

BIOLOGÍA MARINA

José Carlos García-Gómez

BIOLOGÍA MARINA

Medio físico, biodiversidad, recursos
y conservación



Sevilla 2022

Colección Ciencias
Núm. 88

COMITÉ EDITORIAL

Araceli López Serena
(Directora de la Editorial Universidad de Sevilla)
Elena Leal Abad
(Subdirectora)

Concepción Barrero Rodríguez
Rafael Fernández Chacón
María Gracia García Martín
Ana Ilundáin Larrañeta
María del Pópulo Pablo-Romero Gil-Delgado
Manuel Padilla Cruz
Marta Palenque
María Eugenia Petit-Breuilh Sepúlveda
José-Leonardo Ruiz Sánchez
Antonio Tejedor Cabrera

Reservados todos los derechos. Ni la totalidad ni parte de este libro puede reproducirse o transmitirse por ningún procedimiento electrónico o mecánico, incluyendo fotocopia, grabación magnética o cualquier almacenamiento de información y sistema de recuperación, sin permiso escrito de la Editorial Universidad de Sevilla.

Motivo de cubierta: Fondos coralígenos de alta biodiversidad del Parque Natural del Estrecho (Reserva de la Biosfera Intercontinental del Mediterráneo).

Edición digital de la primera edición impresa de 2021

© Editorial Universidad de Sevilla 2022
C/ Porvenir, 27 - 41013 Sevilla.
Tlfs.: 954 487 447; 954 487 451; Fax: 954 487 443
Correo electrónico: eus4@us.es
Web: <https://editorial.us.es>

© José Carlos García-Gómez 2022

ISBN 978-84-472-2426-5
DOI: <https://dx.doi.org/10.12795/9788447224265>

Maquetación, diseño de cubierta y edición electrónica: Dosgraphic s.l. (dosgraphic@dosgraphic.es)

Índice

Prólogo.....	19
--------------	----

Primera parte. El medio marino y su incidencia en la vida acuática

Capítulo 1. El mar como sistema abierto, caracterización fisicoquímica e implicaciones biológicas	23
1. Origen de los océanos.....	23
2. Implicaciones de los océanos en los ciclos sedimentarios	24
3. El océano como regulador térmico del planeta.....	24
4. Génesis de las corrientes y su importancia para la vida.....	25
5. La física del agua y los procesos atmosféricos.....	25
6. Gigantesca factoría biogeoquímica y sus trascendentes interacciones.....	25
7. Variables ambientales y su influencia en la vida marina.....	26
7.1. Densidad y viscosidad.....	26
7.2. Las sales.....	27
7.3. La temperatura.....	31
7.4. La luz.....	32
7.5. El oxígeno.....	37
7.6. El dióxido de carbono.....	39
7.7. La presión hidrostática	41
Capítulo 2. Fondo oceánico, topografía y estructura. Tipos de sedimentos	43
1. Zonas topográficas del fondo marino.....	43
1.1. Plataforma continental	43
1.2. Talud continental	43
1.3. Cuencas oceánicas.....	44
1.4. Dorsales oceánicas	45
1.5. Fosas oceánicas	45
1.6. Islas volcánicas	45
1.7. Mares marginales	45
2. Tectónica de placas	45

3.	Los sedimentos marinos: procesos y características.....	45
3.1.	El proceso de sedimentación	45
3.2.	Condiciones que determinan la naturaleza del sedimento.....	47
3.3.	Tipos de sedimentos	47
3.4.	Propiedades del sedimento reciente	47
3.5.	Aspectos que influyen en la naturaleza del sedimento	48
3.6.	Facies sedimentarias	48
3.6.1.	Facies pelágicas	48
3.6.2.	Facies del margen continental.....	48
3.6.3.	Facies carbonatadas de plataforma	48
3.6.4.	Facies del talud continental y elevación.....	48
4.	Tipos de sustratos y sus potencialidades para albergar vida	49
4.1.	Sustrato duro	49
4.2.	Sustrato blando	50

Capítulo 3. Circulación marina 55

1.	El movimiento de las aguas marinas	55
2.	Circulación superficial	55
2.1.	Corrientes de deriva	56
2.2.	Corrientes geostróficas	59
2.3.	El fenómeno El Niño.....	60
3.	Circulación profunda o termohalina	60
4.	Olas y mareas.....	62
4.1.	Olas	62
4.2.	Mareas.....	63
5.	Influencia de las corrientes en los organismos	65

Segunda parte. Vida marina

Capítulo 4. La biodiversidad marina 71

1.	¿Qué es la diversidad biológica y cómo se mide?.....	71
2.	Las categorías hegemónicas: dominios, reinos y clados	73
3.	Biodiversidad acuática <i>versus</i> biodiversidad terrestre	76
4.	La biodiversidad en el mar	80
4.1.	Según el sustrato y el tamaño del hábitat	80
4.2.	Según la longitud	82
4.3.	Según la latitud	85
4.4.	Según la profundidad	91
5.	Amenazas y pérdida de biodiversidad.....	93
6.	Conservación del medio marino	99

Capítulo 5. Zonificación general del mar y características de su biota..... 101

1.	Zonificación general del mar	101
2.	Medio pelágico y subdivisiones de la biota	102
2.1.	Singularidades de la vida pelágica	103
2.2.	Influencia de la profundidad en los tipos de vida.....	105

3. Medio bentónico y subdivisiones de la biota	106
3.1. Singularidades de la vida bentónica	109
3.2. Influencia de la profundidad en los tipos de vida.....	110
4. La conexión plancton-necton-bentos	110
Capítulo 6. Los sistemas litoral y profundo	115
1. Factores abióticos y bióticos determinantes de la zonación.....	115
1.1. Factores abióticos.....	115
1.2. Factores bióticos	116
2. La zonación en la plataforma continental	117
3. Zonas supralitoral y mediolitoral.....	118
3.1. Sustrato rocoso: factores determinantes de la zonación	119
3.2. Sustrato blando: factores determinantes de la zonación.....	125
3.3. Zonación horizontal del mediolitoral.....	130
3.4. Zona infralitoral	132
3.4.1. Factores determinantes de la zonación en el sustrato rocoso	132
3.4.2. Factores determinantes de la zonación en el sustrato blando.....	133
3.4.3. Factores físicos	134
3.4.4. Factores biológicos.....	136
3.5. Zona circalitoral: factores determinantes en sustrato rocoso y blando	138
3.5.1. Sustrato duro.....	138
3.5.2. Sustrato blando	141
4. El sistema profundo	141
4.1. Generalidades ambientales	141
4.2. Caracterización de la biota profunda.....	141
4.3. Composición faunística y diversidad	142
5. Ecosistemas independientes de la luz solar: comunidades asociadas a fuentes hidrotermales profundas	143
Capítulo 7. Producción en los océanos y relaciones tróficas	147
1. Conceptos relacionados con la producción y la productividad.....	147
2. Implicaciones en la sucesión ecológica	149
3. La producción primaria en los océanos.....	152
4. Factores que afectan a la producción: luz, nutrientes e hidrodinamismo	154
4.1. Luz	154
4.2. Nutrientes.....	155
4.2.1. Generalidades	155
4.2.2. La paradoja HNCL (<i>High Nutrients Low Chlorophyll</i>).....	157
4.3. Hidrodinamismo	158
5. Variaciones geográficas	158
5.1. Mares templados.....	158
5.2. Mares tropicales	159
5.3. Mares polares.....	159
6. Variaciones entre mar abierto y aguas costeras	159
7. Distribución de la producción en el mar: <i>patchiness</i>	161
8. Redes tróficas oceánicas.....	162
8.1. Modelo clásico o del microplancton.....	162

8.2. Modelos actuales: el bucle microbiano.....	164
8.3. Introducción a las redes tróficas neotónicas.....	166
8.4. Transferencia y pérdida de energía entre niveles.....	166
8.5. Relaciones tróficas especiales.....	167
Capítulo 8. Adaptaciones a la vida marina: generalidades.....	171
1. Tipos de simetría y sus implicaciones adaptativas en los medios pelágico y bentónico.....	171
1.1. Simetría irregular y colonialidad.....	171
1.2. Simetrías birradial y radial.....	176
1.3. Simetría bilateral.....	179
1.3.1. Moluscos, anélidos y crustáceos.....	179
1.3.2. Sipuncúlidos y priapúlidos.....	182
1.3.3. Foronídeos, braquiópodos y briozoos.....	183
1.3.4. Equinodermos y hemicordados.....	185
1.3.5. Cordados: tunicados (urocordados) y cefalocordados.....	187
1.3.6. Bilaterales vágiles.....	189
2. Síntesis de la relación «simetría-tipo de vida».....	191
3. Microfagia, macrofagia, suspensívoros activos y pasivos.....	191
4. Adaptaciones derivadas del color, de la fluorescencia, de la bioluminiscencia y de la transparencia: significado ecológico.....	193
4.1. Color.....	193
4.2. Fluorescencia.....	197
4.3. Bioluminiscencia.....	198
4.4. Transparencia.....	200
5. Adaptaciones fisiológicas.....	201
5.1. Regulación osmótica.....	201
5.2. Excreción.....	202
5.3. Inmersión.....	203
Capítulo 9. Adaptaciones morfológicas de los vertebrados marinos.....	207
1. Introducción.....	207
2. Los vertebrados marinos por excelencia.....	208
2.1. Forma y movimiento.....	208
2.1.1. Depredadores vagabundos.....	208
2.1.2. Depredadores al acecho.....	208
2.1.3. Depredadores de superficie.....	209
2.1.4. Peces de fondo.....	209
2.1.5. Peces comprimidos.....	210
2.1.6. Peces anguiliformes.....	211
2.2. Modificaciones adaptativas en la etapa «larva-adulto».....	211
2.3. Boca.....	213
2.3.1. Estructura de la boca.....	213
2.4. Aletas.....	216
2.5. Escamas.....	220
2.6. Espinas protectoras y glándulas venenosas.....	222
2.7. Vejiga gaseosa.....	222

2.8.	Órganos eléctricos.....	224
2.9.	Implicaciones morfológicas de los sentidos.....	224
2.9.1.	Señales eléctricas.....	224
2.9.2.	Campos magnéticos.....	225
2.9.3.	Vibraciones y ondas.....	225
2.9.4.	Oído.....	225
2.9.5.	Olfato.....	226
2.9.6.	Vista.....	227
2.9.7.	Gusto y tacto.....	228
2.10.	Adaptación a la vida bentónica.....	228
2.10.1.	Elasmobranquios.....	229
2.10.2.	Teleósteos.....	231
2.11.	Asociaciones inter e intraespecíficas.....	231
2.11.1.	Asociaciones interespecíficas.....	231
2.11.2.	Asociaciones intraespecíficas.....	233
2.11.2.1.	Asociaciones colectivas.....	233
2.11.2.2.	Asociaciones intraespecíficas especiales.....	235
3.	Los vertebrados marinos de origen terrestre.....	235
3.1.	Reptiles.....	236
3.2.	Aves.....	236
3.3.	Mamíferos.....	237
Capítulo 10. Sistemas de reproducción, desarrollo larvario y ciclos de vida.....		243
1.	Reproducción sexual.....	243
1.1.	Fecundación.....	244
1.2.	Periodos larvarios y cuidados parentales.....	245
2.	Reproducción asexual.....	246
3.	Metagénesis.....	247
4.	Desarrollo planctotrófico y no planctotrófico: estrategias ecológicas.....	247
5.	Poecilogonia, ¿realidad o fantasía?.....	250
6.	Tipología reproductiva y larvaria en los grandes grupos zoológicos exclusivamente marinos o con representantes en este medio.....	250
6.1.	Poríferos.....	250
6.2.	Cnidarios.....	253
6.3.	Rotíferos.....	254
6.4.	Sipuncúlidos.....	254
6.5.	Anélidos.....	254
6.6.	Artrópodos.....	254
6.7.	Moluscos.....	254
6.8.	Equinodermos.....	254
6.9.	Cordados.....	255
7.	Ciclos reproductivos de las algas, fanerógamas marinas y manglares.....	255
7.1.	Diatomeas.....	255
7.2.	Dinoflagelados.....	256
7.3.	Algas pardas.....	256

7.4. Algas rojas.....	257
7.5. Algas verdes	257
7.6. Fanerógamas marinas.....	258
7.7. Manglares	259
8. Ciclos reproductivos de invertebrados bentónicos sésiles	260
8.1. Poríferos	260
8.2. Cnidarios	261
8.3. Briozoos.....	262
8.4. Tunicados ascidiáceos	267

Capítulo 11. Evolución: generalidades y su acontecer en el mar..... 269

1. ¿Evolución gradual o por saltos?	269
2. La especie biológica: criptoespecies y especies politípicas.....	272
3. Biodiversificación y extinciones.....	274
4. Mecanismos de aislamiento genético	277
4.1. Precigóticos	277
4.2. Postcigóticos	280
5. Modelos de especiación	280
5.1. Alopatria	280
5.2. Simpatría.....	282
5.3. Parapatría	284
6. Epigenética y sus implicaciones evolutivas, un reciente y prometedor campo de investigación en el ámbito marino	285
7. ¿Son todas las especies endémicas? Discusión del concepto e implicaciones cladísticas.....	288
7.1. Holoendémico	288
7.2. Euriendémico.....	288
7.3. Estenoendémico.....	288
7.4. Roendémico.....	288
8. Especiación en áreas costeras y profundas	290
8.1. Áreas costeras	290
8.2. Áreas profundas.....	292
9. Los ambientes marinos contaminados y su presión selectiva	294

Capítulo 12. Biogeografía marina..... 295

1. Introducción	295
2. Interfases en el sistema oceánico: ¿existen verdaderas barreras?	295
3. Biogeografía de las áreas litorales.....	297
3.1. Hemisferio norte	297
3.1.1. Áreas Polares Árticas	297
3.1.2. Provincia Báltica	297
3.1.3. Provincia Pacífica Septentrional.....	298
3.1.4. Provincia Boreoatlántica.....	298
3.1.5. Provincia Sarmática	298
3.1.6. Zona Templada Septentrional (Provincia Atlantomediterránea).....	299
3.2. Hemisferio sur.....	299
3.2.1. Áreas Polares Antárticas.....	299

3.2.2. Costas Sudafricanas.....	300
3.2.3. Costas Meridionales de Australia y Nueva Zelanda	300
3.2.4. Zona Templada del Hemisferio Meridional	300
3.3. Cinturón ecuatorial.....	300
3.3.1. Zona intertropical	300
4. Biogeografía de las zonas profundas.....	301
5. Biogeografía de la biota pelágica.....	302
6. Bipolaridad.....	303
7. El mar Mediterráneo	304
7.1. Evolución paleogeográfica	304
7.2. Biogeografía.....	304
7.3. El estrecho de Gibraltar: singularidad y afinidades zoogeográficas	306
7.4. Migración lessepsiana	309

Tercera parte. Recursos marinos

Capítulo 13. Recursos marinos y pesquerías	313
1. El mar como fuente de recursos.....	313
2. Recursos abióticos.....	314
2.1. Recursos minerales	314
2.2. El mar como recurso hidrológico, de transporte y turístico.....	315
3. Recursos bióticos.....	316
3.1. Recursos generales (excluidos los pesqueros).....	316
3.2. Recursos pesqueros y técnicas de captura.....	317
3.2.1. Estuarios, marismas y salinas.....	317
3.2.1.1. Estuarios	317
3.2.1.2. Marismas y salinas	318
3.2.2. Mar.....	318
3.2.2.1. Distribución espacial de los recursos pesqueros	318
3.2.2.2. Biotopos de interés para el aprovechamiento pesquero.....	320
3.2.2.3. Zona pelágica litoral	320
3.2.2.4. Zona de rocas someras.....	320
3.2.2.5. Zona de arenas someras.....	321
3.2.2.6. Zona de fango y cascajo	321
3.2.2.7. Zona del talud continental	321
3.2.2.8. Especies de importancia pesquera	321
3.2.2.9. Técnicas de captura.....	323
3.2.3. Esfuerzo de pesca y rendimiento máximo sostenible	332
3.2.3.1. Esfuerzo de pesca.....	332
3.2.3.2. Captura por unidad de esfuerzo (CPUE)	332
3.2.3.3. Rendimiento máximo sostenible (RMS)	332
3.2.4. Bases biológicas, científicas y técnicas en la ordenación de las pesquerías	333
3.2.5. Sobrepesca e impacto ambiental	339
3.2.5.1. Sobrepesca	339
3.2.5.2. Sobrepesca de crecimiento.....	340

3.2.5.3. Sobrepesca de reclutamiento	340
3.2.5.4. Sobrepesca demográfica.....	341
3.2.5.5. Sobrepesca genética.....	341
3.2.5.6. Sobrepesca en serie.....	341
3.2.5.7. Sobrepesca del ecosistema	341
3.2.5.8. Impacto ambiental.....	341
3.2.6. Influencia de la contaminación en las pesquerías.....	342
3.2.7. Medidas de protección y promoción de los recursos	344
Capítulo 14. Arrecifes artificiales.....	347
1. Introducción.....	347
2. Concepto, proyección socioeconómica y finalidad.....	348
3. ¿Son arrecifes artificiales las escolleras de infraestructuras costeras, los buques hundidos y las microrreservas marinas artificiales?.....	350
4. Hábitats artificiales en el mundo.....	350
5. Diseño, materiales y tamaño.....	350
6. Zona de instalación.....	355
7. La disyuntiva atracción-producción: ¿extremos de un <i>continuum</i> ?	356
8. Consecución de objetivos y rendimiento pesquero.....	360
8.1. ¿Cubren sus objetivos las inversiones en arrecifes artificiales?.....	360
8.2. Rendimiento pesquero	360
9. Estructuras verticales singulares: plataformas petrolíferas y muelles de repostaje	361
10. La interrelación acuicultura-arrecifes artificiales.....	364
10.1. Acuicultura, impacto ambiental y arrecifes artificiales	364
10.2. Acuicultura, repoblación pesquera y arrecifes artificiales	365
Capítulo 15. La acuicultura marina.....	367
1. Selección de zonas para la acuicultura.....	367
1.1. Condiciones ambientales de las especies.....	367
1.1.1. Temperatura	367
1.1.2. Salinidad.....	368
1.1.3. Concentración de oxígeno	368
1.1.4. Contaminación potencial.....	368
1.1.5. pH	368
1.1.6. Turbidez.....	368
1.1.7. Producción masiva de microalgas	369
1.1.8. Presencia de agentes patógenos.....	369
1.1.9. Renovación del agua.....	369
1.1.10. Corrientes.....	369
1.2. Condiciones para la seguridad física de las instalaciones	369
1.3. Condiciones socioeconómicas	370
2. Elección de especies cultivables.....	370
2.1. Parámetros biológicos.....	370
2.2. Parámetros medioambientales	371
2.3. Parámetros tecnológicos.....	371
2.4. Especies cultivables.....	371

3.	Fases de cultivo.....	372
3.1.	Obtención de huevos, esporas, semillas y alevines	372
3.2.	Preengorde	374
3.3.	Engorde	374
3.3.1.	Estanques en tierra: tanques o depósitos	375
3.3.2.	Estructuras flotantes.....	376
3.3.2.1.	Los entramados flotantes	376
3.3.2.2.	Los sistemas en línea.....	378
3.3.2.3.	Las jaulas.....	378
3.3.2.4.	Las bateas.....	381
4.	Tipos de cultivo.....	382
4.1.	Clasificación general de los cultivos acuáticos	382
4.2.	Cultivos extensivos.....	382
4.3.	Cultivos semiintensivos	385
4.4.	Cultivos intensivos	385
4.5.	Cultivos de recuperación y de repoblación	385
5.	Alimentación en la acuicultura.....	387
6.	Biotecnología y reproducción	388
7.	Enfermedades en la acuicultura	389
7.1.	Causas que inducen estrés fisiológico	389
7.2.	Tratamiento y profilaxis de enfermedades.....	389
7.3.	Principales enfermedades	390
7.3.1.	Moluscos.....	390
7.3.2.	Crustáceos	390
7.3.3.	Peces	390
7.3.4.	Patologías por introducción de especies alóctonas.....	391
7.4.	Manejo e investigación de las enfermedades.....	391
8.	Producción y rendimiento	392
8.1.	Crecimiento de la acuicultura respecto a la producción pesquera global.....	392
8.2.	Producción por ambientes de cultivo y principales grupos de especies.....	393
8.3.	Producción de la acuicultura por continentes, grandes regiones y países	394
8.4.	Contribución a la reserva global de alimentos.....	396
8.5.	Costes y posición competitiva de la acuicultura	398
9.	Acuicultura y actividades en el medio marino: interacciones e impactos ambientales.....	398
9.1.	Interacciones entre la acuicultura y otras actividades.....	398
9.2.	Impactos de la acuicultura y factores implicados	400
9.2.1.	Impactos en los sedimentos.....	400
9.2.2.	Praderas de fanerógamas	400
9.2.3.	Blooms microalgales	401
9.2.4.	Otros impactos	401
9.3.	Delimitación espacial, reversibilidad y durabilidad de los impactos	402
9.3.1.	Delimitación espacial de los impactos en piscicultura y moluscicultura	402
9.3.2.	Reversibilidad y durabilidad de los impactos. Experimentos de recolonización.....	402
9.4.	Estudios previos de viabilidad ambiental	402
9.4.1.	Modelización de la dispersión de los efluentes.....	402
9.4.2.	Caracterización del sustrato y valor ecológico de su biota.....	403

9.5. Medidas correctoras	403
9.5.1. Sistema de retención de aguas residuales	403
9.5.2. Sistema de fraccionamiento de espumas.....	403
9.5.3. Tratamiento por bloom de diatomeas y filtración de bivalvos	403
9.6. Programa de vigilancia ambiental	404

Cuarta parte. Contaminación en el mar, vigilancia ambiental y conservación

Capítulo 16. Contaminación marina..... 407

1. Contaminación, polución y tipos de residuos	407
2. Fuentes de polución en el mar.....	408
3. Efectos sinérgicos y antagónicos	408
4. Petróleo, mareas negras e impactos	408
4.1. Definición y tipos de hidrocarburos	408
4.2. Complejidad ambiental de las mareas negras	410
4.3. ¿Cómo alcanzan los crudos el fondo marino y cuánto tiempo permanecen en él?	412
4.4. Afección en los organismos	413
4.5. La experiencia de las grandes catástrofes.....	414
4.6. Métodos de contención, recuperación y eliminación de crudos vertidos accidentalmente	416
4.6.1. Barreras de contención	416
4.6.2. Métodos de recuperación	416
4.6.3. Métodos de eliminación	418
5. Compuestos organohalogenados	419
6. Metales pesados	422
7. TBT (tributilestaño).....	424
8. Materia orgánica, nutrientes y microorganismos de vertidos urbanos.....	428
9. Biotoxinas	430
10. Radiactividad.....	432
11. Vertidos térmicos.....	432
12. Residuos sólidos (inertes).....	434
13. Contaminación por plásticos	435

Capítulo 17. Bioindicación y ecotoxicología..... 441

1. Introducción.....	441
2. Bioindicadores: concepto y características	442
2.1. Concepto de bioindicador	442
2.2. Características de los bioindicadores.....	443
2.3. Capacidad potencial de bioacumulación	445
3. Niveles estructurales de organización implicados en la bioindicación	445
4. Tipos de bioindicadores	446
4.1. Especies indicadoras	446
4.2. Comunidades indicadoras.....	447
5. Ecotoxicología: aspectos generales	454
5.1. Ecotoxicología	454
5.2. Estudios toxicológicos	454
5.3. Condiciones de los experimentos	455

6.	Parámetros toxicológicos	455
6.1.	Tiempo letal medio.....	455
6.2.	Concentración letal.....	456
6.3.	Concentración de inhibición	456
7.	Síntesis de tipos de contaminantes.....	456
7.1.	Contaminantes inorgánicos.....	456
7.2.	Contaminantes orgánicos	457
8.	Impacto de los contaminantes y mecanismos de respuesta.....	457
9.	Sistemas fisiológicos de detección de contaminación	457
9.1.	Metabolismo de xenobióticos orgánicos.....	457
9.2.	Niveles de metalotioneínas (MTS)	459
9.3.	Sistemas antioxidantes.....	459
9.4.	Química de la sangre.....	460
9.5.	Metabolismo secundario	460
9.6.	Carga energética adenílica (AEC)	460
10.	Ejemplos de bioindicadores	460
10.1.	Especies macroscópicas indicadoras portadoras de información exosomática.....	460
10.2.	Especies macroscópicas indicadoras portadoras de información endosomática (especies bioacumuladoras)	461
10.2.1.	Macroinvertebrados.....	462
10.2.2.	Peces	462
10.3.	Especies microscópicas indicadoras	462
10.4.	Comunidades bioindicadoras.....	463
Capítulo 18. Presión ambiental costera y gestión del medio litoral: una visión integrada		467
1.	Introducción.....	467
2.	Amenazas e impactos en la diversidad marina	468
2.1.	Modificación y destrucción de hábitats	469
2.2.	Urbanización en el litoral y obras de ingeniería civil.....	470
2.3.	Contaminación por vertidos	470
2.4.	Eutrofización.....	470
2.5.	Sobreexplotación de los recursos pesqueros	472
2.6.	Introducción de especies alóctonas	473
2.7.	Modificaciones antrópicas de las relaciones entre especies.....	475
2.8.	Calentamiento global	475
2.9.	Otros impactos	475
3.	Biología de la conservación.....	476
4.	Estrategias de conservación del medio marino.....	476
4.1.	Áreas protegidas	476
4.2.	Ecoturismo.....	480
4.3.	Educación ambiental	481
5.	Planes de ordenación.....	482
5.1.	Medidas preventivas	483
5.1.1.	Planes de vigilancia ambiental.....	483
5.1.1.1.	Directiva Marco 2000/60/CE del Parlamento Europeo y del Consejo.....	486
5.1.1.2.	Control de vigilancia (objetivos)	487

5.1.1.3. Control opcional (objetivos).....	487
5.1.1.4. Control de investigación (objetivos)	487
5.1.1.5. Condiciones de referencia	487
5.2. Medidas correctoras	487
Agradecimientos	491
Bibliografía	495

Prólogo

La biología marina es una materia científica clásicamente consolidada que, por ser intrínsecamente multidisciplinar, amplia y compleja, resulta difícil de abordar de manera integrada, y de la que, por tal razón, existen muy pocos tratados publicados a nivel mundial. Confluyen en su vasto contexto numerosas ramas científicas (con ilimitadas conexiones entre ellas) cuyo caudal de conocimiento es inmenso, el cual, adicionalmente, está sometido a una fuerte y continuada presión de actualización. Por este último motivo, con el transcurso del tiempo y con la progresiva acumulación de información proveniente de campos científicos muy dispares, cada vez resulta más difícil encarar una obra de integración de estas características. Cualquier tentativa de implementarla, por tanto, solo puede aspirar a constituir una mera, exigua y humilde aproximación, condicionada fuertemente por el enfoque personal de los autores y de las preferencias de contenidos que aquellos le quieran conceder. Aunque soñar con la utopía resulta fascinante, la tentación de acariciar lo imposible puede merecer la pena si se tiene claro lo anteriormente expresado.

Por lo recién expuesto, asumí apriorísticamente que este nuevo atrevimiento sería por definición intrínsecamente limitado e imperfecto, si bien el desafío que supuso aceptar el envite constituyó la mayor fuente de estímulo para ejecutarlo. La obra ha sido elaborada, durante veinticinco años, con la motivación añadida

de –para una disciplina tan desbordante como la que nos concierne– aportar una visión integrada que complete contenidos específicos que no han sido tratados en obras precedentes y que, por ello, suponen una aportación que merecería la pena ver cristalizada. Esencialmente está pensada para la futura formación de alumnos universitarios que deseen consultar aspectos específicos o generales de esta fascinante materia o bien centrar su futuro en la misma o alguna de las disciplinas que la cimentan y conforman.

Este libro, adicionalmente, está dirigido a la extensa comunidad hispanohablante (el español, tercer idioma en internet, lo hablan actualmente casi 600 millones de personas en el mundo), además de contribuir al incremento del precario elenco de libros editados sobre la materia (en general, publicados en inglés). Tiene, pues, la vocación de enriquecer y completar las escasas opciones de elección actualmente disponibles, mediante una selección de contenidos, diseño y enfoque diferentes. Al respecto, merecen destacarse fundamentalmente los capítulos relacionados con la biodiversidad, recursos, acuicultura, arrecifes artificiales, contaminación y ecotoxicología, bioindicadores y conservación del medio marino. Todo ello sin renunciar a la transferencia del conocimiento y, por tanto, al hecho de que nuestra sociedad demanda cada vez más y con mayor firmeza una formación de índole práctica y aplicada en el ámbito de ciertas temáticas de las tratadas, especialmente emergentes.

El libro puede tener especial utilidad para los alumnos universitarios que cursen los grados de Biología, Ciencias del Mar y Ciencias Ambientales, másteres o programas de doctorado relacionados con las mismas, pero también puede suscitar particular interés de científicos y técnicos ambientales, dado el esfuerzo de actualización de la extensa información incorporada así como de las numerosas referencias que la sustentan y justifican. Al respecto, se ha procurado conciliar una redacción asequible y didáctica para el lector y cubrir diferentes necesidades de aprendizaje y consulta especializada no solo relacionadas directamente con la materia desarrollada, sino también con las derivadas de otras disciplinas colaterales (especialmente zoología, botánica, ecología, oceanografía, medio ambiente, conservación, acuicultura y recursos marinos).

Finalmente, en la obra se han establecido cuatro grandes bloques temáticos, inherentes al medio marino y a su incidencia en la vida acuática (bloque I), vida marina (bloque II), recursos marinos (bloque III) y, por último, a la contaminación, vigilancia ambiental del mar y su conservación (bloque IV).

En total, pues, la obra está integrada por dieciocho capítulos, en los que se incorpora una selección actualizada de conocimientos esenciales en la materia, acompañado de tablas de síntesis, así como de una extensa iconografía a todo color (esquemas, dibujos y fotografías) para estimular la lectura de contenidos y facilitar su comprensión.

El autor

Primera parte

El medio marino
y su incidencia en la vida
acuática





Capítulo 1

El mar como sistema abierto, caracterización fisicoquímica e implicaciones biológicas*

1. ORIGEN DE LOS OCÉANOS

La Tierra es, por su gran abundancia de agua, única entre los planetas del sistema solar. Dentro del escenario de la biosfera, resultante de la interacción entre los tres principales componentes de la superficie terrestre (es decir, la corteza, la atmósfera y la hidrosfera, que conforman un peculiar complejo tierra-aire-agua), la mayor parte del agua se encuentra en los océanos y solo una mínima proporción está presente en la atmósfera o en la tierra (Khatri y Tyagi, 2014). El agua oceánica y el agua marina ligada a los sedimentos incorporan en torno al 98 % de las diferentes formas de agua que bañan el planeta y representan la mayoría de la hidrosfera, unos 1.332 millones de km³ (Charette y Smith, 2010). Schopf (1980) señala que el volumen oceánico actual ha permanecido virtualmente constante desde hace 2.000 millones de años, debido probablemente a que, desde entonces, la baja salinidad de los océanos (*saltness*) ha sido prácticamente constante. No obstante, Curry *et al.* (2003) sugieren que la evaporación oceánica está aumentando al mismo tiempo que lo hace la temperatura del planeta, provocando notables alteraciones en la composición salina de los océanos, tanto en las regiones tropicales y subtropicales (que se vuelven más saladas) como en los polos (cada

vez más dulces); por lo tanto, el volumen oceánico podría verse modificado.

La mayoría de esta ingente cantidad de agua en la superficie terrestre provendría de los desprendimientos gaseosos del interior del planeta durante las primeras etapas de formación de la Tierra, dando lugar a una atmósfera gaseosa con vapor de agua (junto a otros compuestos gaseosos sencillos, como metano y amoníaco). Una vez enfriada la atmósfera terrestre, hasta una temperatura por debajo del punto de ebullición del agua, pudo condensarse el vapor de agua necesario para generar continuas precipitaciones sobre la superficie del planeta durante millones de años. Se considera que existirían lluvias muy intensas que precipitarían gigantescas cantidades de agua (se estiman unos 1.500 billones de toneladas de agua). Este proceso habría enfriado aún más la corteza, hasta que el agua dejó de evaporarse sobre la superficie terrestre, comenzando entonces su condensación y originándose los océanos iniciales. Según Cognetti *et al.* (2001), la mayor parte de las aguas de nuestros océanos se habría formado en los primeros 1.000 millones de años de la historia de la Tierra (formada hace unos 4.700 millones de años) por condensación del vapor presente en la atmósfera primigenia. Estos océanos primigenios contenían mucha menos agua que en la actualidad, no siendo hasta muchos millones de años después que, por exudación a partir de la primitiva corteza terrestre, se llegó al volumen actual de los océanos, unos 1.332 millones de

* Este tema ha sido adaptado de una publicación preexistente del autor (García-Gómez *et al.*, 1997b), así como de la información recabada de otras fuentes.

km³, como ya se ha indicado, que cubren una superficie aproximada de 361 millones de km² –con una profundidad media de unos 3.682 m (Charette y Smith, 2010), lo que significa, aproximadamente, el 70 % de la superficie total del globo (Totti *et al.*, 2020).

2. IMPLICACIONES DE LOS OCÉANOS EN LOS CICLOS SEDIMENTARIOS

Los sedimentos que se depositan sobre los fondos oceánicos pueden ser, fundamentalmente, de tres tipos: **terrrígenos**, procedentes de la erosión continental; **biógenos**, provenientes de restos de organismos; y **autígenos**, originados por precipitados químicos en la masa de agua (Libes, 1992; Kennish, 2001).

Desde un principio, a partir de lo que serían los mares primitivos cubriendo la Tierra, las cuencas oceánicas comenzaron a constituir gigantescas cubetas de reacción de los sólidos y las sustancias químicas particuladas y disueltas que lleva el agua, transportadas desde la tierra y su interior hacia los océanos a través de los ríos y de los efluentes hidrotérmicos. Se calcula que la descarga total estimada de sedimentos de los continentes a los mares es del orden de los 20.000 millones de toneladas anuales, conteniendo el agua de los océanos una gran cantidad y diversidad de sustancias que han sido disueltas. Las condiciones oceánicas promueven múltiples tipos de reacciones químicas, que en la mayoría de las veces dan lugar a que los materiales sean depositados como sedimentos. Estos pueden permanecer inmovilizados, en gran parte, durante largos periodos de tiempo, hasta que son afectados por procesos geológicos, que pueden desenterrar los materiales y movilizarlos hasta lugares donde ocurra su meteorización y desgaste, de forma que los productos resultantes son reciclados hacia el océano. Por lo tanto, globalmente, los océanos intervienen decisivamente en el ciclo sedimentario de los residuos sólidos y de las sustancias disueltas producidas por meteorización y procedentes de los cursos fluviales, las aguas superficiales, el hielo, la erosión marina, el aporte atmosférico y el vulcanismo.

Por otra parte, Cognetti *et al.* (2001) señalan que los sedimentos constituidos por esqueletos de organismos

abundan en los fondos hasta los 6.000 m y representan el 30 % y más en peso. Para estos autores, mientras que la velocidad de sedimentación es notable en los ambientes litorales y puede producir un espesor de sedimento de hasta 40 m en un millón de años, la sedimentación es lentísima en las profundidades abisales, por lo que se encuentran dientes de tiburones y cajas timpánicas de cetáceos que vivieron en el terciario superior (hace 65 millones de años) que todavía no están recubiertos por arcilla roja.

3. EL OCÉANO COMO REGULADOR TÉRMICO DEL PLANETA

Por otro lado, constituyendo las cuencas oceánicas la mayor parte de la hidrosfera, y de acuerdo con la capacidad del agua de absorber grandes cantidades de calor sin apenas cambiar su temperatura debido a su alto **calor específico** (capacidad de una sustancia para absorber o liberar calor; su unidad es la caloría, o calor necesario para elevar un grado la temperatura de un gramo de sustancia), los océanos actúan como enormes colectores de calor (especialmente en las áreas ecuatoriales), que almacenan y transportan para desprenderlo más tarde, al igual que hacen con el CO₂. Al respecto, el agua tiene un calor específico muy superior al de casi todas las sustancias, por lo que se calienta y enfría con mayor lentitud que ellas. A escala planetaria, pues, la corteza terrestre bañada por el sol tiende a calentarse muy rápidamente durante el día y a enfriarse también con gran rapidez durante la noche. Pero los océanos amortiguan significativamente la situación (las fluctuaciones de temperatura son muy inferiores) al actuar como regulador de la temperatura ambiental (Patrizio y Thompson, 2021). De no ser por ellos, la temperatura en la Tierra sería tan alta durante el día y tan baja durante la noche que la vida sería inviable.

Pero la propiedad física del agua más implicada en la capacidad de esta sustancia como gran regulador térmico del planeta es su **calor latente** (o intercambio térmico que se produce cuando una sustancia pasa de un estado físico a otro). Así, cuando el agua líquida se evapora absorbe calorías (536 cal/g de agua), las mismas que libera el vapor de agua cuando este se condensa.

Del mismo modo, el agua líquida cede calorías cuando se transforma en hielo (80 cal/g de agua), las mismas que este absorbe cuando, de nuevo, se transforma en agua líquida. La consecuencia de ello es que el agua absorbe calor cuando se evapora en los trópicos y lo cede cuando se hiela en los polos, amortiguando la temperatura en tan dispares latitudes. Como el calor específico, el calor latente del agua es mayor que el de la mayor parte de las sustancias, de ahí su trascendental papel en la regulación de la temperatura de nuestro planeta. Detalles adicionales sobre el calor latente, inherentes al de fusión y al de vaporización, son adecuadamente expuestos por Nybakken (2004).

Por las características físicas expuestas del agua, es fácil comprender la trascendencia que tiene esta sustancia como principal componente de los seres vivos, ya que contribuye a evitar que estos se calienten o se enfríen excesivamente o lo hagan con gran rapidez.

Además, los océanos participan decisivamente en el balance y en la transformación de las distintas formas de energía utilizadas en la biosfera (radiación solar, energía mecánica cinética y potencial, energía química y contenido calorífico de la Tierra).

4. GÉNESIS DE LAS CORRIENTES Y SU IMPORTANCIA PARA LA VIDA

La energía proveniente del sol es la responsable de la circulación de las aguas oceánicas. En este sentido, Millero (2013) distingue dos tipos de circulación: **circulación provocada por el viento** (afecta, por tanto, a las aguas superficiales y es de tipo horizontal) y **circulación termohalina** (producida por diferencias de densidad causadas por cambios de temperatura y de salinidad; ambos factores determinan, por diferencias de densidad, tanto una distribución horizontal como una estructura vertical de masas de aguas diferentes que promueven una continua circulación de las masas de aguas oceánicas).

Las corrientes termohalinas verticales, entre otras importantes implicaciones para la vida marina, posibilitan el acceso del oxígeno (generado este por los organismos

fotosintéticos en las aguas superficiales iluminadas, o procedente de la difusión con la atmósfera a través de la interfase aire-agua) hasta las mayores profundidades y la dispersión desde estas de catabolitos y de sustancias tóxicas provenientes de los procesos de descomposición.

5. LA FÍSICA DEL AGUA Y LOS PROCESOS ATMOSFÉRICOS

Las propiedades físicas del agua, como el calor específico elevado y su alta densidad (es un medio más de 800 veces más denso que el aire), están relacionadas con procesos atmosféricos (evaporación, precipitaciones, heladas, vientos y circulación atmosférica, entre otros) que hacen sentir su influencia en la capa superior del mar (hasta los 100-200 m, e incluso a mayor profundidad). Estos fenómenos muestran la interdependencia entre océanos, atmósfera y materia mineral, además de conformar la relación con los seres vivos en la biosfera, bajo la concepción moderna de que cada uno de estos componentes constituye un subsistema del sistema planeta Tierra y que el estudio de su estructura y de su funcionamiento es necesario contemplarlo en el ámbito de las relaciones entre los elementos y los factores de un conjunto. Abundante información sobre las interrelaciones agua-atmósfera es proveída por Margalef (1974), Clarke (1980), Beer (1997), Alongi (1998) y Millero (2013).

6. GIGANTESCA FACTORÍA BIOGEOQUÍMICA Y SUS TRANSCENDENTES INTERACCIONES

De igual forma, los mares participan esencialmente en el referido complejo que conforma la biosfera, constituyendo una gigantesca factoría biogeoquímica sobre la Tierra, que incluye las interacciones gas-líquido entre la atmósfera y la hidrosfera y las interacciones sólido-líquido entre la corteza y la hidrosfera, destacándose la intervención de los océanos en los ciclos del oxígeno, del nitrógeno (figura 2, en el apartado «Las sales»), del agua y, especialmente, en el ciclo del carbono (Middelburg, 2019) (figura 11, en el apartado «El dióxido de carbono»). Así, la absorción y el desprendimiento de gases por los océanos tienen una enorme repercusión,

determinando la composición química de la atmósfera. A su vez, los océanos juegan un papel clave en los procesos y ciclos del clima en la Tierra, de importancia comparable al de la atmósfera. Se suele decir que entender y predecir el clima requiere conocer cómo funcionan los océanos, ya que estos ejercen una influencia crucial sobre varias características meteorológicas, como los regímenes de precipitaciones y de temperaturas, que afectan de forma importante a los rasgos globales del clima (García-Gómez *et al.*, 1997b).

En conjunto, los océanos participan decisivamente en los distintos ciclos y procesos biogeoquímicos, que enlazan aire, tierra y agua. Así, poseen la llave del delicado equilibrio químico de la biosfera, determinando la habitabilidad del planeta. Además, los consiguientes intercambios de materiales y de energía entre la corteza, la atmósfera y los océanos tienen enorme importancia en la biosfera, al jugar un importante papel en la evolución biogeoquímica de la Tierra y al ejercer una gran influencia en los mecanismos y en las condiciones del clima. Esta referida interdependencia conforma la relación del mencionado complejo con los seres vivos y constituye la base de una reacción fundamental para la vida en el planeta, la **fotosíntesis**. Este proceso bioenergético, a su vez, es responsable de la relativa alta concentración de oxígeno en nuestra actual atmósfera, mostrando también que la actividad biológica ha tenido importantes efectos en la evolución química del planeta.

7. VARIABLES AMBIENTALES Y SU INFLUENCIA EN LA VIDA MARINA

Los organismos terrestres viven en un ambiente gaseoso sobre un soporte sólido. Los organismos marinos, sin embargo, viven en un ambiente líquido que, a su vez, puede hacer de soporte (especies que viven siempre suspendidas entre las aguas o que se desplazan activamente sobre ellas) o bien sobre un soporte sólido (especies bentónicas en general, que viven sobre el fondo o dentro del mismo). Aunque los principios ecológicos se aplican por igual en todos los ambientes, las diferencias en las propiedades físicas del aire y del agua, en particular las relacionadas con la densidad y la viscosidad, condicionan la existencia de tipos muy diferentes

de adaptaciones, especialmente morfológicas y funcionales, en ambos tipos de ambiente. Por otra parte, ya se han tratado otras propiedades físicas como el calor específico y el calor latente, absolutamente trascendentes no solo para la vida en el mar, sino también para la vida en la Tierra.

El agua, además, absorbe la luz muy rápidamente (por lo que esta tiene muy poco poder de penetración) y de forma diferencial según los colores, lo que determina la distribución de las algas con la profundidad, según la longitud de onda que estas utilicen mayoritariamente; transmite el sonido cuatro veces más rápido y conduce la electricidad 1.016 veces mejor que el aire (esta buena transmisión del sonido y de la electricidad en el agua ha permitido la evolución de numerosas especies respecto a estas prestaciones del medio acuático, especialmente para la localización de presas, de depredadores y de obstáculos, y, en el caso de la electricidad, fundamentalmente para la defensa) (García-Gómez *et al.*, 1997b). Son, pues, numerosas las variables ambientales que podríamos tratar, pero solo destacaremos, por su especial importancia, las expuestas a continuación.

7.1. Densidad y viscosidad

Anteriormente, ya nos hemos referido al papel que, a escala planetaria, desempeñan el calor específico del agua y el calor latente, especialmente en la termorregulación del planeta. Sin embargo, la densidad y la viscosidad constituyen dos parámetros físicos del agua con valores muy diferentes a los reflejados para el aire. Así, respecto a este medio, el agua marina es unas 800 veces más densa, teniendo en consideración que la densidad del agua del mar (con salinidad del 35%) es de 1,0280 g/cm³ y la del aire (al nivel del mar) de 0,0013 g/cm³ (Clarke, 1980). Esto permite, entre otros logros evolutivos, la posibilidad de flotación, de suspensión o de natación permanente de muchas especies marinas, lo cual no tiene parangón en el medio aéreo, donde, por ejemplo, las aves e insectos mejor adaptados al vuelo no pueden mantenerse permanentemente en el aire. No obstante, como señala Tait (1987), los organismos pelágicos tienen que afrontar el problema de cómo mantenerse a flote, pues la mayoría de los protoplasmas, de las paredes celulares y de los esqueletos poseen

una densidad ligeramente mayor que la del agua del mar y, por ello, tienden a hundirse. Como señala este autor, la viscosidad influye tanto en la velocidad de natación como en la de hundimiento (en muchos organismos, además, también tiene efectos sobre las tasas de alimentación y de respiración) y, debido a que decrece cuando aumenta la temperatura, es más del doble en las partes más frías del mar que en las más cálidas.

La principal consecuencia de la densidad y de la viscosidad del agua es que mantiene sustancias y organismos en suspensión, lo que no ocurre en tierra, donde, a diferencia del mar, por ejemplo, no puede existir una inmensa comunidad animal de organismos suspensívoros (tradicionalmente llamados filtradores) que, instalados sobre el fondo, pueden vivir del «maná» que continuamente existe –en mayor o menor abundancia– en la columna de agua. Además, estos atributos físicos permiten la dispersión larvaria a través del medio pelágico, con la subsiguiente capacidad de superar barreras geográficas, siempre que las masas de agua estén comunicadas; y también la compensación de la gravedad, por lo que, o bien no es necesario construir estructuras de sostén o, si estas existen, pueden ser más ligeras que en tierra. Probablemente, la densidad del agua ha estado muy implicada en que los océanos alberguen criaturas récords en tamaño, como la ballena azul, considerado el animal de mayor tamaño en la historia de la vida de nuestro planeta. Densidad y viscosidad, así como su influencia en los organismos marinos, son parámetros adecuadamente tratados por Tait (1987), Denny (1993), Tait y Dipper (1998), Cognetti *et al.* (2001), Nybakken (2004) y Brown (2016), entre otros autores.

7.2. Las sales

En el océano, los cationes principales son **sodio**, **magnesio**, **calcio**, **potasio** y **estroncio**, y los aniones correspondientes son **cloro**, **bromo** y **bicarbonato**. Estos elementos constituyen el 99,9% de los materiales disueltos. Alrededor de un 78% de la sal del mar es **cloruro sódico**, pero también existe en importantes cantidades **cloruro magnésico**, **sulfato cálcico** y **potásico** y **carbonato cálcico**. No obstante, hay también otras muchas sales, pero en cantidades tan ínfimas que solo pueden medirse en partes por millón (ppm) o partes por billón

(ppb). Características más detalladas y específicas de las sales marinas son aportadas por Turekian (1974), Beer (1997), Kennish (2001), Millero (2013) y Brown (2016), entre otros autores.

En el mar abierto, la salinidad varía paulatinamente con la latitud. Así, en las aguas tropicales, donde la evaporación es elevada en su superficie debido al intenso calor, la salinidad es del 37‰. En los polos, sin embargo, donde la evaporación es prácticamente inexistente debido a las bajas temperaturas y donde, en verano, las aguas marinas reciben continuamente agua glaciario por fusión del hielo, la salinidad es del 34‰. Los mares casi cerrados presentan sus peculiaridades en relación con la latitud, mostrando significativas desviaciones de las cifras anteriormente aportadas. Al respecto, el mar Rojo ostenta el récord de salinidad más alta, 43‰, mientras que el mar Báltico ofrece las cifras más bajas, de alrededor del 7‰ (Thorson, 1971). En la mayor parte de la superficie del Mediterráneo, la salinidad sobrepasa el 37‰, aumentando de oeste a este para alcanzar el 39‰ en la parte oriental (Tait, 1987). Esto último da idea de cómo un mismo mar, especialmente de tipo semicerrado, puede tener zonas donde el calentamiento y la intensidad de evaporación pueden ser bien distintos. La figura 1 muestra los principales rangos de salinidad de las aguas superficiales del globo.

En el mar, la producción vegetal depende –entre otros factores–, como en la tierra, de la disponibilidad de sales nutrientes, especialmente de **nitratos** y **fosfatos** (y **silicatos** para las diatomeas) (Russell-Hunter, 1973). Estos son abundantes en los fondos marinos, y tanto su movilización como su desplazamiento por las corrientes profundas hacia niveles superficiales –donde otros parámetros, como luz y temperatura, puedan propiciar la fotosíntesis– generan procesos de fertilización que pueden tener una gran repercusión en las pesquerías. Es el caso de los afloramientos de aguas profundas de las corrientes de Benguela y del Perú (conocida también esta última como corriente de Humboldt), principales generadores de la gran riqueza pesquera de las aguas litorales sobre las que influyen.

El ciclo del nitrógeno es uno de los ciclos más complejos y perfectos (Ramade, 1977). Se trata de un ciclo

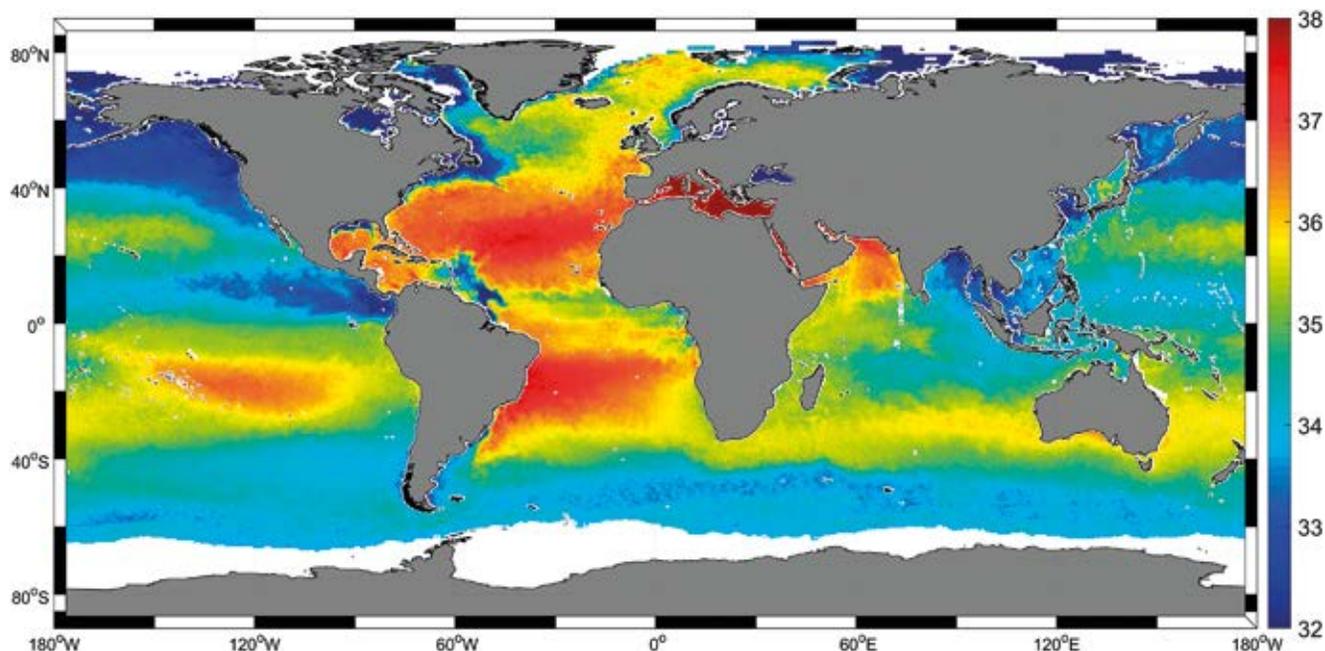


Figura 1. Salinidad en los océanos. Mapa promedio mensual de la salinidad de la superficie del océano para el mes de julio de 2015 (Reul *et al.*, 2020).

muy parejo al del carbono, ya que el nitrógeno y el carbono se hallan asociados en las sustancias proteicas. La similitud entre ambos ciclos puede apreciarse en las figuras 2 y 11 (página 40). Sin embargo, existen diferencias importantes entre ellos. Mientras que las plantas terrestres pueden utilizar el CO_2 atmosférico (las algas marinas, el anión bicarbonato CO_3H^-), solo un número muy restringido de especies de seres vivos puede utilizar el nitrógeno atmosférico, a pesar de ser mucho más abundante que el CO_2 . Además, mientras que los productos de degradación de los compuestos carbonatados son finalmente transformados en CO_2 , no ocurre lo mismo con el nitrógeno, del que tan solo es eliminada una pequeña cantidad en forma gaseosa (Ramade, 1977). Por otra parte, la intervención de los seres vivos en el ciclo del nitrógeno presenta un alto grado de jerarquización; dependiendo de la fase del ciclo intervienen unos organismos u otros.

Aunque la dinámica química de los compuestos de fósforo es bastante compleja (Valiela, 1995; Kennish, 2001; Millero, 2013), el ciclo de este elemento es más sencillo que el del nitrógeno, como refleja la figura 3. Las principales diferencias radican en que el ciclo del nitrógeno

está dominado por una fase gaseosa y existe un elevado número de transformaciones microbianas (Russell-Hunter, 1973; Valiela, 1995). El aporte antrópico, principalmente a través de los abonos, es común tanto para el ciclo del nitrógeno como para el del fósforo.

La mayor parte de las especies marinas está en constante equilibrio osmótico con el agua en que se desenvuelven. Al respecto, la mayoría de los organismos que viven en el mar abierto están adaptados a un ambiente de salinidad constante, por lo que no están capacitados para soportar cambios de esta variable (**estenohalinos**). En contraposición, existen organismos que muestran una amplia tolerancia a los cambios de salinidad (**eurihalinos**), típicos estos de las aguas de características fluctuantes de la costa (fundamentalmente de las zonas estuarinas y del nivel intermareal) o de aquellos, denominados **diádromos**, que migran entre el medio marino y el fluvial. Por ejemplo, en charcas de la zona de mareas, durante el verano y en situación de bajamar diurna, se puede dar una intensa evaporación que conlleve un notable incremento de la salinidad del agua no evaporada. También hay especies costeras capaces de soportar salinidades muy bajas, como consecuencia,

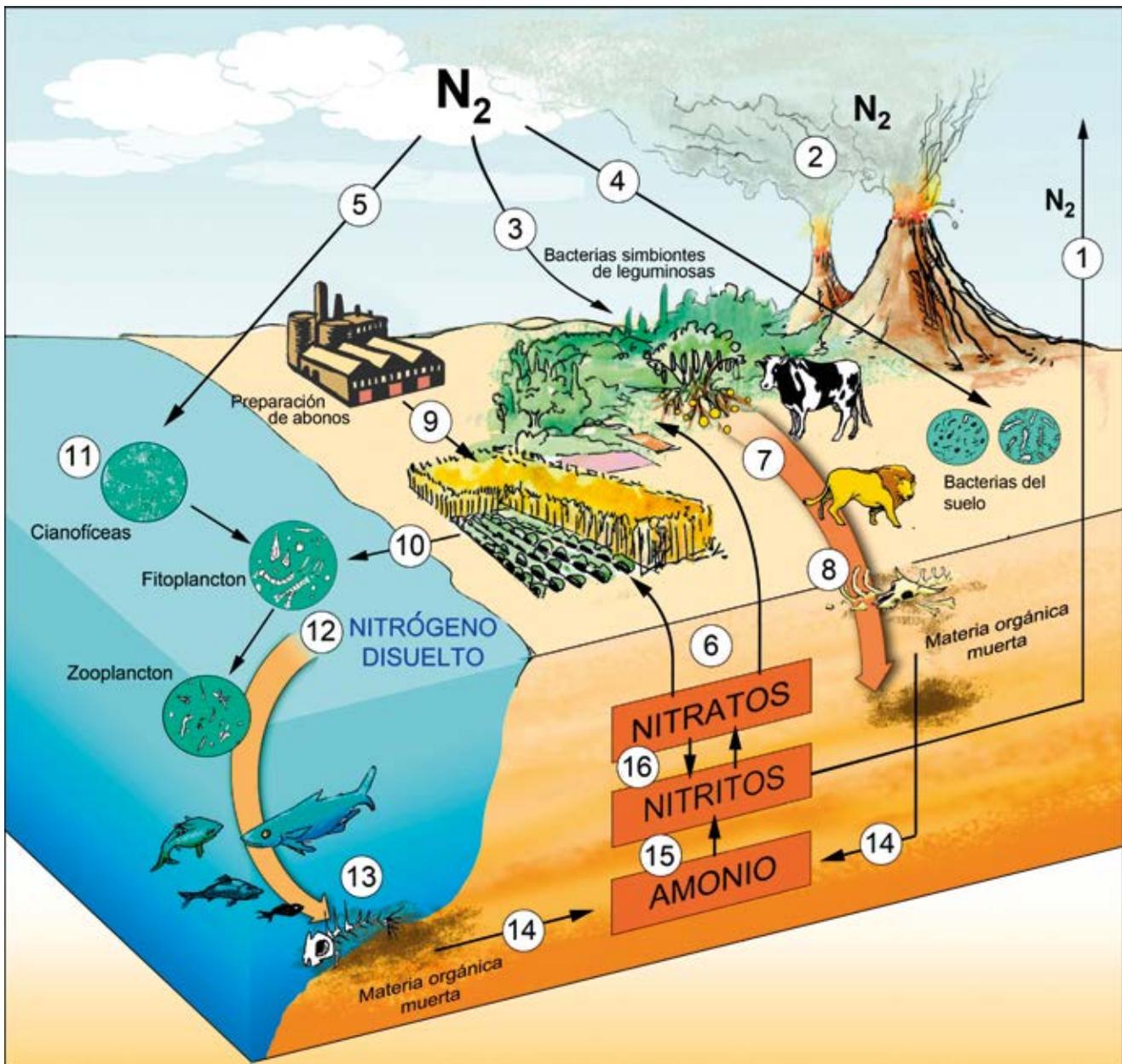


Figura 2. Relaciones entre el ciclo del nitrógeno en el medio terrestre y en el medio marino. La principal reserva de nitrógeno es la atmósfera. Recibe nitrógeno por acción de las bacterias desnitrificantes (1), pero también existen aportes de nitrógeno a través del vulcanismo (2). A su vez, existen distintas formas por las que el nitrógeno atmosférico se incorpora a la Tierra. Existen bacterias (género *Rhizobium*) que viven en simbiosis con plantas leguminosas y son capaces de fijar el nitrógeno atmosférico (3). También existen bacterias de vida libre en el suelo (como *Azotobacter* y *Clostridium*) capaces de fijar el nitrógeno atmosférico (4). En el medio acuático son las cianofíceas (*Anabaena* y *Nostoc*, por ejemplo) las encargadas de fijar el nitrógeno (5). En el medio terrestre, las plantas utilizan los nitratos como fuente de nitrógeno (6), que incorporan finalmente como aminoácidos de proteínas, entran en las redes tróficas (7) y son devueltos al suelo a partir de materia orgánica (detritus, excrementos y cadáveres) (8). Los abonos que se fabrican para los cultivos también constituyen una fuente externa de nitratos (9). Por procesos de dilución y de lixiviación, parte del nitrógeno se incorpora al medio marino (10), y este nitrógeno, junto con el fijado por las cianofíceas (11), es incorporado a través del fitoplancton en las redes tróficas acuáticas (marinas y continentales) (12). En el ciclo del nitrógeno, la actividad bacteriana desempeña un papel fundamental; de la materia orgánica muerta (13) se genera amonio por un proceso de amonificación (14), que se transforma en nitritos y nitratos por acción bacteriana (15 y 16), cerrándose así el ciclo.

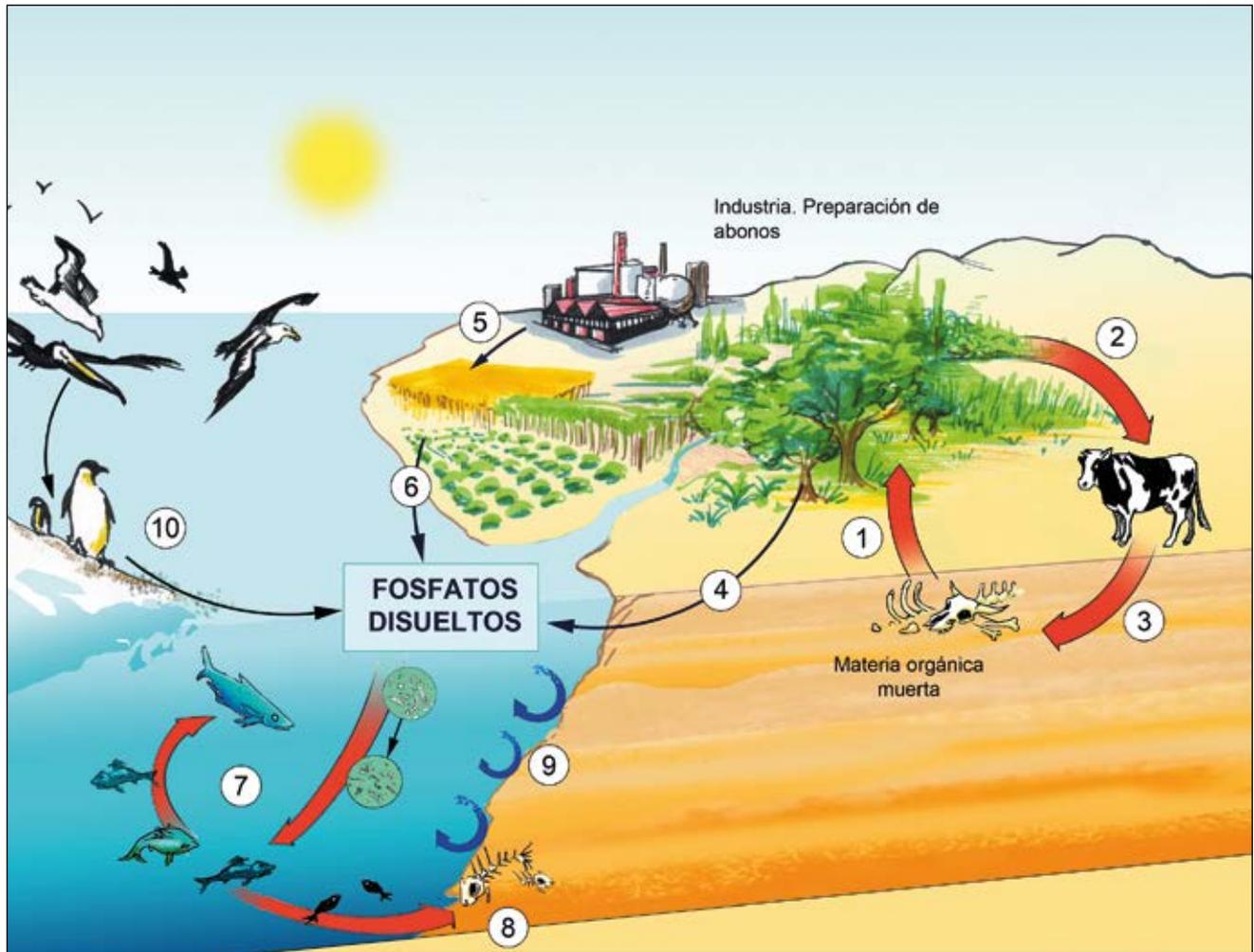


Figura 3. Relaciones entre el ciclo del fósforo en el medio terrestre y en el medio marino. Las principales fuentes de fósforo inorgánico en el medio terrestre son las rocas ígneas y los depósitos de fosfatos por sedimentación. Este fósforo inorgánico es introducido en los ecosistemas terrestres por lixiviación y por disolución en aguas continentales, siendo absorbido por los vegetales (1), donde se inician las redes tróficas (2). Los fosfatos orgánicos son restituidos en el suelo a través de las excreciones, los desechos y los cadáveres de los seres vivos (3), y con la ayuda de los microorganismos se transforman nuevamente en fosfatos minerales adecuados para los vegetales autótrofos (1). El fósforo se incorpora a los ecosistemas acuáticos a través de las aguas de escorrentía y de percolación (4). La acción del hombre, a través de los abonos fosfatados que son utilizados para los cultivos (5), también contribuye a este aporte (6). Los fosfatos disueltos se incorporan a las redes tróficas marinas a través del fitoplancton (7). Una parte importante del fósforo se pierde sedimentado en forma de esqueletos de peces, ricos en fósforo, cuyos restos no son consumidos por otros organismos y se acumulan en los fondos marinos sin ser devueltos al ciclo (8). Por ello, el ciclo del fósforo se considera un ciclo abierto. Bien es cierto que parte del fósforo, sobre todo en las zonas litorales, se resuspende por fenómenos de *upwelling* (9). Además, también existe un retorno de los fosfatos oceánicos al medio terrestre a través de las aves marinas que se alimentan de peces (como reflejan los yacimientos de guano) (10).

por ejemplo, de la combinación del efecto de mareas bajas y fuerte lluvia (en algunos casos, este tipo de combinación puede resultar insoportable y provocar la muerte). Hay especies que pueden soportar salinidades del 15%, e incluso otras capaces de vivir a una salinidad inferior (especies de aguas salobres). Estos aspectos son convenientemente abordados en la literatura

científica y académica (Margalef, 1974; Webber y Thurman, 1991; Lalli y Parsons, 1997; Tait y Dipper, 1998; Castro y Huber, 2000; Cognetti *et al.*, 2001; Levinton, 2001; Nybakken, 2004).

Se conocen también especies hipersalinas que viven en lagunas saladas o marismas, que pueden sobrevivir y

crecer en salinidades hasta del 60‰ y otras que pueden hacerlo a salinidades superiores al 100‰.

Existen, además, organismos marinos con capacidad de **osmorregulación**. Estos son capaces de controlar eficientemente la concentración de sus fluidos internos independientemente de las fluctuaciones de salinidad que puedan darse en el agua. El cangrejo verde *Carcinus maena*, abundante en los estuarios europeos, constituye un buen ejemplo de ello (Tait, 1987).

De lo expuesto, se desprende que la salinidad, por sí misma, puede constituir barreras infranqueables para numerosos organismos. Al respecto, una disminución al 27‰ de salinidad (valor que puede darse en zonas costeras), del promedio del 35‰ de los océanos, es suficiente para imposibilitar la presencia de especies oceánicas que no pueden soportar tan baja salinidad. En el caso de los equinodermos, los anfípodos y los isópodos que habitan Skagerrak, se ha observado que más del 70% de las especies, adaptadas a un ambiente del 34‰ de salinidad, no se encuentran a la entrada del

mar Báltico, donde la salinidad ha descendido al 30‰ (Thorson, 1971).

7.3. La temperatura

Como se ha señalado, la salinidad en los océanos es bastante constante; sin embargo, la temperatura varía extraordinariamente. En las regiones polares (latitudes altas) hay masas de agua con una temperatura superficial de $-1,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ durante casi todo el año. En el otro extremo (latitudes bajas, las próximas al ecuador) tenemos la temperatura media del golfo Pérsico, que es de $24\text{ }^{\circ}\text{C}$, y en las regiones costeras llega, a veces, por encima de los $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Thorson, 1971). La temperatura superficial varía considerablemente con la latitud, pero las variaciones diurnas o estacionales no oscilan tanto como en tierra a la misma latitud (debido al elevado calor específico del agua). Por ello, las temperaturas existentes en latitudes altas y bajas, parecidas por su uniformidad, pero antagónicas por sus cifras, constituyen un factor de distribución de los organismos de primer orden. En la figura 4 se muestran las principales

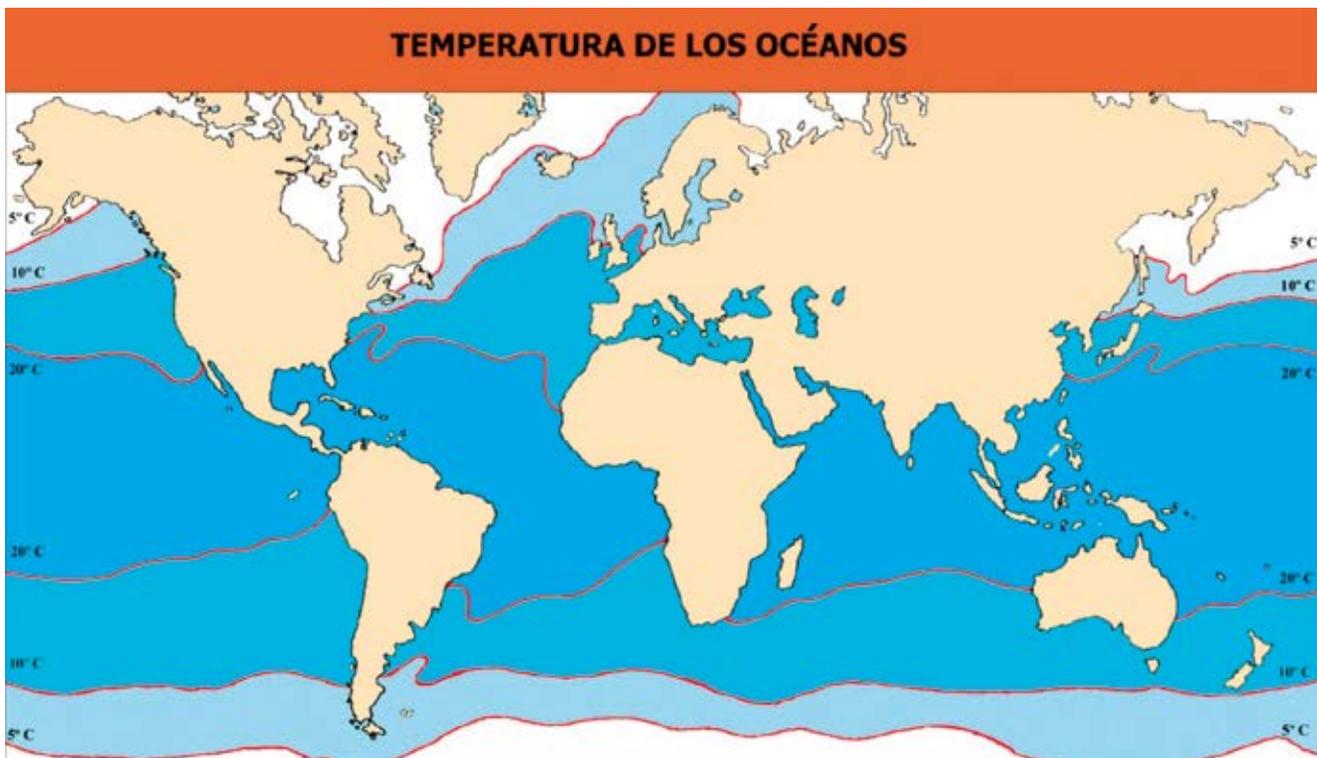


Figura 4. Representación de las isotermas de $20\text{ }^{\circ}\text{C}$, de $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ y de $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ en ambos hemisferios.

isotermas de las aguas superficiales del planeta. Información adicional de la temperatura en los océanos es aportada por numerosos autores (Kennish, 2001; Millero, 2013; Brown, 2016).

La temperatura influye en el metabolismo de los organismos marinos y, de una manera indirecta, sobre otros factores ambientales, tales como gases en disolución, viscosidad del agua y densidad. Estos efectos tienen enorme importancia en la productividad del plancton; por ello, en zonas de latitudes medias cabe esperar, según los periodos estacionales, modificaciones en las redes tróficas (ya que la producción primaria varía con las estaciones), las cuales se están intensificando, además, como consecuencia del actual aumento de temperatura (Edwards y Richardson, 2004; Kordas *et al.*, 2011).

Mientras que las temperaturas de la superficie oceánica varían con los periodos estacionales, el resto del agua por debajo de los 200 m presenta, más o menos, la misma temperatura a lo largo de todo el año. Excepto algunas regiones tales como el Mediterráneo o el mar Rojo, donde predominan condiciones especiales, la temperatura a los 2.000 o 3.000 m nunca sube por encima de los 4 °C, ni siquiera en el ecuador (figura 5). Esta similitud era de suponer, ya que las aguas polares, frías, son más densas que las aguas tropicales, cálidas, y, por tanto, descienden. El agua fría del Antártico, en particular, circula hacia el norte por debajo de las capas superficiales, y puede ser reconocida hasta muy avanzado el hemisferio norte.



Figura 5. Sección esquemática de las principales capas térmicas de los océanos y de las temperaturas medias en el ecuador (Lalli y Parsons, 1997).

La constancia de las temperaturas del agua profunda implica que muchos animales marinos viven en circunstancias tan estables que se han encontrado animales euribáticos procedentes de las aguas costeras árticas poco profundas viviendo a 2.000 o 3.000 m de profundidad en el ecuador. Sin embargo, la existencia de poblaciones de especies que viven tanto en aguas superficiales del Antártico como del Ártico, y que, por lo tanto, tienen una distribución «bipolar», debe descartarse.

Finalmente, la temperatura constituye un factor de diversidad, ya que, en general, puede asumirse que cuanto más frío es el medio, menor es el número de especies que puede vivir. La riqueza de especies de las aguas tropicales en comparación con la de aguas árticas, corrobora tal aseveración. Sin embargo, esta norma debe ser adecuadamente contextualizada, ya que, en la práctica, existen zonas de alta temperatura muy poco diversas y de baja temperatura con gran riqueza de especies (un ejemplo llamativo de este último caso son las aguas marinas antárticas, mucho más biodiversas que las árticas, como se expone en el capítulo referido a la biodiversidad marina).

Estos aspectos, inherentes a la influencia de la temperatura en la vida marina, son convenientemente tratados por numerosos autores (Thorson, 1971; Webber y Thurman, 1991; Denny, 1993; Lalli y Parsons, 1997; Tait y Dipper, 1998; Castro y Huber, 2000; Levinton, 2001; Brown, 2016).

7.4. La luz

Al considerar sus efectos en la producción primaria de los ecosistemas marinos, este factor es de suma importancia. Sin embargo, y aun sabiendo que para una fotosíntesis eficaz es suficiente un 1% de la luz solar al mediodía, el 99% de las masas oceánicas están sumidas en la más completa oscuridad. La fuerza de la luz incidente varía diurnamente, según la estación y la latitud, y está influenciada por las nubes y por la absorción atmosférica. Gran parte de la luz incidente es reflejada desde la superficie, y la reflexión se incrementa a medida que el sol va bajando en el cielo. Por ello, en las regiones polares, donde el sol jamás está muy alto,

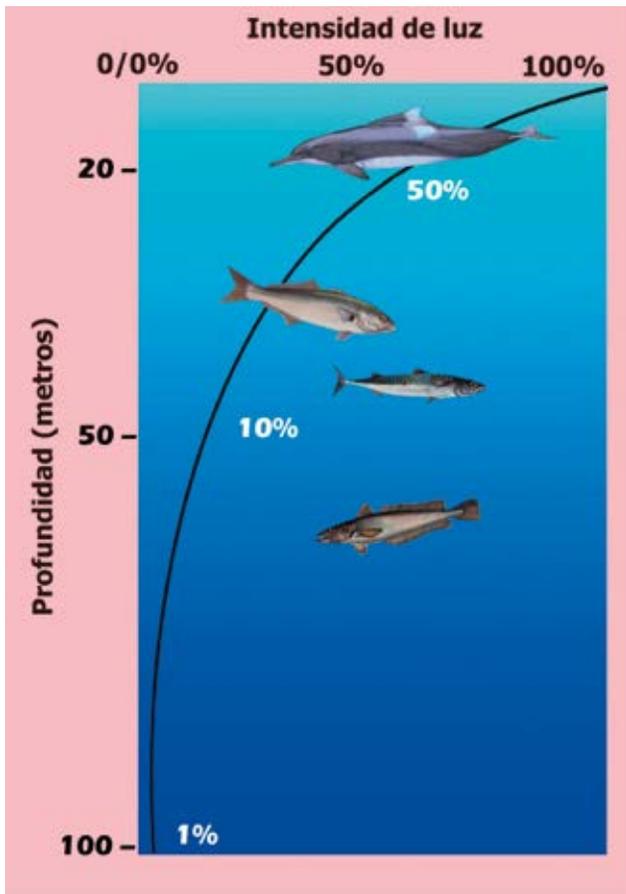


Figura 6. Curva teórica inherente a la capacidad de penetración de la luz en aguas moderadamente claras. En el esquema se aprecia que la luz que penetra bajo la superficie se reduce un 50 % entre 20 y 30 m de profundidad (en aguas turbias costeras, este porcentaje de reducción puede establecerse a menos de 5 m de profundidad) (García-Gómez *et al.*, 1997b).

la luz llega a la superficie muy oblicuamente y una gran parte es reflejada. Incluso durante el verano polar, que es cuando el sol alcanza su máxima altura y no se pone durante varias semanas, la cantidad de luz que penetra en el agua es muy pequeña (Thorson, 1971). La figura 6 muestra una curva teórica en la que se aprecia, entre 20 y 30 m de profundidad (aguas moderadamente transparentes), cómo la luz que penetra bajo la superficie se reduce un 50 %. La figura 7 ilustra la reducción de la intensidad de la luz en aguas marinas costeras y oceánicas de diferente fertilidad, según estimaciones de Ros *et al.* (1985; en Cognetti *et al.*, 2001).

En los océanos puede establecerse una zonificación generada por la progresiva pérdida de luz en profundidad.

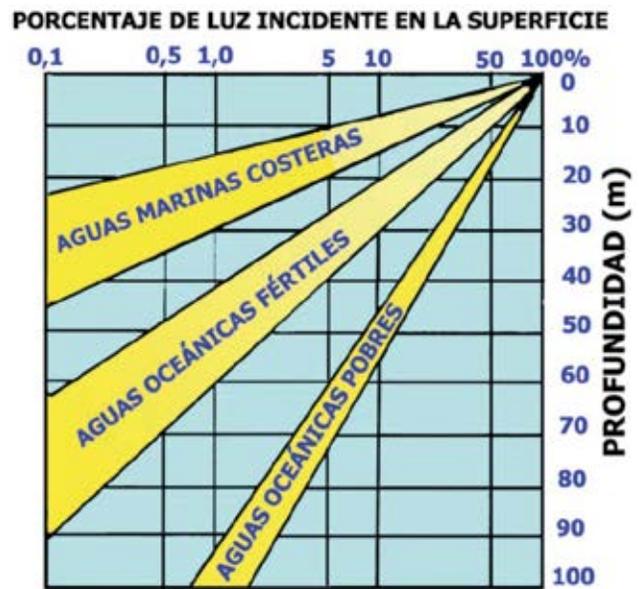


Figura 7. Reducción de la intensidad de la luz en aguas marinas (adaptado de Ros *et al.*, 1985; en Cognetti, 2001).

Al respecto, se distinguen las zonas **eufótica**, **disfótica** (o crepuscular) y **afótica**, cuyos límites no pueden estandarizarse debido a que dependen, fundamentalmente, de la transparencia de las aguas. Como ejemplo, tales límites serían bien distintos en el mar de los Sargazos, donde las aguas son extraordinariamente claras, respecto a los del mar del Norte, cuyas aguas son, comparativamente, bastante turbias. La zona eufótica constituye la estrecha lámina superficial oceánica, representando menos de un 2 % de su volumen, convenientemente iluminada para el desarrollo de una fotosíntesis efectiva. Es, pues, la zona más iluminada de los océanos. La zona disfótica, o de «penumbra», se extiende por debajo de la fótica y, aunque en ella la cantidad de luz que logra penetrar es suficiente para ser captada por numerosos animales, la fotosíntesis presenta un balance negativo, esto es, se consume más oxígeno (respiración) del que se produce como subproducto catabólico en el referido proceso. En el inicio (nivel superior) de la zona disfótica se encuentra un escenario de transición entre el balance positivo y el negativo de la fotosíntesis, llamado **profundidad de compensación**, en el que los procesos de producción y respiración se compensan (durante las 24 horas del día) y, por lo tanto, no hay balance positivo ni negativo (en el capítulo concerniente a la productividad de los océanos se ilustra

gráficamente este concepto). La zona afótica es la subyacente, la más profunda, donde generalmente reina la oscuridad absoluta. Si a ella llega alguna ínfima fracción de la luz incidente en superficie, esta no tiene implicación biológica alguna o resulta mínima. Nybakken (2004) considera las zonas eufótica y disfótica sinónimas, respectivamente, de las zonas epipelágica y mesopelágica, tratadas en el capítulo inherente a la zonificación general del mar. Aspectos relacionados con este tipo de zonificación son abordados por Clarke (1980), Lalli y Parsons (1997), Cognetti *et al.* (2001) y Brown (2016), entre otros autores.

El 10 % o más de la luz se pierde por reflexión en la superficie oceánica o, en condiciones determinadas, inmediatamente por debajo de aquella (Clarke y James, 1939). La luz que atraviesa la superficie es absorbida rápidamente, en parte por el agua y las sustancias en ella disueltas y ampliamente por las materias suspendidas, incluyendo organismos planctónicos; el agua muy clara es generalmente indicativa de escasez de nutrientes (medio oligotrófico) y, por tanto, de un plancton escaso (Thorson, 1971).

Como señala este último autor, las luces de distintas longitudes de onda no penetran de igual forma. Los **rayos infrarrojos** calientan solo la superficie del mar, pero no penetran más allá. Los **ultravioletas** solo llegan hasta unos 3 m (otros autores indican que pueden superar los 10 metros), lo cual supone una ventaja, ya que resultan perjudiciales para muchos huevos planctónicos, larvas y adultos, y también para varias especies de algas y de animales sedentarios que viven en aguas poco profundas. Los rayos ultravioletas son, además, nocivos para las bacterias, pero, sin embargo, es posible que desempeñen un papel vital en la formación de varias vitaminas importantes en las microalgas.

Por otro lado, los **rayos rojos** son rápidamente absorbidos, lo cual parece ir en contra de la fotosíntesis en la parte roja del espectro, ya que la luz roja es la más eficaz en este proceso. En el mar de los Sargazos, donde el agua es más transparente que en ningún otro lugar de los océanos, solo un 1 % de la luz roja que atraviesa la superficie resulta visible a los 55 m, mientras que un 1 % de los **rayos verde-amarillos** o **violetas** son aún

visibles a los 95 m de profundidad. Los **rayos azules**, que pueden también ser útiles para la fotosíntesis, son los que tienen mayor poder de penetración y alcanzan, hasta en este mar, los 150 m, antes de ser reducidos a un 1 %. No obstante, mediante el uso de instrumentos muy sensibles, se ha podido observar que un paupérrimo rastro de luz puede alcanzar profundidades considerables y ser utilizado por algunos organismos. Al respecto, a 800 m de profundidad en el mar Mediterráneo y a 950 m en el mar Caribe, ha sido detectada una milésima parte de la luz superficial incidente. Estas condiciones, sin embargo, son válidas para aguas muy claras, ya que, si estas no lo son tanto o devienen turbias, debido a la presencia de gran cantidad de partículas en suspensión y de sustancias en proceso de disolución, la presencia de este material suspendido puede tener un efecto selectivo muy nítido sobre la absorción de los diferentes colores (Thorson, 1971). Las figuras 8A y 8B ilustran la extinción de la luz en el agua.

Información física complementaria sobre la luz es adecuadamente detallada por Clayton (1973), Cognetti *et al.* (2001) y Kennish (2001). La influencia de la luz en los organismos marinos es, obviamente, de una gran importancia. Como ejemplo, las macroalgas de la costa muestran, en un contexto general, una llamativa adaptación a determinados colores del espectro lumínico. Así, las algas verdes explotan la energía de la parte roja y azul del espectro y, por ello, prefieren las aguas someras. Menos exigentes son las algas pardas, que pueden prosperar sin luz roja y, por tanto, son más frecuentes a una mayor profundidad. Las algas rojas (que exhiben tal color por reflejar la luz roja) utilizan prioritariamente la luz azul y, por tanto, son las que pueden prosperar a mayor profundidad. No obstante, en la práctica, existen algas verdes en aguas relativamente profundas y rojas en aguas muy someras, como las que bañan la zona intermareal (Thorson, 1971).

Sin embargo, y como ya se ha señalado, el principal papel de la luz estriba en su enorme importancia como factor regulador (entre otros) de la producción primaria en el mar.

Como se sabe, la fotosíntesis está limitada a la zona superficial del agua del mar, hasta una profundidad



Figura 8A. Luz visible y mundo submarino. En función del ángulo de incidencia de la luz solar que alcanza la superficie oceánica, aquella se refleja en mayor o menor grado (entre un 3 y un 30 %, normalmente). Obsérvese cómo los rayos rojos y azules son los que, respectivamente, tienen un menor y un mayor poder de penetración (García-Gómez *et al.*, 1997b).

máxima (esta es variable y depende, entre otros factores, de la turbidez) donde puedan penetrar los rayos del sol necesarios para que se pueda llevar a cabo tan importante proceso biológico. Por otra parte, en la zona más iluminada, la fotosíntesis varía en proporción a la intensidad de luz hasta un límite en que las plantas comienzan a estar saturadas de luz, por lo que incrementos mayores en la iluminación no se corresponden con incrementos paralelos en la fotosíntesis. Además, la exposición a la luz fuerte (especialmente la proveniente de los colores violetas y la zona final ultravioleta del espectro) es perjudicial y deprime este proceso biológico. Con luz brillante del día, la iluminación de las aguas

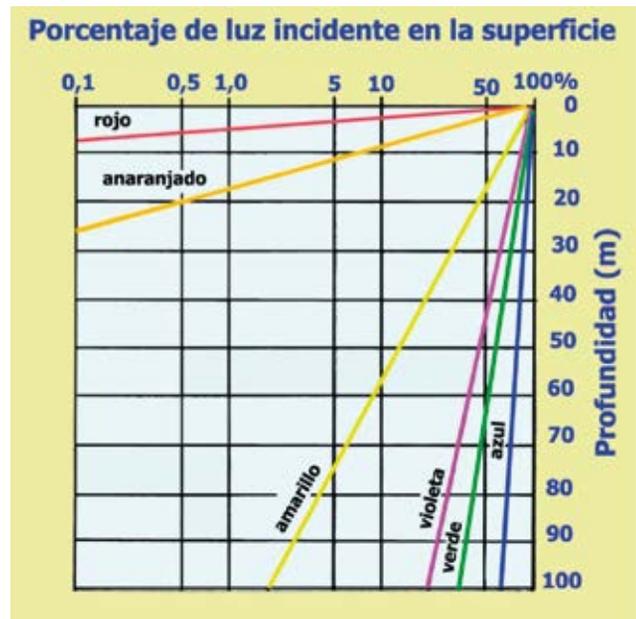


Figura 8B. Extinción de la luz en el agua. Reducción en la intensidad de los colores que componen el espectro de la luz solar a profundidades crecientes en un lago de agua ópticamente pura (o en las aguas pobres del centro de los océanos) (Ros *et al.*, 1985; en Cognetti *et al.*, 2001).

superficiales marinas parece estar con frecuencia en el nivel de saturación de muchos organismos fitoplanctónicos, y las medidas de fotosíntesis en estas condiciones demuestran que el máximo de producción se origina a cierta distancia por debajo de la superficie, usualmente entre 5 y 20 m, dependiente de la intensidad de la luz, y es menor por encima de este nivel. De acuerdo con lo expuesto, la mayor producción fitoplanctónica no se encuentra a menudo vinculada estrictamente a la superficie marina.

La luz es, ciertamente, uno de los principales factores que controlan la distribución de los organismos marinos, pero en muchos casos su efecto no es fácil de interpretar. Las plantas están limitadas al estrato marino superior, superficial, con presencia de luz útil para el desarrollo de la fotosíntesis, por su necesidad de disponer de aquella para obtener energía. Los animales son más numerosos en el citado estrato, o muy próximo a él, porque cerca del mismo obtienen su comida, directa o indirectamente, de los productores primarios, como son las algas. Debajo de la zona superficial productiva, los animales dependen casi exclusivamente del

alimento que se sumerja desde arriba, el cual llega en menor cantidad a las zonas más profundas, dado que una parte bastante grande del material asimilable se descompone en el camino de bajada. En general, a medida que el nivel es más profundo, el alimento disponible es menor y la población disminuye. Sin embargo, no se poseen muchos conocimientos acerca de la distribución de las formas batipelágicas, pero parece ser que la población tiende a congregarse en determinados niveles. No obstante, algunos de estos organismos no se establecen de una forma constante en un determinado nivel, experimentando desplazamientos verticales que, obviamente, están relacionados con los cambios de iluminación. Este último aspecto concierne a las **migraciones verticales**.

Parece claro que, en la mayor parte de los océanos, tanto en las aguas profundas como en las próximas a las costas, existen numerosos y variados organismos que pueden migrar verticalmente con un ritmo diario. Hay diferencias de profundidad a través de las cuales se mueven las distintas especies, ascendiendo y descendiendo a diferentes velocidades, pudiéndose determinar el tiempo justo en el que realizan sus movimientos. Asimismo, las mismas especies pueden tener comportamientos diferentes en las distintas áreas y a diferentes tiempos, pero existe, al menos, una cierta coincidencia en el comportamiento general. Durante el día, cada especie parece reunirse en un determinado nivel. Poco tiempo después comienzan el ascenso, que se prosigue a lo largo de todo el tiempo en que anochece. Cuando la oscuridad es total, la población reunida tiende a dispersarse, pero poco después tiende a reunirse en la superficie, y entonces realiza un rápido descenso, aproximadamente una hora después de la salida del sol, hasta que alcanza un nivel que se mantiene durante el día. Fincham (1987) describe la migración vertical del copépodo holoplanctónico *Calanus* (figura 9) como estrategia para evitar ser depredado, pues constituye el principal alimento del arenque del mar del Norte (los crustáceos, entre los que se incluyen los copépodos, son el grupo más abundante del zooplancton, constituyendo más del 90 % de la biomasa total). Mientras que por la noche asciende hacia las aguas superficiales para alimentarse de fitoplancton, al amanecer desciende hacia aguas profundas para evitar los depredadores.

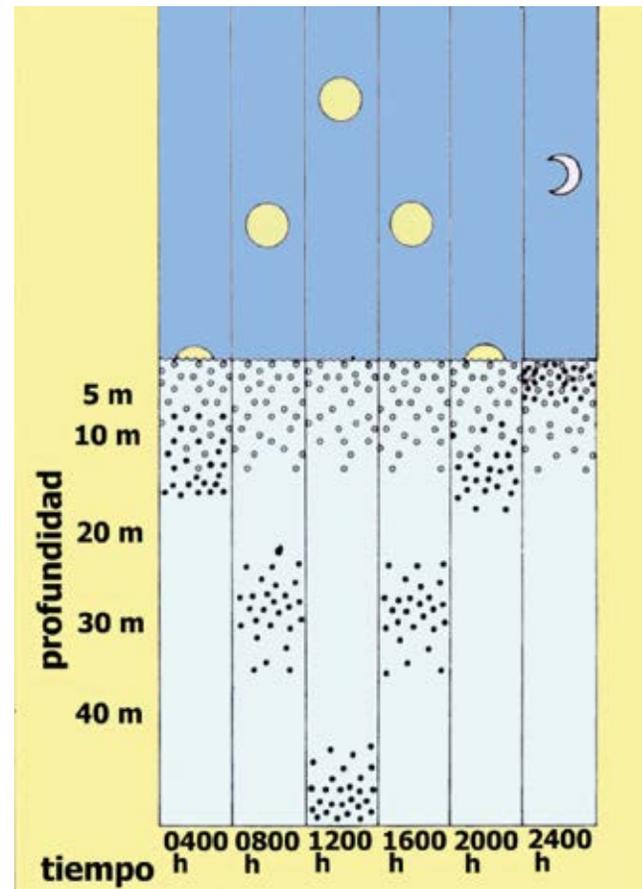


Figura 9. Migración diaria vertical de *Calanus* (círculos vacíos, fitoplancton; círculos negros, *Calanus*) (Fincham, 1987).

Existen muchos aspectos inherentes a la migración vertical que no se comprenden, pero no cabe duda de que los cambios en la iluminación juegan un papel importante en la regulación de la actividad. No se conocen otros factores que puedan ser relacionados tan directamente con estos movimientos. Sin embargo, la duración de los días y de las noches varía con la latitud y con la estación, y las migraciones están fuertemente ligadas con el amanecer y el anochecer. En latitudes altas pueden existir alteraciones diarias entre los períodos de luz y oscuridad en primavera y en otoño, pero las migraciones –y esto es significativo– no se han observado cuando la luz del día o la oscuridad persisten durante las 24 horas.

Aspectos adicionales de la influencia de la luz en la vida marina pueden consultarse en la abundante bibliografía existente al respecto (Russell-Hunter, 1973;

Fincham, 1987; Thorson, 1971; Webber y Thurman, 1991; Lalli y Parsons, 1997; Tait y Dipper, 1998; Castro y Huber, 2000; Cognetti *et al.*, 2001; Levinton, 2001; Nybakken, 2004; Brown, 2016).

7.5. El oxígeno

También es muy importante el escaso contenido en oxígeno disuelto del agua (máximo, 0,85 %) en comparación con el aire (21 %), así como el hecho de que, en el agua, el oxígeno difunde 10.000 veces más despacio que en el aire. Por lo tanto, la escasez y la gran limitación del oxígeno para difundirse en el medio acuático han provocado que, en el curso de la evolución, los organismos hayan desarrollado estructuras respiratorias (branquias) de diferente grado de complejidad (a veces muy elaboradas), diseñadas para captar tan vital elemento para la vida en condiciones de baja concentración y muy pequeña capacidad de difusión. Al respecto, conviene recordar que ningún organismo endotermo que viva en el mar (por ejemplo, los mamíferos marinos, como los delfines y las ballenas), los cuales gastan gran cantidad de oxígeno, respira directamente del agua.

El agua marina varía entre 0 y 8,5 ml/l de agua. Puede, por tanto, existir 25 veces más oxígeno por litro de aire que por litro de agua, pero, cuando el oxígeno del agua está equilibrado con el que se encuentra en el aire, la presión del oxígeno es la misma en ambos medios (Clarke, 1980). No solo por esta razón los niveles de este elemento son elevados en las aguas superficiales, sino también porque los contingentes de microalgas que prosperan en estas realizan fotosíntesis con luz diurna, produciendo más oxígeno que el consumido en la respiración (de hecho, una rápida fotosíntesis puede provocar una sobresaturación de este elemento). Durante la noche, sin embargo, el proceso se invierte y consumen más oxígeno del que producen. Es importante resaltar, no obstante, que el balance final se inclina a favor de un excedente de oxígeno en las aguas superficiales; es decir, que durante las 24 horas del día se produce más oxígeno del que se consume en la respiración, aunque esta se efectúe durante todo ese tiempo y, sin embargo, la fotosíntesis acontezca durante aproximadamente la mitad del mismo. Esto ocurre también con las plantas

terrestres, de ahí la importancia del mundo vegetal, en su conjunto, para el mantenimiento de la vida en nuestro planeta. Por otra parte, las algas marinas, como las plantas terrestres, contribuyen a mantener los niveles de oxígeno atmosférico y oceánico, al poseer capacidad de acelerar o de frenar el proceso fotosintético en función de las cantidades de CO₂ y de oxígeno que existan disponibles en su entorno, lo cual tiene gran repercusión en el equilibrio de los intercambios de ambos gases entre la hidrosfera y la atmósfera. De hecho, la mayoría de las plantas, experimentalmente, aumenta su velocidad de fotosíntesis si se incrementa la concentración de CO₂, o bien si la de oxígeno es reducida en su medio. La capacidad reguladora de las plantas de los niveles de CO₂ y de oxígeno planetarios confiere a estos organismos, por tanto, una importancia absoluta en el mantenimiento de la vida en la Tierra, de ahí la honda preocupación que provoca a los conocedores de estos aspectos los incendios forestales, la tala desmedida de los bosques y, consecuentemente, la progresiva pérdida de «espacio verde» en nuestro planeta. No obstante, el fitoplancton marino (y, en menor grado, las macroalgas y las fanerógamas marinas) y las plantas terrestres, junto al sistema de carbonatos oceánico, protagonizan una sinergia muy eficaz en la eliminación de CO₂ de la atmósfera. Al respecto, el progresivo aumento del consumo de combustibles fósiles, junto al descenso del cinturón vegetal terrestre (lo que amenaza seriamente la capacidad planetaria de reciclaje del CO₂), conlleva la rotura del equilibrio al que se ha hecho referencia, por lo que es asumible un progresivo incremento de este gas, con las consecuencias ya conocidas del aumento gradual de la temperatura en nuestro planeta.

Como el oxígeno es más soluble en agua fría que en agua caliente (dado que, como imponen las leyes físicas, la disolución de un gas en un líquido es inversamente proporcional a la temperatura; es decir, cuanto más caliente es un líquido menos gas se disuelve en él y viceversa), el contenido en la superficie del agua es normalmente mayor en altas latitudes que en las proximidades del ecuador, y los movimientos de las aguas frías superficiales en los polos llevan agua con gran contenido en oxígeno hacia el fondo de los grandes océanos. Stommel (1958), Beer (1997), Kennish (2001) y Millero (2013), entre otros autores, aportan información

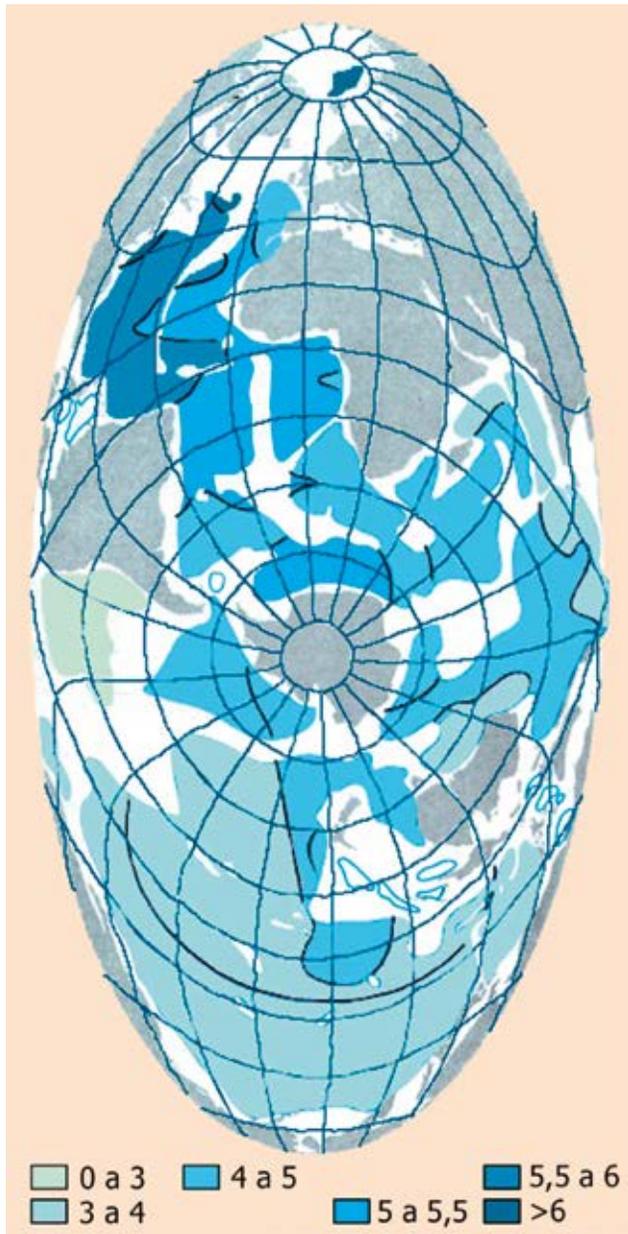


Figura 10. Niveles de oxígeno a 400 m de profundidad. Los números indican mililitros de oxígeno por litro de agua. Las áreas donde la profundidad es menor de 4.000 m se representan en blanco (Stommel, 1958).

complementaria sobre la difusión y la distribución del oxígeno en las aguas oceánicas.

Por lo expuesto, las capas profundas del agua del mar devienen bien oxigenadas, no estando el oxígeno uniformemente distribuido según la profundidad, existiendo en algunas áreas capas de contenido mínimo

en oxígeno a profundidades entre 400 y 1.000 m. Esto es más evidente en las bajas latitudes, donde el agua a 400-500 m se ha encontrado, en algunas ocasiones, completamente libre de oxígeno. No se conocen las verdaderas razones de este fenómeno, pero las zonas de contenido mínimo de este elemento aparecen a menudo bien pobladas, por lo que la causa de la ausencia del oxígeno puede ser la gran cantidad de animales y de bacterias que respiran en aguas donde se produce una circulación muy pequeña. Stommel (1958) aportó una de las primeras cartografías de los niveles profundos de oxígeno (400 m de profundidad) existentes en los océanos del mundo (figura 10).

En definitiva, se sabe que la mayoría de las aguas contienen más oxígeno del necesario para los organismos que viven en ellas. Sin embargo, existe una excepción notable: el mar Negro. Como muchos de los lagos de agua dulce, este mar está fuertemente estratificado, de tal forma que no hay mezcla de aguas superficiales con profundas. Por esta razón, solo hay oxígeno desde la superficie hasta los 150-200 m; a mayores profundidades no lo hay y el agua está saturada de sulfuro de hidrógeno, por lo que, a excepción de una rica flora bacteriana, las aguas profundas del mar Negro constituyen un escenario abiótico. Por ello, la producción de plancton y las complejas redes tróficas que dependen de ella solo tienen lugar en la capa oxigenada (Thorson, 1971).

En las aguas costeras también, algunas veces, existe deficiencia de oxígeno. Si el lecho submarino está densamente poblado, los últimos 10-15 cm del agua tienen un contenido de oxígeno muy reducido. También hay deficiencias de oxígeno en las densas praderas marinas que crecen en las zonas poco profundas y tranquilas. En los días de verano sin viento y de mareas muy atenuadas, poco antes de la salida del sol, el oxígeno puede ser completamente deficitario debido a su consumo (respiración) por las plantas y los animales durante la noche. Los organismos móviles, como peces y crustáceos, resuelven este problema abandonando las praderas marinas durante la noche, pero muchos animales sedentarios tienen que ser capaces de mantenerse, desde un punto de vista fisiológico, en baja tensión de oxígeno, hasta que la pradera y las microalgas que viven en ella empiecen a producir este de nuevo con la salida del sol.

Información complementaria sobre la incidencia del oxígeno en la vida marina puede consultarse en las obras de Thorson (1971), Lalli y Parsons (1997), Tait y Dipper (1998), Castro y Huber (2000), Cognetti *et al.* (2001), Guerra-García (2001), Levinton (2001) y Nybakken (2004).

7.6. El dióxido de carbono

La concentración de CO₂ en los sistemas atmosférico y de agua dulce es aproximadamente igual, del 0,03 % (Clark, 1980). Sin embargo, la abundancia en el agua marina de iones fuertemente básicos, como sodio, potasio y calcio, propicia una ligera alcalinidad de aquella (generalmente, el pH del agua del mar oscila entre 7,5 y 8,4 y sus valores más altos se obtienen en las capas superficiales, donde el CO₂ es utilizado para la fotosíntesis) y, por tanto, posibilita que exista una gran cantidad de CO₂ en solución, entre el 3 y el 6 %; es decir, más de 100 veces la concentración de CO₂ del aire. Esto es de gran trascendencia biológica, ya que el CO₂ es material de primer orden en la fotosíntesis. En condiciones naturales, el crecimiento de las plantas del mar está probablemente limitado por la cantidad de CO₂.

Además, teniendo en consideración los volúmenes relativos del océano y de la atmósfera, se ha estimado que en los mares existe una concentración 50 veces mayor de CO₂ que en el aire (Rubey, 1951; Thorson, 1971). El océano es, por ello, el gran depósito mundial de CO₂ disponible, y esta fuente marina se encarga de regular la concentración de este en el aire, exactamente al contrario de lo que sucede con el oxígeno (Clarke, 1980). El ciclo biológico del carbono, así como sus balances aproximados en gigatoneladas, se exponen, respectivamente, en las figuras 11 y 12. El CO₂ de la superficie del agua tiende a estar en equilibrio con el CO₂ atmosférico, de ahí la importancia de los océanos como reguladores de la cantidad de CO₂ en la atmósfera. No obstante, la mayor parte de las moléculas de CO₂ que se disuelve en el agua forma ácido carbónico (H₂CO₃), el cual constituye un reservorio de carbono inorgánico. Las moléculas de este ácido tienden a disociarse, según el grado de acidez o alcalinidad del agua, en iones bicarbonato (HCO₃⁻¹) e iones carbonato (CO₃⁻²). En el agua de mar, el ion bicarbonato, bastante soluble, es la forma más

común y contiene concentraciones equivalentes a 0,03-0,06 cm³ de CO₂/cm³ de H₂O, lo que explica el porcentaje de 3-6 % antes referido y, por tanto, la mayor concentración de este gas en el agua marina que en el aire. Por otro lado, la presencia de sales fuertes con ácidos débiles, como carbónico y bórico, confiere al agua del mar una apreciable capacidad tampón. Margalef (1974), Tait y Dipper (1998), Kennish (2001) y Millero (2013), entre otros autores, aportan datos adicionales sobre aspectos fisicoquímicos del CO₂ en las aguas oceánicas.

Las constantes de disociación del equilibrio están influenciadas por la temperatura, la presión y la salinidad. El incremento de la temperatura o de la presión produce una ligera disminución del pH. A grandes profundidades, la disminución del pH debido a la presión puede ser causa suficiente de la aparición de algunas formas de carbonato cálcico, que no son constituyentes normales de los sedimentos por debajo de los 6.000 m (Pytkowicz, 1968; en Tait, 1987).

La alcalinidad del medio, unida a la evaporación, determina también la precipitación de **carbonatos**. El carbonato cálcico es de gran importancia en las algas y animales marinos. Respecto a las primeras, el carbonato cálcico influye en el mantenimiento de las propiedades del protoplasma periférico, en la formación de coloides y materiales de la pared celular y en la precipitación masiva (característica de las algas coralinas). En cuanto a los segundos, el carbonato cálcico puede ser precipitado por los animales en la formación de partes de su esqueleto, de caparazones y de espículas. En este sentido, cabe constatar que las calcificaciones aparecen en función de la temperatura, abundantemente en los mares tropicales, y contribuyen a la ecología y a la floración de los arrecifes.

Como el CO₂ es material de vital importancia para la fotosíntesis, la abundancia de este en el mar resulta relevante. Sin embargo, su velocidad de difusión a través del agua calma es miles de veces menor que en el aire, situación aún más extrema para el ion bicarbonato, de difusión aún más lenta. Por ello, la fotosíntesis en la vegetación marina puede estar limitada, más que por la concentración de iones bicarbonato, por la capacidad de difusión de estos y por la barrera local a la difusión

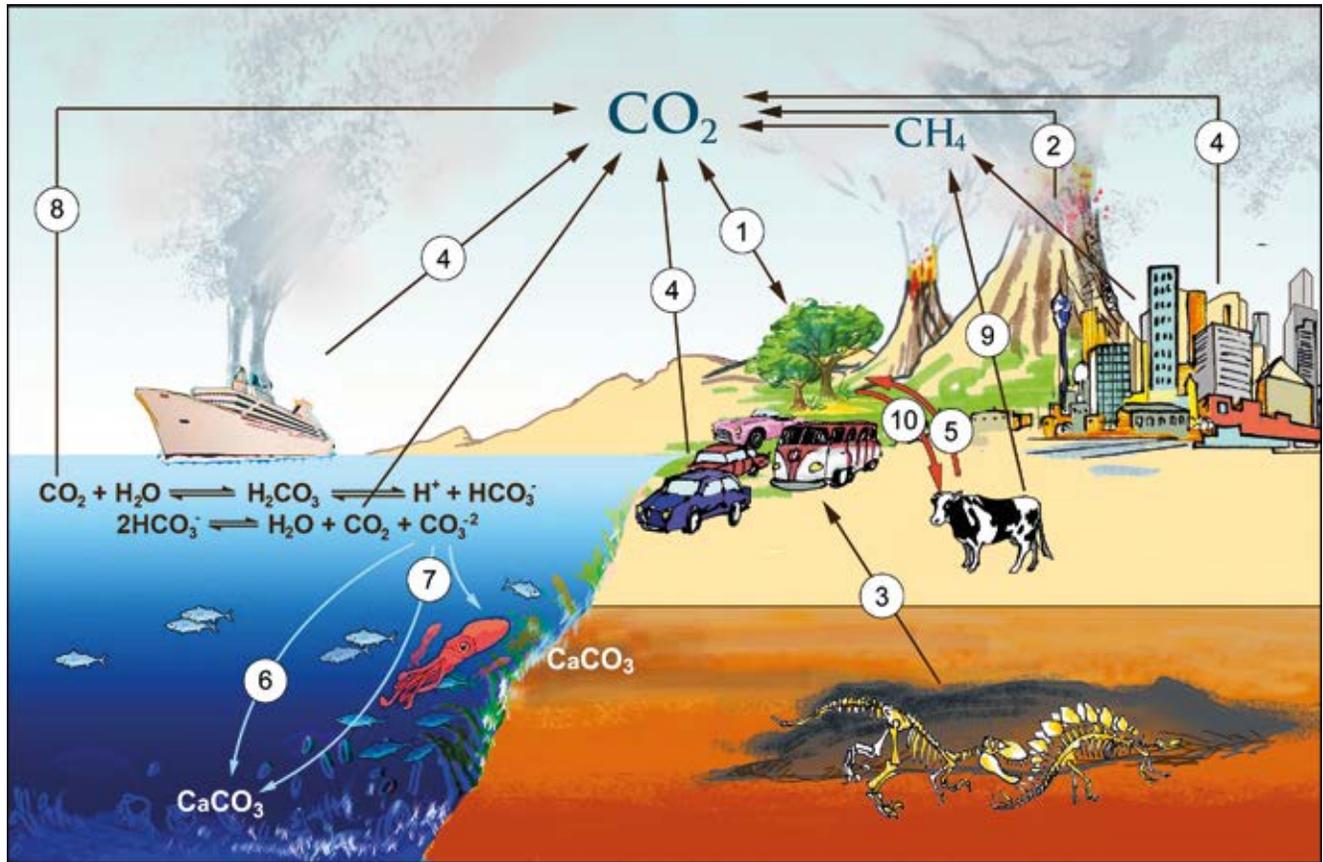


Figura 11. El ciclo biológico del carbono. El esquema muestra que el CO₂ de la hidrosfera y de la atmósfera constituye la fuente primaria de carbono, que puede ser incorporada al ciclo bioquímico de este elemento. Entre estos dos sistemas se produce intercambio físico de CO₂ (8), ya que este se disuelve fácilmente en el agua (de hecho, los océanos contienen mucho más CO₂ que la atmósfera; en estado de disolución, al menos 50 veces más). El reciclado del carbono también tiene lugar con la disolución y la precipitación de compuestos carbonatados (6), como la piedra caliza y la colomita. Además, bajo la forma de carbonatos, una importante cantidad de carbono forma parte de los esqueletos, las conchas y los caparzones de muchos organismos (7). La fotosíntesis (1) y la respiración (5) también están implicadas en el ciclo del carbono, ya que mediante la primera –que usa luz como fuente de energía– se fija el CO₂ del aire o del agua, sintetizándose compuestos orgánicos (de esta forma queda incorporado el carbono), y mediante la segunda –que utiliza el oxígeno como último aceptor de electrones– parte del carbono es cedido al aire o al agua en forma de CO₂, lo que también sucede al morir los organismos, a través de la descomposición bacteriana de sus cadáveres. La conversión de compuestos de carbono sintetizados por las plantas en otros compuestos orgánicos sintetizados por los animales, a través de la ingestión de aquellos, constituye un paso más de la movilidad del carbono (10). La metanogénesis (9), mediante la cual algunas bacterias anaeróbicas transforman el CO₂ y el carbono orgánico en metano (CH₄), constituye otra fuente de carbono a la atmósfera (el metano es un importante gas invernadero y está contribuyendo al calentamiento del clima terrestre; a su incremento en la atmósfera ha contribuido la elevada producción de este gas por las bacterias intestinales del ganado y por las bacterias anaeróbicas de los arrozales). Por otro lado, muchos restos orgánicos originan los carbones y el petróleo (3), cuya combustión (4) origina CO₂, constituyendo otra fuente de incorporación de carbono a la atmósfera. Fenómenos naturales, como las erupciones volcánicas (2), también proveen a la atmósfera de CO₂ (García-Gómez *et al.*, 1997b).

de la «capa límite» de agua calma, la cual poseen todas las plantas acuáticas por toda su superficie.

No obstante, debido a que el CO₂ resulta continuamente abastecido por la respiración de plantas y de animales, puede, en algunos casos, alcanzar concentraciones tóxicas. Así, por ejemplo, en los charcos intermareales muy poblados, los efectos de la oscuridad durante la

marea baja pueden ser muy graves para los organismos que viven en ellos.

Información adicional sobre la influencia del CO₂ en la vida marina es recogida en numerosos textos de carácter académico (Clarke, 1980; Lalli y Parsons, 1997; Tait y Dipper, 1998; Castro y Huber, 2000; Cognetti *et al.*, 2001; Levinton, 2001; Nybakken, 2004).

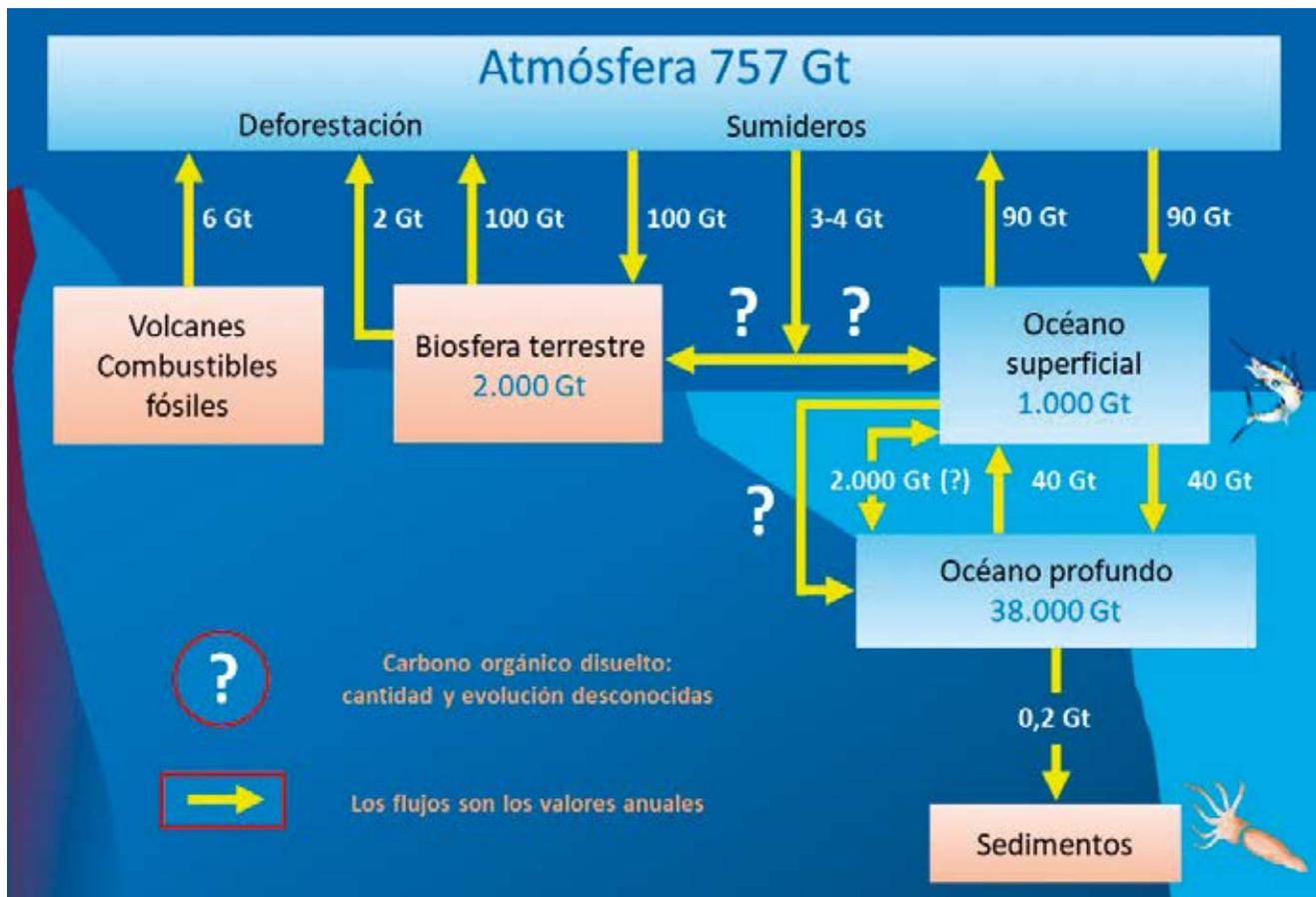


Figura 12. Balances aproximados del ciclo biológico del carbono. Las cifras expuestas en el esquema sobre el ciclo del carbono (expresadas en Gt/año) y sus diferentes compartimentos (expresadas en gigatoneladas) pretenden ser solo indicativas, ya que suelen variar según las fuentes consultadas (adaptado de García-Gómez *et al.*, 1997b).

7.7. La presión hidrostática

La presión hidrostática se incrementa con la profundidad, aproximadamente 1 atm/10 m. En las profundas fosas oceánicas, la presión excede de las 1.000 atm. Sin embargo, el agua es muy poco compresible, por lo que estas enormes presiones son suficientes para producir una ligera compresión adiabática del agua del fondo, produciéndose un incremento medible de la temperatura. En algunas áreas, las temperaturas medidas a niveles de entre 4.000-10.000 m demuestran una variación de hasta 1 °C. La columna de agua no es estable a causa de la temperatura alcanzada en los niveles inferiores como resultado de la compresión, no disminuyendo la densidad. Las temperaturas de las aguas profundas se expresan con frecuencia como «**potenciales de temperatura**», que aluden a la temperatura a la

que estaría el agua si fuese llevada a la presión atmosférica sin intercambio alguno de calor (figura 13) (Tait y Dipper, 1998).

Sin embargo, los organismos marinos se encuentran en todas las profundidades, aunque cada especie –desde un punto de vista general– está restringida a unos márgenes concretos de profundidad que pueden ser muy estrictos (**especies estenobáticas**) o muy amplios (**especies euribáticas**). Normalmente, resulta muy difícil llegar a conocer hasta dónde se extiende esta limitación debida a la presión, ya que también existen otros parámetros fisicoquímicos implicados en la distribución en profundidad, como son la temperatura y la iluminación. Pero, sin duda, el gradiente de presión puede jugar también un importante papel. A este respecto, los organismos que viven en las capas superficiales del mar

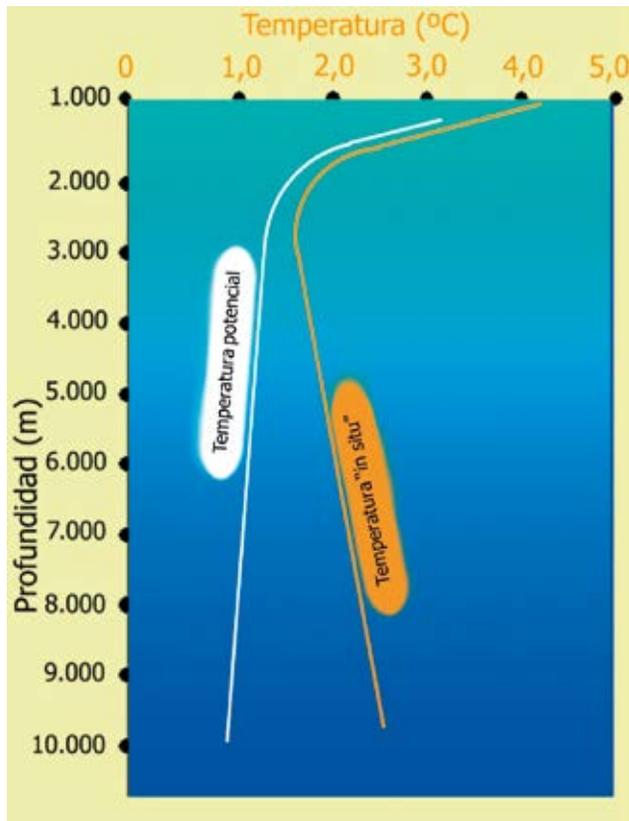


Figura 13. Efecto de la presión sobre la temperatura. Comparación entre la temperatura *in situ* y la temperatura potencial en aguas profundas (adaptado de Tait y Dipper, 1998).

pueden morir si se les somete a las altas presiones de las profundidades abisales. Alternativamente, los organismos que habitan las grandes profundidades pueden morir también si se les somete al proceso contrario; por ejemplo, los cultivos de bacterias de las aguas profundas

deben estar sometidos a elevadas presiones en las cámaras de cultivo. Es evidente, por otra parte, que los seres marinos están adaptados para valores de presión particulares en cada caso. No obstante, por razones fundamentalmente físicas, parece razonable suponer que a los organismos marinos que no tienen cavidades llenas de algún gas no les afecta significativamente la presión, debido a que los líquidos son muy poco compresibles.

La presión puede influir en la velocidad del metabolismo, en la reproducción, en la orientación (tanto horizontal, respecto a las corrientes, como vertical, en cuanto a la profundidad) y en el comportamiento de muchos organismos, entre otros aspectos a considerar, pero sus efectos fisiológicos ofrecen numerosas lagunas de conocimiento.

Finalmente, la adaptación que, respecto a la presión, manifiestan algunos mamíferos marinos (focas, cachalotes, etc.) que prospectan aguas profundas, obedece a mecanismos fisiológicos complicados (disminución del metabolismo, «redes admirables», etc.), algunos de los cuales son mencionados más adelante (ver capítulo «Adaptaciones a la vida marina: generalidades»).

Autores como Margalef (1974), Thorson (1971), Webber y Thurman (1991), Denny (1993), Lalli y Parsons (1997), Tait y Dipper (1998), Castro y Huber (2000), Cognetti *et al.* (2001), Levinton (2001), Nybakken (2004) y Brown (2016) abordan diferentes aspectos relacionados con la presión hidrostática y su influencia en los organismos marinos.