:129–131.
- Graham, N.A., Wilson, S.K., Jennings, S., Polunin, N.V.C., Bijoux, J.P. & Robinson, J. 2006. Dynamic fragility of oceanic coral reef ecosystems. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 103: 8425–8429.
- Grandcourt, E.M. & Cesar, H.S.J. 2003. The bio-economic impacts of mass coral mortality on the coastal reef fisheries of the Seychelles. *Fish. Res.*, 60: 539–550.
- Greene, C.H. & Pershing, A.J. 2007. Climate drives sea change. *Science*, 315: 1084–1085.
- Gregg, W.W., Conkright, M.E., Ginoux, P., O’Reilly, J.E. & Casey, N.W. 2003. Ocean primary production and climate: global decadal changes. *Geophys. Res. Lett.* 30:1809, doi:10.1029/2003GL016889.

- Greve, W., Reiners, F., Nast, J. & Hoffmann, S. 2004. Helgoland Roads meso- and macrozooplankton time-series 1974 to 2004: lessons from 30 years of single spot, high frequency sampling at the only off-shore island of the North Sea. *Helg. Mar. Res.*, 58: 274–288.
- Greve, W., Prinage, S., Zidowitz, H., Nast, J. & Reiners, F. 2005. On the phenology of North Sea ichthyoplankton. *ICES J. Mar. Sci.*, 62: 1216–1223.
- Gross, L. 2005. As the Antarctic Ice Pack Recedes, a Fragile Ecosystem Hangs in the Balance. *PLoS Biol.*, 3(4): e127. doi:10.1371/journal.pbio.0030127
- Hallegraeff, G.M. 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia*, 32: 79–99.
- Halls, A.S. & Welcomme, R.L. 2004. Dynamics of river fish populations in response to hydrological conditions: a simulation study. *River Res. Applic.*, 20: 985–1000.
- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Zelig, E.R., Spalding, M., Steneck, R. & Watson, R. 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319: 948–952.
- Hamilton, L., Otterstrand, O., & Ögmundardóttir, H. 2006. Rise and fall of the herring towns: impacts of climate and human teleconnections. In R. Hannesson, M. Barange & S.F. Herrick Jr. *Climate change and the economics of the world's fisheries*, pp. 100–125 Cheltenham, UK. Edward Elgar.
- Hampton, S.E. 2005. Increased niche differentiation between two *Conochilus* species over 33 years of climate change and food web alteration. *Limnol. Oceanogr.*, 50: 421–426.
- Handisyde, N.T., Ross, L.G., Badjeck, M.-C. & Allison, E.H. (2006). The effects of climate change on world aquaculture: a global perspective. Final Technical Report, DFID Aquaculture and Fish Genetics Research Programme, Stirling Institute of Aquaculture, Stirling, U.K., 151 pp. Available at www.aqua.stir.ac.uk/GISAP/pdfs/Climate_full.pdf
- Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R., Lo, K., Lea, D.W. & Medina-Elizade, M. 2006. Global temperature change. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 103: 14288–14293.
- Hare, S.R. & Mantua, N.J. 2000. Empirical evidence for North Pacific regime shift in 1977 and 1989. *Prog. Oceanogr.*, 47: 103–145.
- Harley, C.D.G., Hughes, R.A., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L. & Williams, S.L. 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecol. Lett.*, 9: 228–241.
- Harris, M.P., Beare, D., Toresen, R., Nøttestad, L., Kloppmann, M., Dörner, H., Peach, K., Rushton, D.R.A., Foster-Smith, J. & Wanless, S. 2007. A major increase in snake pipefish (*Entelurus aequoreus*) in northern European seas since 2003: potential implications for seabird breeding success. *Mar Biol.*, 151: 973–983.
- Harrison, D.E. & Carson, M. 2007. Is the world ocean warming? Upper-ocean temperature trends: 1950–2000. *J. Phys. Oceanogr.*, 37: 174–187.
- Harvell, C.D., Kim, K., Burkholder, J.M., Colwell, R.R., Epstein, P.R., Grimes, D.J., Hofmann, E.E., Lipp, E.K., Osterhaus, A.D.M.E., Overstreet, R.M., Porter, J.W., Smith, G.W. & Vasta, G.R. 1999. Emerging marine diseases: climate links and anthropogenic factors. *Science*, 285: 1505–1510.
- Harvell, C.D., Mitchell, C.E., Ward, J.R., Altizer, S., Dobson, A.P., Ostfeld, R.S. & Samuel, M.D. 2002. Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science*, 296: 2158–2162.
- Hashioka T. & Yamanaka, Y. 2007. Ecosystem change in the western North Pacific associated with global warming using 3D-NEMURO. *Ecol. Modell.*, 202: 95–104.
- Havenhand, J.N., Buttler, F.R., Thorndyke, M.C. & Williamson, J.E. 2008. Near-future levels of ocean acidification reduce fertilization success in a sea urchin. *Current Biology*, 18: R651–R652.
- Hawkins, S.J., Southward, A.J. & Genner, M.J. 2003. Detection of environmental change in a marine ecosystem – evidence from the western English Channel. *Sci. Total Environ.*, 310: 245–256.

- Hays, G.C., Richardson, A.J. & Robinson, C. 2005. Climate change and marine plankton. *Trend. Ecol. Evol.*, 20: 337–344.
- Heath, M.R. & Lough, R.G. 2007. A synthesis of large-scale patterns in the planktonic prey of larval and juvenile cod (*Gadus morhua*). *Fish. Oceanogr.*, 16: 169–185.
- Hecky, R.E., Bootsma, H.A. & Odada, E. 2006. African lake management initiatives: the global connection. *Lakes and reservoirs: research and management* 11: pp. 203–213.
- Helaouet, P. & Beaugrand, G. 2007. Macroecology of *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus* in the North Atlantic Ocean and adjacent seas. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 345: 147–165.
- Helmuth, B., Kingsolver, J.G. & Carrington, E. 2005. Biophysics, physiological ecology, and climate change: does mechanism matter? *Annu. Rev. Physiol.*, 67: 177–201.
- Hennessy, K., Fitzharris, B., Bates, B.C., Harvey, N., Howden, S.M., Hughes, L., Salinger, J. & Warrick, R. 2007. Australia and New Zealand. In M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden & C.E. Hanson, eds. *Impacts, adaptation and vulnerability*, pp. 507–540. Contribution of working group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK. Cambridge University Press.
- Hermann, A.J., Haidvogel, D.B., Dobbins, E.L. & Stabeno, P.J. 2002. Coupling global and regional circulation models in the coastal Gulf of Alaska. *Prog. Oceanogr.*, 53: 335–367.
- Hickel, W. 1998. Temporal variability of micro- and nanno-plankton in the German Bight in relation to hydrographic structure and nutrient changes. *ICES. J. Mar. Sci.*, 55: 600–609.
- Hilmer, M. & Lemke, P. 2000: On the decrease of Arctic sea ice volume. *Geophys. Res. Lett.*, 27(22), 3751–37
- Hirawake, T., Odate, T. & Fukuchi, M. 2005. Long-term variation of chl.a in the Southern Ocean during 1965–2002. *Geoph.Res.Lett.*, 32, L05606, doi:10.1029/2004GL021394.
- Hislop, J.R.G. 1996. Changes in North Sea gadoid stocks. *ICES J. Mar. Sci.*, 53: 1146–1156.
- Hjermann, D.Ø., Stenseth, N.C. & Ottersen, G. 2004a. Indirect climatic forcing of the Barents Sea capelin: a cohort-effect. *Mar Ecol. Progr. Ser.*, 273: 229–238.
- Hjermann, D.Ø., Stenseth, N.C. & Ottersen, G. 2004b. The population dynamics of North East Arctic cod through two decades: an analysis based on survey data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 61: 1747–1755.
- Hjermann, D.Ø., Bogstad, B., Eikeset, A.M., Ottersen, G., Gjørseter, H. & Stenseth, N.C. 2007. Food web dynamics affect North East Arctic cod recruitment. *Proc. R Soc. Lond. Ser., B* 274: pp. 661–669.
- Hobday, A.J., Okey, T.A., Poloczanska, E.S., Kunz, T.J. & Richardson, A.J., eds. 2006. Impacts of climate change on Australian marine life. Part A: executive summary. Report to the Australian Greenhouse Office, Canberra, Australia.
- Hoegh-Guldberg, O. 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar. Freshw. Res.*, 50: 839–866.
- Hoegh-Guldberg, O. 2005. Low coral cover in a high- CO₂ world. *J. Geoph.l Res.* 110, C09S06, doi:10.1029/2004JC002528.
- Hofmann, E., Ford, S., Powell, E. & Klinck, J. 2001. Modeling studies of the effect of climate variability on MSX disease in eastern oyster (*Crassostrea virginica*) populations. *Hydrobiologia*, 460: 195–212.
- Holbrook, S.J., Schmitt, R.J. & Stephens, J.S. 1997. Changes in an assemblage of temperate reef fishes associated with a climate shift. *Ecol. Appl.*, 7: 1299–1310.
- Houde, E.D. 2001. Fish larvae. In J.H. Steele, S.A. Thorpe & K.K. Turekian, eds. *Encyclopedia of Ocean Sciences*, pp. 928–938. London. Academic Press.
- Houghton, J.T., ed. 2001. Climate change 2001: The scientific basis: contribution of working group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC.
- Houghton, R.W. & Visbeck, M.H. 2002. Quasi-decadal salinity fluctuations in the Labrador Sea. *J.Phys. Oceanogr.*, 32: 687–701.

- Hsieh, W.W. & Boer, G.J. 1992. Global climate change and ocean upwelling, *Fish. Oceanog.*, 1: 333–338.
- Hsieh, C.H., Glaser, S.M., Lucas, A.J. & Sugihara, G. 2005. Distinguishing random environmental fluctuations from ecological catastrophes for the North Pacific Ocean. *Nature*, 435: 336–340.
- Hsieh, C.H., Reiss, C.S., Hunter, J.R., Beddington, J.R., May, R.M. & Sugihara, G. 2006. Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. *Nature*, 443: 859–862.
- Hughes, T.P., Baird, A.H., Bellwood, D.R., Card, M., Connolly, S.R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J.B.C., Kleypas, J., Lough, J.M., Marshall, P., Nyström, M., Palumbi, S.R., Pandolfi, J.M., Rosen, B. & Roughgarden, J. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301: 929–933.
- Hunt, G.L. Jr., Stabeno, P., Walters, G., Sinclair, E., Brodeur, R.D., Napp, J.M. & Bond, N.A., 2002. Climate change and control of the southeastern Bering Sea pelagic ecosystem. *Deep-Sea Res. II*. 49: 5821–5853.
- Hurrell, J., Kushnir, Y., Ottersen, G. & Visbeck, M. 2003. The North Atlantic Oscillation: climate significance and environmental impact. Oxford, UK. Oxford University Press.
- Huse, G. & Ellingsen, I. 2008. Capelin migrations and climate change – a modelling analysis. *Clim. Change*, 87: 177–197.
- Hutchings, J.A. & Myers, R.A. 1994. Timing of cod reproduction: interannual variability and the influence of temperature. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 108: 21–31.
- International Commission on Microbiological Specifications for Foods (ICMSF). 1996. Characteristics of Microbial Pathogens in Microorganism in Food 5, Blackie Academic & Professional.
- IPCC. 2007: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 996 pp.
- Ishii, M., Kimoto, M., Sakamoto, K. & Iwasaki, S.I. 2006. Steric sea level changes estimated from historical ocean subsurface temperature and salinity analyses. *J. Oceanogr.*, 62: 155–170, doi:10.1007/s10872-006-0041-y.
- Isla, J.A., Lengfellner, K. & Sommer, U. 2008. Physiological response of the copepod *Pseudocalanus sp.* in the Baltic Sea at different thermal scenarios. *Glob. Change Biol.*, 14: 1–12.
- Jackson, J.B.C., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjørndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.S., Hughes, T.P., Kidwell, S., Lange, C.B., Lenihan, H.S., Pandolfi, J.M., Peterson, C.H., Steneck, R.S., Tegner, M.J. & Warner, R.R. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293: 629–637.
- Jacobson, L.D., Bograd, S.J., Parrish, R.H., Mendelssohn, R. & Schwing, F.B. 2005. An ecosystem-based hypothesis for climatic effects on surplus production in California sardine (*Sardinops sagax*) and environmentally dependent surplus production models. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 62: 1782–1796.
- Jacquet, S. & Bratbak, G. 2003. Effects of ultraviolet radiation on marine virus-phytoplankton interactions. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 44 : 279–289.
- Jennings, S. & Brander, K. 2008. Predicting the effects of climate change on marine communities and the consequences for fisheries. *J. Mar. Syst.* (In press).
- Jennings, S. & Blanchard, J. L. 2004. Fish abundance with no fishing: predictions based on macroecological theory. *J. Anim Ecol.*, 73: 632–642.
- Jennings, S., Mélin, F., Blanchard, J.L., Forster, R.M., Dulvy N.K. & Wilson, R.W. 2008. Global-scale predictions of community and ecosystem properties from simple ecological theory. *Proc. R. Soc. B*. doi:10.1098/rspb.2008.0192.

- Jiongxin, X. 2003. Sediment flux to the sea as influenced by changing human activities and precipitation: example of the Yellow River, China. *Environm. Managm.*, 31: 328–341.
- Johns, D.G., Edwards, M., Richardson, A. & Spicer, J.I. 2003. Increased blooms of a dinoflagellate in the Northwest Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 265: 283–287.
- Jones, G.P., McCormick, M.I., Srinivasan, M. & Eagle, J.V. 2004. Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 101: 8251–8253.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. 2004. Size and age of maturity of Atlantic salmon correlate with the North Atlantic Oscillation Index (NAOI). *J. Fish Biol.*, 64: 241–247
- Jossi, J.W., John, A.W.G. & Sameoto, D. 2003. Continuous Plankton Recorder sampling off the east coast of North America: history and status. *Progr. Oceanogr.*, 58: 313–325
- Justic, D., Rabalais, N.N. & Turner, R.E. 2005. Coupling between climate variability and coastal eutrophication: evidence and outlook for the northern Gulf of Mexico. *J. Sea Res.* 54: 25–35.
- Kang, Y.S., Kim, J.Y., Kim, H.G. & Park, J.H. 2002. Long-term changes in zooplankton and its relationship with squid, *Todarodes pacificus*, catch in Japan/East Sea. *Fish. Oceanogr.*, 11: 337–346.
- Karl, D.M. 1999. A sea of change: biogeochemical variability in the north Pacific subtropical gyre. *Ecosystems*, 2: 181–214.
- Karlsson, J., Jonsson, A. & Jansson, M. 2005. Productivity of high latitude lakes: climate effect inferred from altitude gradient. *Glob. Change Biol.*, 11: 710–715.
- Karst-Riddoch, T.L., Pisaric, M.F.J. & Smol, J.P. 2005. Diatom responses to twentieth century climate-related environmental changes in high-elevation mountain lakes of the northern Canadian Cordillera. *J. Paleolimnol.*, 33: 265–282.
- Kawasaki, T. 1992. Mechanisms governing fluctuations in pelagic fish populations, *Afr. J. Mar. Sci.*, 12: 873–879.
- Keller, A.A. & Klein-MacPhee, G. 2000. Impact of elevated temperature on the growth survival, and trophic dynamics of winter flounder larvae: a mesocosm study. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57: 2382–2392.
- King, J.R. ed, 2005. Report of the study group on fisheries and ecosystem responses to recent regime shifts. *PICES Scientific Report No. 28*, 168 pp.
- Kirov, B. & Georgieva, K. 2002. Long-term variations and interrelations of ENSO, NOA, and solar activity. *Physics and Chemistry of the Earth*, 27: 441–448.
- Kleypas, J.A., Buddemeier, R.W., Archer, D., Gattuso, J-P., Langdon, C. & Opdyke, B.N. 1999. Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science*, 284: 118–120.
- Klyashtorin, L.B. 2001. Climate change and long-term fluctuations of commercial catches: the possibility of forecasting. FAO Fisheries Technical Paper. No. 410. Rome, FAO: 86pp.
- Knowlton, N. 2001. The future of coral reefs. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 98: 5419–5425.
- Köster, F., Hinrichsen, H.H., St John, M.A., Schnack, D., MacKenzie, B.R., Tomkiewicz, J. & Plikshs, M. 2001. Developing Baltic cod recruitment models II. Incorporation of environmental variability and species interaction. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58: 1534–1556.
- Korhola, A., Sorvari, S., Rautio, M., Appleby, P.G., Dearing, J.A., Hu, Y., Rose, N., Lami, A. & Cameron, N.G. 2002. A multi-proxy analysis of climate impacts on the recent development of subArctic Lake Saanajarvi in Finnish Lapland. *J. Paleolimnol.*, 28: 59–77.
- Kovacs, K.M. & Lydersen, C. 2008. Climate change impacts on seals and whales in the North Atlantic Arctic and adjacent shelf seas. *Science Progress*, 92: 117–150.
- Kuhlbrodt, T., Rahmstorf, S., Jaeger, C., Zickfeld, K., Bürger, G., Badeck, F., Pohl, S., Hofmann, M., Wolf-Gladrow, D., Sprengel, C., Sundby, S., Ådlandsvik, B., Vikebø, F., Tol, R. & Link, M. 2005. *Integrated assessment of changes in the thermohaline circulation – integration, deklim report*. Final symposium in Leipzig, Germany. 10 to 12 May 2005. (also available at www.pik-potsdam.de/~stefan/Projects/integration/leipzigreport.pdf.)

- Kundzewicz, Z.W., Mata, L.J., Arnell, N.W., Döll, P., Jimenez, B., Miller, K., Oki, T., Şen, Z. & Shiklomanov, I. 2008. The implications of projected climate change for freshwater resources and their management. *Hydrological Sciences I*, 53: 3–10.
- Labat, D., Godderis, Y., Probst, J.L. & Guyot, J.L. 2004. Evidence for global runoff increases related to climate warming. *Adv. Water Resour.*, 27: 631–642.
- Law, R. 2007. Fisheries-induced evolution: present status and future directions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 335: 271–277.
- Learmonth, J.A., MacLeod, C.D., Santos, M.B., Pierce, G.J., Crick, H.Q.P. & Robinson, R.A. 2006. Potential effects of climate change on marine mammals. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Revs.*, 44: 431–464.
- Lees, K., Pitois, S., Scott, C., Frid, C. & Mackinson, S. 2006. Characterising regime shifts in the marine environment. *Fish and Fisher.*, 7: 104–127.
- Legates, D.R., Lins, H.F. & McCabe, G.J. 2005. Comments on “Evidence for global runoff increase related to climate warming” by Labat *et al.* *Adv. Water Resour.*, 28: 1310–1315.
- Lehodey, P. 2001. The pelagic ecosystem of the tropical Pacific Ocean: dynamic spatial modelling and biological consequences of ENSO. *Progr. Oceanogr.*, 49: 439–468.
- Lehodey, P., Chai, F. & Hampton, J. 2003. Modelling climate-related variability of tuna populations from a coupled oceanbiogeochemical-populations dynamics model. *Fish. Oceanogr.*, 12: 483–494.
- Lehodey, P. 2004. Climate and fisheries: an insight from the central Pacific Ocean. In N.C. Stenseth, G. Ottersen, J. Hurrell, A. Belgrano, eds. *Marine ecosystems and climate variation: the North Atlantic*, pp. 137–146. Oxford. Oxford University Press.
- Lehodey, P., Alheit, J., Barange, M., Baumgartner, T., Beaugrand, G., Drinkwater, K., Fromentin, J.-M., Hare, S.R., Ottersen, G., Perry, R.I., Roy, C., van der Lingen, C.D. & Werner, F. 2006. Climate variability, fish and fisheries. *J. Climate*, 19: 5009–5030.
- Lehodey, P., Bertignac, M., Hampton, J., Lewis, T. & Picaut, J. 1997. El Niño Southern Oscillation and tuna in the western Pacific. *Nature*, 389: 715–718.
- Lemke, P., Ren, J., Alley, R.B., Allison, I., Carrasco, J., Flato, G., Fujii, Y., Kaser, G., Mote, P., Thomas, R.H. & Zhang, T. 2007. Observations: changes in snow, ice and frozen ground. In S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor & H.L. Miller, eds. *Climate change 2007: the physical science basis*. Contribution of working group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK and New York, USA. Cambridge University Press.
- Leterme, S.C., Pingree, R.D., Skogen, M.D., Seuront, L., Reid, P.C. & Attrill, M.J. 2005. Decadal basin-scale changes in diatoms, dinoflagellates, and phytoplankton colour across the North Atlantic. *Limnol. Oceanogr.*, 50: 1244–1253.
- Lett, C., Penven, P., Ayón, P. & Fréon, P. 2007. Enrichment, concentration and retention processes in relation to anchovy (*Engraulis ringens*) eggs and larvae distributions in the northern Humboldt upwelling ecosystem. *J. Mar. Syst.*, 64: 189–200.
- Levitus, S., Antonov, J. & Boyer, T. 2005. Warming of the world ocean, 1955–2003. *Geophys. Res. Lett.*, 32, L02604, doi:10.1029/2004GL021592.
- Lipp, E.K., Huq, A. & Colwell, R.R. 2002. Effects of global climate on infectious disease: the cholera model. *Clin. Microbiol. Rev.*, 15: 757–770.
- Litzow, M.A. & Ciannelli, L. 2007. Oscillating trophic control induces community reorganization in a marine ecosystem. *Ecol. Lett.*, 10: 1124–1134.
- Llope, M., Anadón, R., Viesca, L., Quevedo, M., González-Quirós, R. & Stenseth, N. 2006. Hydrography of the southern Bay of Biscay shelf-break region: integrating the multi-scale physical variability over the period 1993–2003. *J. Geophys. Res.* 111:C09021.
- Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D. & Lluch-Cota, S. 2005. Changes in marine faunal distributions and ENSO events in the California Current. *Fish. Oceanogr.*, 14: 458–467.
- Loeng, H. (ed.). 2005. Marine systems. In C. Symon, ed. *Arctic climate impact assessment*, pp. 454–538. Cambridge, UK. Cambridge University Press.

- Loukos, H., Monfray, P., Bopp, L. & Lehodey, P. 2003. Potential changes in skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) habitat from a global warming scenario: modelling approach and preliminary results. *Fish. Oceanogr.*, 12: 474–482.
- Lusseau D., Williams R., Wilson B., Grellier K., Barton T.R., Hammond P.S. & Thompson P.M. 2004. Parallel influence of climate on the behaviour of Pacific killer whales and Atlantic bottlenose dolphins. *Ecol. Lett.*, 7: 1068–1076.
- Lynn, R. J. 2003. Variability in the spawning habitat of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) off southern and central California. *Fish. Oceanogr.*, 12: 541–553.
- Mackas, D.L. & Beaugrand, G. 2008. Comparisons of zooplankton time series. *J. Mar. Syst.* (in press).
- Mackas, D.L., Batten, S. & Trudel, M. 2007. Effects on zooplankton of a warmer ocean: recent evidence from the North East Pacific. *Prog. Oceanogr.*, 75: 223–252.
- Mackas, D.L., Goldblatt, R. & Lewis, A.G. 1998. Interdecadal variation in developmental timing of *Neocalanus plumchrus* populations at OSP in the sub-Arctic North Pacific. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55: 1878–1893.
- Mackas, D.L., Peterson, W. T., and Zamon, J. 2004. Comparisons of interannual biomass anomalies of zooplankton communities along the continental margins of British Columbia and Oregon. *Deep-Sea Research II*, 51: 875–896.
- Mackas, D.L., Thomson, R.E. & Galbraith, M. 2001. Changes in the zooplankton community of the British Columbia continental margin, 1985–1999, and their covariation with oceanographic conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58: 685–702.
- MacKenzie, B.R. & Schiedek, D. 2007. Daily ocean monitoring since the 1860s shows record warming of northern European seas. *Glob. Change Biol.*, 13: 1335–1347.
- Mackenzie, B.R., Gislason, H., Möllmann, C. & Köster, F.W. 2007. Impact of twenty-first century climate change on the Baltic Sea fish community and fisheries. *Glob. Change Biol.*, 13: 1348–1367.
- MacLean, J.L. 1989. Indo-Pacific red tides, 1985–1988. *Mar. Pollut. Bull.*, 20: 304–310.
- Magnuson, J.J., Crowder, L.B. & Medvick, P.A. 1979. Temperature as an ecological resource. *Am. Zool.*, 19: 331–343.
- Manak, D.K. & Mysak, L.A. 1987. *Climatic atlas of Arctic Sea ice extent and anomalies, 1953–1984*. Climate research group report, 87–8. Quebec, Canada. Department of Meteorology, Montreal, McGill University: 214 pp.
- Mann, K.H. & Lazier, J.R.N. 1996. *Dynamics of marine ecosystems*. Oxford, UK. Blackwell Science.
- Mantua, N.J., Hare, S.R., Zhang, Y., Wallace, J.M. & Francis, R.C. 1997. A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bull. Amer. Meteorol. Soc.*, 78: 1069–1079.
- Marcogliese, D.J. 2001. Implications of climate change for parasitism of animals in the aquatic environment. *Can. J. Zool.*, 79: 1331–1352.
- Marra, J., Ho, C. & Trees, C.C. 2003. An alternative algorithm for the calculation of primary productivity from remote sensing data. *LDEO Technical Report 2003-1*; 27p.
- McCauley, R. & Beiting, T. 1992. Predicted effects of climate warming on commercial culture of the channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *GeoJournal* 28: 61–66.
- McClain, C.R., Feldman, G.C. & Hooker, S.B. 2004. An overview of the SeaWiFS project and strategies for producing a climate research quality global ocean bio-optical time series. *Deep-Sea Res. II*, 51: 5–42.
- McFarlane, G.A. & Beamish, R.J. 2002. Sardines return to British Columbia waters. *PICES Scientific Report 10*: 77–82.
- McFarlane, G.A., King, J.R. & Beamish, R.J. 2000. Have there been recent changes in climate? Ask the fish. *Progr. Oceanogr.*, 47: 147–169.
- McFarlane, G.A., Schweigert, J., MacDougall, L. & Hrabok, C. 2005. Distribution and biology of Pacific sardines (*Sardinops sagax*) off British Columbia, Canada. *CalCOFI Rep.*, 46: 144–160.

- McGowan, J.A., Bograd, S.J., Lynn, R.J. & Miller, A.J. 2003. The biological response to the 1977 regime shift in the California Current. *Deep-Sea Res.* 50: 2567–2582.
- McGregor, H.V., Dima, M., Fischer, H.W. & Mulitza, S. 2007. Rapid twentieth century increase in coastal upwelling off North West Africa. *Science*, 315: 637–639.
- McKinnon, A.D., Richardson, A.J., Burford, M.A. & Furnas, M.J. 2008. Chapter 7. Vulnerability of plankton to climate change on the Great Barrier Reef. *In Climate change and the Great Barrier Reef*. Australia. Great Barrier Reef Marine Park Authority and Australian Greenhouse Office: pp. 121–152.
- McLaughlin, J.B., DePaola, A., Bopp, C.A., Martinek, K.A., Napolilli, N.P., Allison, C.G., Murray, S.L., Thompson, E.C., Bird, M.M. & Middaugh, J.P. 2005. Outbreak of *Vibrio parahaemolyticus* gastroenteritis associated with Alaskan oysters. *N. Engl. J. Med.* 2005 Oct 6;353(14):1463-70.
- McLean, R.F. & Tsyban, A. 2001. Coastal zones and marine ecosystems. *In* J.J. McCarthy, O.F. Canziani, N.A. Leary, D.J. Dokken & K.S. White, eds. *Climate change 2001: impacts, adaptation, and vulnerability*, pp. 343–380. Contribution of working group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK. Cambridge University Press.
- McPhaden, M.J. & Zhang, D. 2002. Slowdown of the meridional overturning circulation in the upper Pacific Ocean. *Nature*, 415: 603–608.
- McWilliams, J.P., Côté, I.M., Gill, J.A., Sutherland, W.J. & Watkinson, A.R. 2005. Accelerating impacts of temperature -induced coral bleaching in the Caribbean. *Ecology*, 86: 2055–2060.
- Meehl, G.A., Stocker, T.F., Collins, W.D., Friedlingstein, P., Gaye, A.T., Gregory, J.M., Kitoh, A., Knutti, R., Murphy, J.M., Noda, A., Raper, S.C.B., Watterson, I.G., Weaver, A.J. & Zhao, Z.C. 2007. Global climate projections. *In* S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor & H.L. Miller, eds. *Climate change 2007: the physical science basis*. Contribution of working group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom and New York, USA. Cambridge University Press.
- Mieszkowska, M., Kendall, M.A., Hawkins, S.J., Leaper, R., Williamson, P., Hardman-Mountford, N.J. & Southward, A.J. 2006. Changes in the range of some common rocky shore species in Britain – a response to climate change? *Hydrobiologia*, 555: 241–51.
- Miller, A.J., Alexander, M.A., Boer, G.J., Chai, F., Denman, K., Erickson, D.J., Frouin, R., Gabric, A., Laws, E., Lewis, M., Liu, Z., Murtugudde, R., Nakamoto, S., Neilson, D.J., Norris, J., Ohlmann, C., Perry, R.I., Schneider, N., Shell, K. & Timmermann, A. 2003. Potential feedbacks between Pacific Ocean ecosystems and interdecadal climate variations. *Bull. Am. Meteorological Soc.* May 2003: 617–633.
- Miller, A.J., Cayan, D.R., Barnett, T.P., Graham, N.E. & Oberhuber, J.M. 1994. The 1976–1977 climate shift of the Pacific Ocean. *Oceanography*, 7: 21–26.
- Miller, D.C.M., Moloney, C., van der Lingen, C.D., Lett, C., Mullon, C. & Field, J.G. 2006. Modelling the effects of physical-biological interactions and spatial variability in spawning and nursery areas on transport and retention of sardine (*Sardinops sagax*) eggs and larvae in the southern Benguela ecosystem. *J. Mar. Syst.* 61: 212–229.
- Miller, L. & Douglas, B.C. 2004. Mass & volume contributions to twentieth century global sea level rise, *Nature*, 248: 407–409.
- Milly, P.C.D., Dunne, K.A. & Vecchia, A.V. 2005. Global pattern of trends in streamflow and water availability in a changing climate. *Nature*, 438: 347–350.
- Minobe, S. 1997. A 50–70 year climatic oscillation over the North Pacific and North America. *Geophys. Res. Lett.* 24: 683–686.
- Mirza, M.M.Q., Warrick, R.A. & Ericksen, N.J. 2003. The implications of climate change on floods of the Ganges, Brahmaputra and Meghna rivers in Bangladesh. *Clim. Change*, 57(3): 287–312.

- Mohseni, O., Stefan, H.G. & Eaton, J.G. 2003. Global warming and potential changes in fish habitat in United States streams. *Clim. Change*, 59: 389–409.
- Molles, M.C. Jr. & Dahm, C.N. 1990. A perspective on El Niño and La Niña: global implications for stream ecology. *J. N. Amer. Bent. Soc.*, 9: 68–76.
- Möllmann, C., Kornilovs, G., Fetter, M. & Köster, F.W. 2005. Climate, zooplankton, and pelagic fish growth in the central Baltic Sea. *ICES J. Mar. Sci.*, 62: 1270–1280.
- Mooij, W.M., Hülsmann, S., de Senerpont Domis, L.N., Lammens, E.H.R.R., Bodelier, P.L.E., Boers, P.C.M., Dionisio Pires, M.L., Gons, H.J., Ibelings, B.W., Nolet, B.A. & Portielje, R. 2005. The impact of climate change on lakes in the Netherlands: a review. *Aquat. Ecol.*, 39: 381–400.
- Morgan, I.J., McDonald, D.G. & Wood, C.M. 2001. The cost of living for freshwater fish in a warmer, more polluted world. *Global Change Biol.*, 7: 345–355.
- Mote, P.W. & Mantua, N.J. 2002. Coastal upwelling in a warmer future. *Geophys. Res. Lett.*, 29(23), 2138, doi:10.1029/2002GL016086.
- Mudie, P.J., Rochon, A. & Levac, E. 2002. Palynological records of red tide-producing species in Canada: past trends and implications for the future. *Palaeogeogr. Palaeoecol.*, 180: 159–186.
- Murray, S.N. & Horn, M.H. 1989. Variations in standing stocks of central California macrophytes from a rocky intertidal habitat before and during the 1982–1983 El Niño. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 58: 113–122.
- Murtugudde, R., Beauchamp, J., McClain, C.R., Lewis, M. & Busalacchi, A.J. 2002. Effects of penetrative radiation on the upper tropical ocean circulation. *J. Climate*, 15: 470–486.
- Mysak, L.A. 1986. El Niño, interannual variability and fisheries in the North East Pacific Ocean. *Can. J. Fisher. Aquat. Sci.*, 43: 464–497.
- Nakata, K. & Hidaka, K. 2003. Decadal-scale variability in the Kuroshio marine ecosystem in winter. *Fish. Oceanogr.*, 12: 234–244.
- Nicholls, R.J., Wong, P.P., Burkett, V.R., Codignotto, J.O., Hay, J.E., McLean, R.F., Ragoonaden, S. & Woodroffe, C.D. 2007. Coastal systems and low-lying areas. In M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden & C.E. Hanson, eds. *Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability*, pp. 315–356. Contribution of working group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK. Cambridge University Press.
- Nicholls, N. 1991. The El Niño Southern Oscillation and Australian vegetation. *Vegetatio*, 91: 23–36.
- Nixon, S.W. 1988. Physical energy inputs and the comparative ecology of lake and marine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.*, 33: 1005–1025.
- Nyberg, P., Bergstrand, E., Degerman, E. & Enderlein, O. 2001. Recruitment of pelagic fish in an unstable climate: studies in Sweden's four largest lakes. *Ambio*, 30: 559–564.
- Okey, T.A., Wright, B.A. & Brubaker, M.Y. 2007. Salmon shark connections: North Pacific climate change, indirect fisheries effects, or just variability? *Fish and Fisher.*, 8: 359–366.
- Omori, M. 1969. Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, 3: 4–10.
- Ono, T., Midorikawa, T., Watanabe, Y.W., Tadokoro, K. & Saino, T. 2001. Temporal increases of phosphate and apparent oxygen utilization in the subsurface waters of western sub-Arctic Pacific from 1968 to 1998. *Geophys. Res. Lett.*, 28 (17): 3285–3288.
- O'Reilly, C.M., Alin, S.R., Pilsnier, P.D., Cohen, A.S. & McKee, B.A. 2003. Climate change decreases aquatic ecosystem productivity of Lake Tanganyika, Africa. *Nature*, 424: 766–768.
- Orr, J.C., Fabry, V.J., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S.C., Feely, R.A., Gnanadesikan, A., Gruber, N., Ishida, A., Joos, F., Key, R.M., Lindsay, K., Maier-Reimer, E., Matear, R., Monfray, P., Mouchet, A., Najjar, R.G., Plattner, G-K., Rodgers, K.B., Sabine, C.L.,

- Sarmiento, J.L., Schlitzer, R., Slater, R.D., Totterdell, I.J., Weirig, M-F., Yamanaka, Y. & Yool, A. 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, 437: 681–686.
- Osovitz, C.J. & Hofmann, G.E. 2007. Marine macrophysiology: studying physiological variation across large spatial scales in marine systems. *Copm. Biochem. Physiol., Pt A*, 147: 821–827.
- Ottersen, G. & Stenseth, N.C. 2001. Atlantic climate governs oceanographic and ecological variability in the Barents Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 46: 1774–1780.
- Ottersen, G., Stenseth, N.C. & Hurrell, J.W. 2004. Climatic fluctuations and marine systems: a general introduction to the ecological effects. In N.C. Stenseth, G. Ottersen, J. Hurrell, A. Belgrano, A. eds. *Marine ecosystems and climate variation: the North Atlantic*, pp. 3–14. Oxford, UK. Oxford University Press.
- Ottersen, G., Kim, S., Huse, G., Polovina, J.J. & Stenseth, N.C. 2008. Major routes by which climate signals force marine populations. *J. Mar. Syst.* (in press).
- Overland, J.E. & Stabeno, P. 2004. Is the climate of the Bering Sea warming and affecting the ecosystem? *EOS, Trans. AGU* 85(33): 309–316.
- Overland, J.E. & Wang, M. 2007. Future climate of the North Pacific Ocean. *Eos Trans. AGU*, 88: 178–182.
- Overland, J.E., Alheit, J., Bakun, A., Hurrell, J., Mackas, D.L. & Miller, A.J. 2008. Climate controls on marine ecosystems and fish populations. *J. Mar. Syst.* (in press).
- Pain, C.C., Piggott, M.D., Goddard, A.J.H., Fang, F., Gorman, G.J., Marshall, D.P., Eaton, M.D., Power, P.W. & de Oliveira, C.R.E. 2005. Three-dimensional unstructured mesh ocean modeling. *Ocean Model.*, 10: 5–33.
- Palmer, T.N. 1999. A nonlinear dynamical perspective on climate prediction. *J. Clim.*, 12: 575–591.
- Palmer, T.N. 1999. A nonlinear dynamical perspective on climate prediction. *J. Clim.*, 12: 575–591.
- Parmesan, C. & Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37–42.
- Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., van der Linden, P.J. & Hanson, C.E., eds. 2007. Cross-chapter case study, pp. 843–868. In *Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability*. Contribution of working group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK. Cambridge University Press.
- Parsons, L.S. & Lear, W.H. 2001. Climate variability and marine ecosystem impacts: a North Atlantic perspective, *Progr. Oceanogr.* 49: 167–188.
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecol. Biogeogr.*, 12: 361–371.
- Pechenik, J.A. 1989. Environmental influences on larval survival and development. In A.C. Giese, J.S. Pearse & V.B. Pearse, eds. *Reproduction of marine invertebrates*, pp. 551–608. California, USA. Blackwell Scientific Publications.
- Peck, L.S., Webb, K.E. & Bailey, D.M. 2004. Extreme sensitivity of biological function to temperature in Antarctic marine species. *Functional Ecology*, : pp. 625–630.
- Pelejero, C., Calvo, E., McCulloch, M.T., Marshall, J.F., Gagan, M.K., Lough, J.M. & Opdyke, B.N. 2005. Preindustrial to modern interdecadal variability in coral reef pH. *Science*, 309 (5744), 2204.
- Penven, P., Debreu, L., Marchesiello, P. & McWilliams, J.C. 2006. Application of the ROMS embedding procedure in the California Current upwelling system. *Ocean Modelling*, 12: 157–187.
- Pepin, P., Orr, D.C. & Anderson, J.T. 1997. Time to hatch and larval size in relation to temperature and egg size in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54(Suppl. 1): 2–10.

- Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R. & Reynolds, J.D. 2005. Climate change and distribution shifts in marine species. *Science*, 308: 1912–1915.
- Perry, R.I., Batchelder, H.P., Chiba, S., Durbin, E., Greve, W., Mackas, D.L. & Verheye, H.M. 2004. Identifying global synchronies in marine zooplankton populations: issues and opportunities. *ICES J. Mar. Sci.*, 61: 445–456.
- Perry, R.I., Cury, P., Brander, K., Jennings, S., Möllmann, C. & Planque, B. 2008. Sensitivity of marine systems to climate and fishing: concepts, issues and management responses. *J. Mar. Syst.* (in press).
- Philippart, C.J.M., van Aken, H.M., Beukema, J.J., Bos, O.G., Cadée, G.C. & Dekker, R. 2003. Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. *Limnol. Oceanogr.*, 48: 2171–2185.
- Phillips, A.J., Ralston, S., Brodeur, R.D., Auth, T.D., Emmett, R.L., Johnson, C. & Weststad, V.G. 2007. Recent pre-recruit pacific hake (*Merluccius productus*) occurrences in the northern California Current suggest a northward expansion of their spawning area. *CalCOFI Reports*, 48: 215–229.
- Phoenix, G.K. & Lee, J.A. 2004. Predicting impacts of Arctic climate change: past lessons and future challenges. *Eco. Res.*, 19: 65–74.
- Piatkowski, U., Vergani D.F. & Stanganelli Z.B. 2002. Changes in the cephalopod diet of southern elephant seal females at King George Island, during El Niño - La Niña events. *J. mar. biol. Ass. UK*, 82: 913–916.
- Pierce, D.W. 2004. Future changes in biological activity in the North Pacific due to anthropogenic forcing of the physical environment. *Clim. Change*, 62: 389–418.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H. & Cohen, J.E. 1991. Food webs patterns and their consequences. *Nature*, 350: 669–674.
- Pisias, N.G., Mix, A.C. & Heusser, L. 2001. Millennial scale climate variability of the North East Pacific Ocean and Northwest North America based on radiolaria and pollen. *Q. Sci. Rev.*, 20: 1561–1576.
- Planque, B. & Frédou, T. 1999. Temperature and the recruitment of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56: 2069–2077.
- Planque, B. & Fromentin, J.M. 1996. *Calanus* and environment in the eastern North Atlantic. I. Spatial and temporal patterns of *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 134: 101–109.
- Planque, B., Fromentin, J.-M., Cury, P., Drinkwater, K., Jennings, S., Kifani, S. & Perry, R.I. 2008. How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *J. Mar. Syst.* (in press).
- Platt, T., Fuentes-Yaco, C. & Frank, K.T. 2003. Spring algal bloom and larval fish survival. *Nature*, 423: 398–399.
- Poff, N.L., Brinson, M.M. & Day, J.W. Jr. 2002. Aquatic ecosystems and global climate change. Potential impacts on inland freshwater and coastal wetland ecosystems in the United States. Report prepared for the Pew center on Global Climate Change. (Also available at www.pewclimate.org).
- Poloczanska, E.S., Babcock, R.C., Butler, A., Hobday, A.J., Hoegh-Guldberg, O., Kunz, T.J., Matear, R., Milton, D., Okey, T.A. & Richardson, A.J. 2007. Climate change and Australian marine life. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 45: 409–480.
- Polovina, J.J., Howell E.A. & Abecassis, M. 2008. Ocean's least productive waters are expanding. *Geoph. Res. Lett.*, 35: L03618.
- Polovina, J.J., Mitchum, G.T. & Evans, G.T. 1995. Decadal and basin-scale variation in mixed layer depth and the impact on biological production in the central and North Pacific, 1960–1988. *Deep Sea Res. II*, 42: 1201–1716.
- Pörtner, H.O. 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comp. Biochem. Physiol., Pt. A*, 132: 739–761.

- Pörtner, H.O. & Knust, R. 2007. Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science*, 315: 95–97.
- Pörtner, H.O., Berdal, B., Blust, R., Brix, O., Colosimo, A., De Wachter, B., Giuliani, A., Johansen, T., Fischer, T., Knust, R., Naevdal, G., Nedenes, A., Nyhammer, G., Sartoris, F.J., Serendero, I., Sirabella, P., Thorkildsen, S. & Zakhartsev, M. 2001. Climate induced temperature effects on growth performance, fecundity and recruitment in marine fish: developing a hypothesis for cause and effect relationships in Atlantic cod (*Gadus morhua*) and common eelpout (*Zoarces viviparus*). *Cont. Shelf Res.*, 21: 1975–1997.
- Pörtner, H.O., Langenbuch, M. & Michaelidis, B. 2005. Synergistic effects of temperature extremes, hypoxia, and increases in CO₂ on marine animals: from earth history to global change. *J. Geophys. Res.* 110, C09S10, doi:10.1029/2004JC002561.
- Post, E. 2004. Time lags in terrestrial and marine environments. In N.C. Stenseth, G. Ottersen, J. Hurrell, A. Belgrano, eds. *Marine ecosystems and climate variation: the North Atlantic*, pp. 165–168. Oxford, UK. Oxford University Press.
- Precht, W.F. & Aronson, R.B. 2004. Climate flickers and range shifts of reef corals. *Front. Ecol. Environ.*, 2: 307–314.
- Quadrelli, R. & Wallace, J.M. 2004. A simplified linear framework for interpreting patterns of Northern Hemisphere wintertime climate variability. *J. Clim.*, 17: 3728–3744.
- Quero, J.C., Du Buit, M.H. & Vayne, J.J. 1998. Les observations de poisons tropicaux et le rechauffement des eaux dans l'Atlantique européen. *Oceanol. Acta*, 21: 345–351.
- Rahmstorf, S. 2007. A semi-empirical approach to projecting future sea-level rise. *Science*, 315: 368–370.
- Raitsos, D.E., Reid, P.C., Lavender, S.J., Edwards, M. & Richardson, A.J. 2005. Extending the SeaWiFS chlorophyll data set back 50 years in the North East Atlantic. *Geoph. Res. Lett.*, 32(6): art. no.-L06603.
- Reaser, J.K., Pomeroy, R. & Thomas, P.O. 2000. Coral bleaching and global climate change: scientific findings and policy recommendations. *Conserv. Biology*, 14: 1500–1511.
- Rebstock, G.A. 2001. Long-term changes in the species composition of calanoid copepods off Southern California. San Diego, USA. Scripps Institute of Oceanography, University of California (Ph.D. thesis). 221pp.
- Rebstock, G.A. 2002a. Climatic regime shifts and decadal-scale variability in calanoid copepod populations off southern California. *Global Change Biology*, 8: 71–89.
- Rebstock, G.A. 2002b. An analysis of a zooplankton sampling gear change in the CalCOFI long-term monitoring program, with implications for copepod population abundance trends. *Progr. Oceanogr.*, 53: 215–230.
- Reid, P.C., Borges, M.F. & Svendsen, E. 2001. A regime shift in the North Sea circa 1988 linked to changes in the North Sea horse Mackerel fishery. *Fish. Res.*, 50: 163–171.
- Reid, P.C., Edwards, M., Hunt, H.G. & Warner, A.J. 1998. Phytoplankton change in the North Atlantic. *Nature*, 391(6667): 546.
- Reid, P.C., Edwards, M., Beaugrand, G., Skogen, M. & Stevens, D. 2003. Periodic changes in the zooplankton of the North Sea during the twentieth century linked to oceanic inflow. *Fish. Oceanogr.*, 12: 260–269.
- Revenga, C., Brunner, J., Henninger, N., Kassem, K. & Payne, R. 2000. Pilot Analysis of Global Ecosystems: Freshwater Systems. Washington, DC, World Resources Institute.
- Richards, G.P. 2001. Enteric virus contamination of foods through industrial practices: a primer on intervention strategies. *J. Indust. Microbiol. Biotechnol.*, 27:117–125.
- Richardson, A.J. 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES J. Mar. Sci.*, 65: 279–295.
- Richardson, A.J. & Poloczanska, E.S. 2008. Under-resourced, under threat. *Science* 320: 1294–1295.
- Richardson A.J. & Schoeman, D.S. 2004. Climate impact on plankton ecosystems in the North East Atlantic, *Science*, 305: 1609–612.

- Rice, J.C. 1995. Food web theory, marine food webs, and what climate change may do to northern marine fish populations. In R.J. Beamish, ed. *Climate change and northern fish populations*, 121: 561–568. *Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Riebesell, U., Burkhardt, S., Dauelsberg, A. & Kroon, B. 2000. Carbon isotope fractionation by a marine diatom: dependence on the growth-rate limiting resource. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 193: 295–303.
- Rodhouse, P.G. 2001. Managing and forecasting squid fisheries in variable environments. *Fish. Res.* 54: 3–8.
- Rodriguez-Sánchez, R., Lluch-Belda, D., Villalobos, H. & Ortega-García, S. 2002. Dynamic geography of small pelagic fish populations in the California Current system on the regime time scale (1931–1997). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59: 1980–1988.
- Roemmich, D. & McGowan, J.A. 1995. Climatic warming and the decline of zooplankton in the California Current. *Science*, 267: 1324–1326.
- Roessig, J.M., Woodley, C.M., Cech, J.J. Jr. & Hansen, L.J. 2004. Effects of global change on marine and estuarine fishes and fisheries. *Rev. Fish Biol. Fisheries*, 14: 251–275.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C. & Pounds, J.A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421: 57–60.
- Rose, G.A. 2005. On distributional responses of North Atlantic fish to climate change. *ICES J. Mar. Sci.*, 62: 1360–1374.
- Rosenzweig, C., Casassa, G., Karoly, D.J., Imeson, A., Liu, C., Menzel, A., Rawlins, S., Root, T.L., Seguin, B. & Tryjanowski, P. 2007. Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. In M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden & C.E. Hanson, eds. *Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability*, pp. 79–131. Contribution of working group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- Rowan, R. 2004. Thermal adaptations in reef coral symbionts, *Nature*, 430: 742.
- Sabine, C.S., Feely, R.A., Gruber, N., Key, R.M., Lee, K., Bullister, J.L., Wanninkhof, R., Wong, C.S., Wallace, D.W.R., Tillbrook, B., Millero, F.J., Peng, T-H., Kozyr, A., Ono, T. & Rios, A.F. 2004. The oceanic sink for anthropogenic CO₂. *Science*, 305: 367–371.
- Sagarin, R.D., Barry, J.P., Gilman, S.E. & Baxter, C.H. 1999. Climate-related change in an intertidal community over short and long time scales. *Ecol. Monogr.*, 69(4): 465–490.
- Sarmiento, J.L., Slater, R., Barber, R., Bopp, L., Doney, S.C., Hirst, A.C., Kleypas, J., Matear, R., Mikolajewicz, U., Monfray, P., Soldatov, V., Spall, S.A. & Stouffer, R. 2004. Response of ocean ecosystems to climate warming. *Global Biogeochem. Cycles* 18, GB3003, doi: 10.1029/2003GB002134: 23pp.
- Sarvala, J., Langenberg, V.T., Salonen, K., Chitamwebwa, D., Coulter, G.W., Huttula, T., Kanyaru, R., Kotilainen, P., Makasa, L., Mulimbwa, N. & Mölsä, H. 2006. Fish catches from Lake Tanganyika mainly reflect fishing practices, not climate. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 29: 1182–1188.
- Saunders, M.A. & Lea, A.S. 2008. Large contribution of sea surface warming to recent increase in Atlantic hurricane activity. *Nature*, 451: 557–560.
- Schallenberg, M., Friedrich, U. & Burns, C.W. 2001. Postulated responses of phytoplankton and bacteria to predicted increases of inorganic suspended sediments in oligotrophic lakes. *New Zealand J. Mar. Freshw. Res.*, 35: 763–779.
- Scheffer, M. & van Nes, E.H. 2004. Mechanisms for marine regime shifts: can we use lakes as microcosms for oceans? *Progr. Oceanogr.*, 60: 303–319.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C. & Walker, B. 2001a. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413: 591–596.
- Scheffer, M., Straile, D. van Nes, E.H. & Houser, H. 2001b. Climatic warming causes regime shifts in lake food webs. *Limnol., Oceanogr.*, 46: 1780–1783.

- Schindler, D.E., Rogers, D.E., Scheuerell, M.D. & Abrey, C.A. 2005. Effects of changing climate on zooplankton and juvenile sockeye salmon growth in southwestern Alaska, *Ecology*, 86: 198–209.
- Schindler, D.W. 2001. The cumulative effects of climate warming and other human stresses on Canadian freshwaters in the new millennium. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58: 18–29.
- Schmittner, A. 2005. Decline of the marine ecosystem caused by a reduction in the Atlantic overturning circulation. *Nature*, 434: 628–633.
- Schrank, W.E. 2007. The ACIA, climate change and fisheries. *Mar. Policy*, 31: 5–18.
- Sellner, K.G., Doucette, G.J. & Kirkpatrick, G.J. 2003. Harmful algal blooms: causes, impacts and detection. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.*, 30: 383–406.
- Shankar, B., Halls, A. & Barr, J. 2004. Rice versus fish revisited: on the integrated management of floodplain resources in Bangladesh. *Natural Resources Forum*, 28: 91–101.
- Sharp, G.D. & McLain, D.R. 1993. Fisheries, El Niño Southern Oscillation and upper-ocean temperature records: an eastern Pacific example. *Oceanography*, 6: 13–21.
- Sheppard, C.R.C. 2003. Predicted recurrences of mass coral mortality in the Indian Ocean. *Nature*, 425: 294–297.
- Sims, D.W., Genner, M.J., Southward, A.J. & Hawkins, S.J. 2001. Timing of squid migration reflects North Atlantic climate variability. *Proc. Roy. Soc. London, B: Biol. Sci.*, 268: 2607–2611.
- Sims, D.W., Wearmouth, V.J., Genner, M.J., Southward, A.J. & Hawkins, S.J. 2004. Low-temperature-driven early spawning migration of a temperate marine fish. *J. Anim. Ecol.*, 73: 333–341.
- Sirabella, P., Giuliani, A., Colosima, A. & Dippner, J.W. 2001. Breaking down the climate effects on cod recruitment by principal component analysis and cononical correlation. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 216: 213–222.
- Sissener, E. & Bjørndal, T. 2005. Climate change and the migratory pattern for Norwegian spring-spawning herring – implications for management. *Mar. Policy*, 29: 299–309.
- Smayda, T. J. 1990. Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: evidence for a global epidemic. In E. Graneli, B. Sunderstroem, L. Edler & D.M. Anderson, eds. *Toxic marine phytoplankton*, pp. 29–40. Elsevier.
- Smith, P.J. 1979. Esterase gene frequencies and temperature relationships in the New Zealand snapper (*Chrysophrys auratus*). *Mar. Biol.*, 53: 305–310.
- Smith, R.C., Ainley, D., Baker, K., Domack, E., Emslie, S., Fraser, B., Kennett, J., Leventer, L., Mosley-Thompson, E., Stammerjohn, S. & Vernet, M. 1999. Marine ecosystem sensitivity to climate change. *Bioscience*, 49: 393–404.
- Smol, J.P., Wolfe, A.P., Birks, H.J.B., Douglas, M.S.V., Jones, V.J., Korhola, A., Pienitz, R., Rühland, K., Sorvari, S., Antoniades, D., Brooks, S.J., Fallu, M-A., Hughes, M., Keatley, B.E., Laing, T.E., Michelutti, N., Nazarova, L., Nyman, M., Paterson, A.M., Perren, B., Quinlan, R., Rautio, M., Saulnier-Talbot, É., Siitonen, S., Solovieva, N. & Weckström, J. 2005. Climate-driven regime shifts in the biological communities of Arctic lakes. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 102: 4397–4402.
- Smyth, T.J., Tyrell, T. & Tarrent, B. 2004. Time series of coccolithophore activity in the Barents Sea, from 20 years of satellite imagery. *Geophys. Res. Lett.*, 31: L11302.
- Snidvongs, A., Choowaew, S. & Chinvano, S. 2003. Impact of climate change on water and wetland resources in Mekong River basin: directions for preparedness and action. *Southeast Asia START Regional Center Report*, 12: 54 pp.
- Snyder, M.A., Sloan, L.C., Diffenbaugh, N.S. & Bell, J.L. 2003. Future climate change and upwelling in the California Current. *Geophys. Res. Lett.*, 30: 1823 p.
- Southward A.J., Hawkins S.J. & Burrows, M.T. 1995. Seventy years of changes in the distribution and abundance of zooplankton and intertidal organisms in the western English Channel in relation to rising sea temperature. *J. Therm. Biol.*, 20: 127–155.
- Southward, A.J., Langmead, O., Hardman-Mountford, N.J., Aiken, J., Boalch, G.T., Dando, P.R., Genner, M.J., Joint, I., Kendall, M.A., Halliday, N.C., Harris, R.P.,

- Leaper, R., Mieskowska, N., Pingree, R.D., Richardson, A.J., Sims, D.W., Smith, T., Walne, A. W. & Hawkins, S.J. 2005. Long-term oceanographic and ecological research in the western English Channel. *Adv. Mar. Biol.*, 47: 1–105.
- Southward, A.J., Boalch, G.T. & Maddock, L. 1988. Fluctuations in the herring and pilchard fisheries of Devon and Cornwall linked to change in climate since the 16th century. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 68, pp. 423–445.
- Speirs, D., Gurney, W., Heath, M. & Wood, S.N. 2005. Modelling the basin-scale demography of *Calanus finmarchicus* in the NorthEast Atlantic fisheries. *Oceanography*, 14: 333–358.
- Stabeno, P.J., Bond, N.A., Kachel, N.B., Salo, S.A. & Schumacher, J.D. 2001. On the temporal variability of the physical environment over the southeastern Bering Sea. *Fish. Oceanogr.*, 10: 81–98.
- Stachowicz, J.J., Fried, H., Whitlatch, R.B. & Osman, R.W. 2002a. Biodiversity, invasion resistance and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology*, 83: 2575–2590.
- Stachowicz, J.J., Terwin, J.R., Whitlatch, R.B. & Osman, R.W. 2002b. Linking climate change and biological invasions: ocean warming facilitates non-indigenous species invasions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99: 15497–15500.
- Stefan, H.G., Hondzo, M., Eaton, J.G. & McCormick, J.H. 1995. Predicted effects of global climate change on fishes in Minnesota lakes. In R.J. Beamish, ed. *Climate Change and Northern Fish Populations*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 121: 57–72.
- Stenevik, E. & Sundby, S. 2007. Impacts of climate change on commercial fish stocks in Norwegian waters. *Marine Policy*, 31: 19–31.
- Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K-S. & Lima, M. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 297: 1292–1296.
- Stenseth, N.C. & Mysterud, A. 2002. Climate, changing phenology and other life history traits: Nonlinearity and match-mismatch to the environment. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 99: 13379–13381.
- Stenseth, N., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K.S., Yoccoz, N.G. & Aedlandsvik, B. 2003. Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proc. R. Soc. Lond., B* 270: 2087–2096.
- Stillman, J.H. 2002. Causes and consequences of thermal tolerance limits in rocky intertidal porcelain crabs, genus *Petrolisthes*. *Integ. and Comp. Biol.*, 42: 790–796.
- Stirling, I., Lunn, N.J. & Iacozza, J. 1999. Long-term trends in the population ecology of polar bears in western Hudson Bay in relation to climatic change. *Arctic*, 52: 294–306.
- Stocker, T.F. & Schmittner, A. 1997. Influence of CO₂ emission rates on the stability of the thermohaline circulation. *Nature*, 388: 862–865.
- Stockwell, C.A., Hendry, A.P. & Kinnison, M.T. 2003. Contemporary evolution meets conservation biology. *Trend. Ecol. Evol.*, 18: 94–101.
- Straile, D. & Adrian, R. 2000. The North Atlantic Oscillation and plankton dynamics in two European lakes: two variations on a general theme. *Glob. Change Biol.*, 6: 663–670.
- Stroeve, J., Holland, M.M., Meier, W., Scambos, T. & Serreze, M. 2007. Arctic sea ice decline: faster than forecast. *Geophys. Res. Lett.*, 34: L09501.
- Sundby, S. 2000. Recruitment of Atlantic cod stocks in relation to temperature and advection of copepod populations. *Sarsia*, 85: 277–298.
- Symon, C. (ed.). 2005. *Arctic climate impact assessment*. Cambridge, UK. Cambridge University Press.
- Synder, M.A., Sloan, L.C., Diffenbaugh, N.S. & Bell, J.L. 2003. Future climate change and upwelling in the California Current. *Geophys. Res. Lett.*, 30(15): 1823, doi: 10.1029/2003GL017647.
- Syvitski, J.P.M., Vörösmarty, C.J., Kettner, A.J. & Green, P.A. 2005. Impact of humans on the flux of terrestrial sediment to the global coastal ocean. *Science*, 308(5720): 376–380.

- Takasuka, A., Oozeki, Y. & Aoki, I. 2007. Optimal growth temperature hypothesis: why do anchovy flourish and sardine collapse or vice versa under the same ocean regime? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 64: 768–776.
- Tåning, Å.V. 1948. On changes in the marine fauna of the Northwestern Atlantic. *Rapp. P.-v. Reun. Conseil int. Explor. Mer*, 125: 26–29.
- Taylor, A.H., Allen, J.I. & Clark, P.A. 2002. Extraction of a weak climatic signal by an ecosystem. *Nature*, 416: 629–632.
- Taylor, A.H. 2005. A model of variations in the North Atlantic Oscillation. *Geophys. Res. Lett.* 32, L24713, doi:10.1029/2005GL023792.
- Taylor, M.H. & Wolff, M. 2007. Trophic modelling of eastern boundary current systems: a review and prospectus for solving the “Peruvian puzzle”. *Re. Per. Biol.*, 14: 87–100.
- Testa, J.W., Oehlert, G., Ainley, D.G., Bengtson, J.L., Siniff, D.B., Laws, R.M. & Rounseville, D. 1991. Temporal variability in Antarctic marine ecosystems: periodic fluctuations in the phocid seals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 631–639.
- Timmermann, A., Ohberhuber, J., Bacher, A., Esch, M., Latif, M. & Roeckner, E. 1999. Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature*, 398: 694–696.
- Timmermann A. & Jin, F. F. 2002. Phytoplankton influences on tropical climate. *Geophys. Res. Lett.*, 29, 2104, doi:10.1029/2002GL015434.
- Tomanek, L. & Somero, G.N. 1999. Evolutionary and acclimation-induced variation in the heat-shock responses of congeneric marine snails (genus *Tegula*) from different thermal habitats: implications for limits of thermotolerance and biogeography. *J. Exp. Biol.*, 202: 2925–2936.
- Trenberth, K.E. 1991. *Recent climate changes in the Northern Hemisphere*. In Department of the Environment workshop on greenhouse gas induced climate change. A critical appraisal of simulations and observations. Amherst, Mass, 8–12 May, 1989.
- Trenberth, K.E. 1997. The definition of El Niño. *Bull. Amer. Met. Soc.*, 78: 2771–2777.
- Trenberth, K.E., Caron, J.M. & Stepaniak, D.P. 2001. The atmospheric energy budget and implications for surface fluxes and ocean heat transports. *Clim. Dyn.*, 17: 259–276.
- Trenberth, K.E., Jones, P.D., Ambenje, P., Bojariu, R., Easterling, D., Klein Tank, A., Parker, D., Rahimzadeh, F., Renwick, J.A., Rusticucci, M., Soden, B. & Zhai, P. 2007. Observations: surface and atmospheric climate change. In S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor & H.L. Miller, eds. *Climate change 2007: the physical science basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK and New York, USA. Cambridge University Press.
- Ueber, E. & MacCall, A. 1992. The rise and fall of the California sardine empire. In M.H. Glantz, ed. *Climate variability, climate change, and fisheries*, pp. 31–48. Cambridge, UK. Cambridge University Press.
- Vasseur, L. & Cato, N. 2008. Atlantic Canada. In D.S. Lemmen, F.J. Warren, J. LaCroix & E. Bush, eds. *From Impacts to adaptation: Canada in a changing climate*, pp. 119–170. Ottawa. Government of Canada.
- Vazquez-Dominguez, E., Vaque, D. & Gasol, J. 2007. Ocean warming enhances respiration and carbon demand of coastal microbial plankton. *Global Change Biol.*, 13: 1327–1334.
- Vecchi, G.A., Soden, B.J., Wittenberg, A.T., Held, I.M., Leetmaa, A. & Harrison, M.J. 2006. Weakening of tropical Pacific atmospheric circulation due to anthropogenic forcing. *Nature*, 441: 73–76.
- Vecchi, G.A., Clement, A. & Soden, B.J. 2008. Examining the tropical Pacific’s response to global warming. *EOS, Trans. Amer. Geophys. Union*, 89(9): 81–83.
- Vellinga, M. & Wood, R.A. 2002. Global climatic impacts of a collapse of the Atlantic thermohaline circulation. *Clim. Change*, 54: 251–267.

- Venrick, E.L. 1994. Scales of variability in a stable environment: Phytoplankton in the central North Pacific. In T.M. Powell & J.H. Steele, eds. *Ecological time series*, Chapter 10. New York, USA. Chapman and Hall.
- Verburg, P., Hecky, R.E. & Kling, H. 2003. Ecological consequences of a century of warming in Lake Tanganyika. *Science*, 301: 505–507.
- Vergani, D.F., Stanganelli, Z.B. & Bilenca, D. 2004. Effects of El Niño and La Niña events on the sex ratio of southern elephant seals at King George Island. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 268: 293–300.
- Vikebø, F.B., Sundby, S., Ådlandsvik, B. & Fiksen, Ø. 2005. The combined effect of transport and temperature on distribution and growth of larvae and pelagic juveniles of Arcto-Norwegian cod. *ICES J. Mar. Sci.*, 62: 1375–1386.
- Vikebø, F.B., Jørgensen, C., Kristiansen, T. & Fiksen, Ø. 2007. Drift, growth and survival of larval North East Arctic cod with simple rules of behaviour. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 347: 207–219.
- Visser, M.E. & Both, C. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proc. R. Soc.*, B 272: 256–2569.
- Vollmer, M.K., Bootsma, H.A., Hecky, R.E., Patterson, G., Halfman, G.D., Edmond, J.M., Eccles, D.H. & Weiss, R.F. 2005. Deep-water warming trend in Lake Malawi, east Africa. *Limnol. Oceanogr.*, 50: 727–32.
- Vollmer, M.K., Weiss, R.F. & Bootsma, H.A. 2002. Ventilation of Lake Malawi/Nyasa. In E. Odada & D.O. Olago, eds. *The east African Great Lakes: limnology, palaeolimnology and biodiversity*, pp. 209–34. Dordrecht, Netherlands. Kluwer Academic.
- Walsh, J.E. & Timlin, M. S. 2003. Northern hemisphere sea ice simulations by global climate models. *Polar Res.*, 22: 75–82.
- Wasmund, N., Nausch, G. & Matthaus, W. 1998. Phytoplankton spring blooms in the southern Baltic Sea — spatio-temporal development and long-term trends. *J. Plankton Res.*, 20: 1099–1117.
- Ward, J.R. & Lafferty, K.D. 2004. The elusive baseline of marine disease: are diseases in ocean ecosystems increasing? *PLOS Biology*, 2: 542–547.
- Ware, D.M. & McFarlane, G.A. 1995. Climate-induced changes in Pacific hake (*Merluccius productus*) abundance and pelagic community interactions in the Vancouver Island Upwelling System. In R.J. Beamish, ed. *Climate change and northern fish populations*. *Can. Spec. Public. Fish. Aquat. Sci.*, 121: 509–521.
- Ware, D.M., & Thomson, R.E. 1991. Link between long-term variability in upwelling and fish production in the Northeast Pacific Ocean. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 2296–2306.
- Watanabe, Y.W., Ishida, H., Nakano, T. & Nagai, N. 2005. Spatiotemporal decreases of nutrients and chlorophyll-a in surface mixed layer of the western North Pacific from 1971 to 2000. *J. Oceanogr.*, 61: 1011–1016.
- Watson, R.T., Zinyowera, M.C. & Moss, R.H., eds. 1997. *IPCC special report on the regional impacts of climate change: an assessment of vulnerability*, p. 517. Cambridge, UK. Cambridge University Press.
- Watters, G.M., Olson, R.J., Francis, R.C., Fiedler, P.C., Polovina, J.J., Reilly, S.B., Aydin, K.Y., Boggs, C.H., Essington, T.E., Walters, C.J. & Kitchell, J. F. 2003. Physical forcing and the dynamics of the pelagic ecosystem in the eastern tropical Pacific: simulations with ENSO-scale and global-warming climate drivers. *Can. J. Fisher. Aquat. Sci.*, 60: 1161–1175.
- Weijerman, M., Lindeboom, H. & Zuur, A.F. 2005. Regime shifts in marine ecosystems of the North Sea and Wadden Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 298: 21–39.
- Welcomme, R.L. & Halls, A. 2001. Some considerations of the effects of differences in flood patterns on fish populations. *Ecology and Hydrobiology*, 1: 313–321.
- Welch, D., Ishida, Y. & Nagasawa, K. 1998. Thermal limits and ocean migrations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): long-term consequences of global warming. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55: 937–948.

- Werner, F.E., Ito, S., Megrey, B.A. & Kishi, M.J. 2007. Synthesis and future directions of marine ecosystem models. *Ecol. Model.*, 202(1-2): 211–223.
- Wiig, Ø., Aars, J. & Born, E.W. 2008. Effects of climate change on polar bears. *Science Progress*, 92: 151–173.
- Wilkinson, C. (ed.). 2000. *Status of coral reefs of the world: 2000*. Australian Institute of Marine Science. Townsville, Australia.
- Willis, J.K., Roemmich, D. & Cornuelle, B. 2004. Interannual variability in upper ocean heat content, temperature, and thermosteric expansion on global scales. *J. Geophys. Res.*, 109, C12036, doi: 10.1029/2003JC002260c.
- Winder, M. & Schindler, D.E. 2004a. Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic system. *Ecology*, 85: 3178–3178.
- Winder, M. & Schindler, D.E. 2004b. Climatic effects on the phenology of lake processes. *Glob. Change Biol.*, 10: 1844–1856.
- Worm, B. & Duffy, J.E. 2003. Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trends Ecol. Evol.*, 18: 628–632.
- Yndestad, H. 1999. Earth nutation influence on the temperature regime of the Barents Sea. *ICES J. Mar. Sci.*, 56: 381–387.
- Zacherl, D., Gaines, S.D. & Lonhart, S.I. 2003. The limits to biogeographical distributions: insights from the northward range extension of the marine snail, *Kelletia kelletii* (Forbes, 1852). *J. Biogeogr.*, 30: 913–924.
- Zeeberg, J.J., Corten, A., Tjoe-Awie, P., Coca, J. & Hamady, B. 2008. Climate modulates the effects of *Sardinella aurita* fisheries off Northwest Africa. *Fish. Res.*, 89: 65–75.
- Zepp, R.G., Callaghan, T.V. & Erickson, D.J. 2003. Interactive effects of ozone depletion and climate change on biogeochemical cycles. *Photochem. Photobiol. Sci.*, 2: 51–61.
- Zondervan, I., Zeebe, R.E., Rost, B. & Riebesell, U. 2001. Decreasing marine biogenic calcification: a negative feedback on rising atmospheric CO₂. *Global Biogeochem. Cycl.*, 15 (2): 507–516.