

1. AUMENTO DE LA RADIACIÓN ULTRAVIOLETA: IMPACTO SOBRE LOS OCÉANOS POLARES

Susana Agustí

Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA)
Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC)-Universidad de las Islas Baleares (UIB)
Esporles, Mallorca, España



1.1. LA RADIACIÓN ULTRAVIOLETA Y LA CAPA DE OZONO TERRESTRE

HACE MÁS DE 3.000 MILLONES DE AÑOS, las cianobacterias que poblaban los océanos cambiaron la composición de la atmósfera, al producir oxígeno que se fue acumulando en la atmósfera y que al alcanzar la estratosfera se transformó en ozono. Así se explica actualmente el origen de la capa de ozono atmosférica, que, dada la capacidad de este gas para absorber la radiación ultravioleta (UV), permitió el desarrollo de la vida sobre la superficie del planeta Tierra.

Una vez en la estratosfera, el oxígeno se ve expuesto a la alta radiación solar que se recibe en las capas altas de la atmósfera. La elevada energía de la radiación ultravioleta recibida en la estratosfera desnaturaliza la molécula de oxígeno (O_2) en átomos de oxígeno (O), y los átomos de oxígeno reaccionan a su vez con moléculas de oxígeno formando ozono (O_3). La misma radiación ultravioleta disocia el ozono en átomos de oxígeno, que pueden volver a interaccionar para formar oxígeno molecular y ozono, de modo que la formación del ozono en la estratosfera es un proceso muy dinámico. Este proceso se resume en una serie de ecuaciones, conocidas como ecuaciones de Chapman, que explican los fenómenos que ocurren en la estratosfera relativos a la formación y disociación de ozono y de moléculas y átomos de oxígeno. En la capa más exterior de la estratosfera, la de mayor altitud, predomina el oxígeno atómico, ya que la radiación solar es mucho más elevada (mayor disociación); en el interior de la estratosfera, sin embargo, la radiación solar ha sido más absorbida, por lo que prevalece la formación de ozono, que muestra su máxima concentración a unos 20 km de altitud; por su parte, en la capa más inferior de la estratosfera, la más cercana al suelo, la radiación ultravioleta es muy baja, ya que la capa de ozono la ha absorbido, y domina el oxígeno molecular, siendo muy escasa la formación de ozono.

La capa de ozono sigue protegiendo en la actualidad la superficie terrestre y de los océanos de este planeta de la alta radiación ultravioleta que se recibe sobre la atmósfera, ya que este gas absorbe la radiación comprendida entre 240 y 320 nm,

◀ **Foto 1.1: Icebergs y arco iris.** Este arco iris formado entre los hielos antárticos pone de manifiesto que la radiación solar está compuesta por bandas de diferente color y energía. La banda menos visible de esta radiación, pero la más energética, es la ultravioleta, cuya intensidad ha aumentado en los polos como consecuencia del deterioro de la capa de ozono.

la banda que incluye longitudes de onda de la radiación solar con alta energía que, de no ser por el ozono, traspasarían la atmósfera, lo que resultaría dañino para los organismos vivos. La ozonósfera es más delgada sobre el ecuador, donde el ozono tiene una concentración de aproximadamente 260 UD (unidades Dobson), y se engrosa hacia latitudes mayores, experimentando la mayor variación estacional en los polos, debido principalmente a que la radiación solar está ausente durante el invierno polar y a que ésta se recibe, sin embargo, durante más horas en los largos días de los veranos polares.

La extensión de la capa de ozono, su grosor y su dinámica estacional (v., p. ej., Solomon 1999; Staehelin et al. 2001) constituyen uno de los temas de estudio para los químicos atmosféricos, quienes vienen realizando, entre otros trabajos, mediciones regulares en distintos lugares del planeta, como la Antártida, el océano Glacial Ártico o la estación de la localidad suiza de Arosa, en la que se efectúan controles regulares desde 1926. Los instrumentos más utilizados para medir el ozono son el espectrofotómetro Dobson y los globos sonda, más actuales, que provistos de sensores son lanzados a la atmósfera, donde a medida que ascienden van calculando la variación con la altitud de la concentración de ozono. Los satélites TOMS (del inglés *total ozone mapping spectrometer*), de los que actualmente está operativo el Earth-Probe TOMS, junto con el instrumento OMI (del inglés *ozone monitoring instrument*), este último a bordo del satélite AURA, son equipos puestos en órbita por la NASA, muy útiles para obtener una visión global de la distribución del ozono sobre nuestro planeta. Los mapas de ozono construidos a partir de los datos enviados por estos satélites están disponibles para su consulta en las correspondientes páginas web de la NASA (jwocky.gsfc.nasa.gov/eptoms/ep.html y aura.gsfc.nasa.gov/instruments/omi/index.html).

1.2. LA CONTAMINACIÓN ATMOSFÉRICA Y EL DECLIVE DEL OZONO

Las ecuaciones de formación y destrucción del ozono descritas por S. Chapman en 1930 incluían exclusivamente el oxígeno y la radiación ultravioleta (v., p. ej., Solomon 1999; Dahlback 2002). Después del trabajo de Chapman se fueron describiendo otras sustancias, presentes de forma natural en la atmósfera, que actuaban combinándose con el ozono (O_3), del mismo modo que describían las ecuaciones de Chapman, es decir, disociándolo: $X + O_3 \rightarrow XO + O_2$, donde X puede ser H, NO, OH, Cl, I y Br. La presencia natural de estos compuestos en la atmósfera y su papel en la destrucción del ozono ayudaron a explicar que los niveles de ozono fueran más bajos de lo que se predecía únicamente como resultado de las reacciones del oxígeno y la radiación ultravioleta descritas por Chapman.

En 1970, el profesor P. Crutzen describió las reacciones de disociación del ozono en las que interviene el NO. Pero, además, Crutzen puso de manifiesto un problema: que las emisiones de óxido nitroso, un gas estable de larga vida producido por



Foto 1.2: Icebergs en la Antártida. Los modelos más optimistas predicen que los valores de ozono estratosférico no se van a recuperar hasta pasado el año 2050. En la Antártida, los días soleados y luminosos traen consigo actualmente una elevada radiación ultravioleta, que puede tener efectos negativos para el desarrollo de la vida.

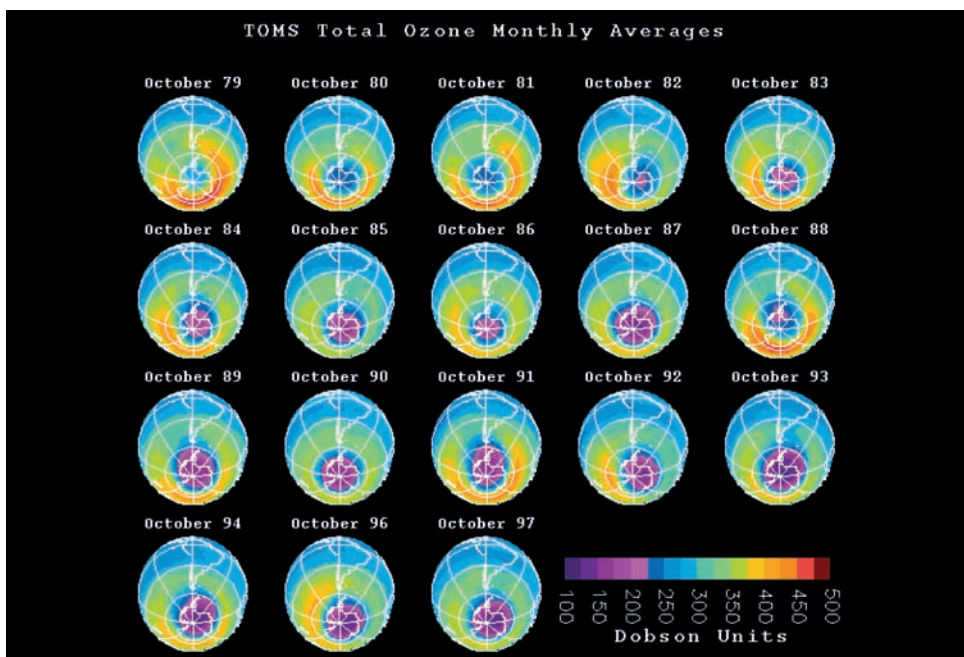
las bacterias del suelo, habían aumentado a raíz del uso de fertilizantes y podían dar lugar a un aumento del NO en la estratosfera, lo que conduciría a una reducción del ozono. A su vez, el propio Crutzen y, de manera independiente, H. Johnston identificaron que los vuelos de los aviones supersónicos contribuían también a las emisiones de NO. En 1974, Rowland y Molina describieron el papel del Cl atmosférico en las ecuaciones de disociación del O₃. Además indicaron que las emisiones de compuestos orgánicos halógenos del cloro (gases de larga vida, como los CFC utilizados en sistemas de refrigeración) podrían estar disminuyendo la concentración de ozono estratosférico. Al alcanzar la estratosfera, los CFC son disociados por la radiación UV, formándose Cl libre, que reacciona con el ozono, destruyéndolo. La teoría de Rowland-Molina fue muy discutida por la industria de aerosoles y halocarburos, que la calificó de «ciencia ficción». Sin embargo, otros investigadores añadieron pruebas de laboratorio y medidas de radicales de cloro en la atmósfera que apoyaban dicha teoría, relacionando los CFC con el deterioro del ozono. Las predicciones no eran muy optimistas: si continuaban las emisiones de CFC, la capa de ozono podría reducirse al 30-50% para el año 2050.

1.2.1. Un agujero de ozono sobre la Antártida

En los años ochenta, los científicos que estudiaban la capa de ozono en la estación británica de Halley, en la Antártida, constataron que la concentración de ozono disminuía; el descenso que midieron fue tan elevado, que pensaron que no podía deberse a una reducción real, sino a un fallo en las sondas. La llegada de nuevos instrumentos a la estación demostró que la concentración de ozono sobre la Antártida caía a valores alarmantemente bajos. En 1985, la revista *Nature* publicó el descubrimiento, por parte de Farman, Gardiner y Shanklin, del «agujero» de ozono antártico, llamado así por la enorme bajada detectada en la concentración de ozono estratosférico; este descenso se producía a finales de invierno y en primavera, y era máximo en octubre (mapa 1.1). Este descubrimiento supuso un aldabonazo para la comunidad científica, por las consecuencias que puede tener para la vida la pérdida de la capa de ozono.

El descenso en los valores de ozono no sólo se midió en la Antártida (v. p. ej., Dahlback 2002). Los datos enviados por los satélites también lo predecían, aunque estos

Mapa 1.1: Distribución de la concentración de ozono sobre la Antártida en el mes de octubre desde 1979 hasta 1997



El agujero de ozono sobre la Antártida queda bien reflejado en los mapas de distribución de la concentración de ozono (medida en unidades Dobson) construidos a partir de los datos del satélite TOMS de la NASA. En el mes de octubre se detecta sobre la Antártida la mínima concentración de ozono, la cual ha ido descendiendo notablemente desde 1984.

Fuente: NASA.

datos habían sido desechados por considerarlos erróneos, ya que la reducción en la concentración de ozono coincidió con la puesta en órbita del nuevo satélite TOMS. La serie temporal de mediciones de la capa de ozono realizadas sobre Arosa (Suiza), que registraba medidas desde el año 1926, mostraba a su vez una caída inequívoca en la concentración de ozono a partir de 1980, que ha seguido disminuyendo a una tasa aproximada de 2,9% por década. La conclusión fue que la ozonósfera se estaba deteriorando. A esto ayudó la constatación de que en otras latitudes estaba descendiendo la concentración de ozono. La serie temporal de Arosa indicaba que el ozono se había mantenido relativamente estable en la estratosfera durante largos periodos de tiempo. El deterioro de la capa de ozono era, por tanto, una realidad global. Mediante el tratado conocido como Protocolo de Montreal, firmado en 1987, los distintos Gobiernos acordaron reducir las emisiones de CFC, enormemente restringidas desde entonces. Crutzen, Molina y Rowland ganaron el Premio Nobel de Química en 1995 por su trabajo sobre el ozono estratosférico.

1.2.2. La situación actual: las predicciones y el calentamiento global

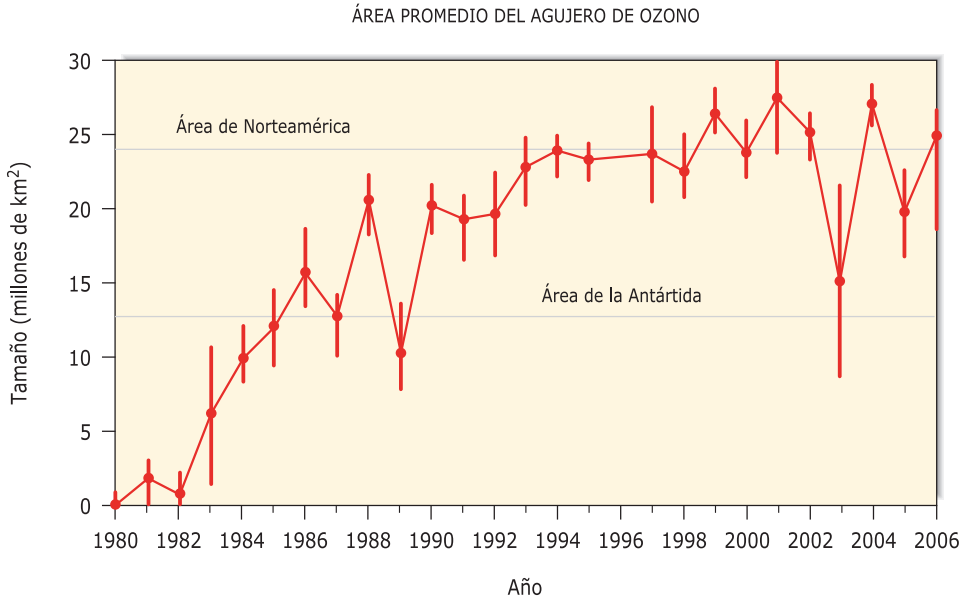
Tras el Protocolo de Montreal se consiguió detener el declive en la concentración de ozono estratosférico. Sin embargo, todavía no se han recuperado los niveles de este gas existentes en la estratosfera antes de comenzar dicho declive en los años setenta. Las predicciones actuales, basadas en el ritmo al que desaparecen los CFC de la atmósfera, indican que los niveles de ozono de los años sesenta o setenta no se recuperarán antes del 2050-2065 (Weatherhead y Andersen 2006). Si esto es así, el aumento de la radiación UV que incide sobre la superficie terrestre y oceánica se mantendrá durante al menos 80 años desde que comenzó el deterioro, lo que puede suponer un impacto considerable cuyas consecuencias son difíciles de pronosticar. Recientemente, las predicciones sobre la recuperación del ozono se han cuestionado (Shindell, Rind y Lonergan 1998; Weatherhead y Andersen 2006) por considerarse que existe una gran incertidumbre, debida, por un lado, a que se siguen emitiendo a la atmósfera sustancias contaminantes susceptibles de destruir el ozono –como el óxido nitroso y otros nuevos compuestos que van apareciendo cada año para distintos usos– y, por otro lado, al hecho de que el calentamiento global generado por la acumulación de gases de efecto invernadero en la atmósfera también puede estar influyendo sobre la falta de recuperación del ozono. El calentamiento de las capas bajas de la atmósfera tiene un efecto adverso sobre la capa de ozono, ya que la temperatura de la troposfera influye sobre la de la estratosfera: cuanto más calor se acumula en la troposfera, más se enfría la estratosfera; y cuanto más fría es la estratosfera, más ozono se pierde en esta capa (Shindell, Rind y Lonergan 1998).

Como resultado de todo ello, en las áreas polares y en latitudes intermedias no se ha recuperado la concentración de ozono, que muestra valores inferiores a los existentes antes de las emisiones de CFC. En las áreas polares, donde la concentración



Foto 1.3: Masas de hielo en aguas libres. El aumento de la radiación ultravioleta en los polos, especialmente elevada en la Antártida, está reduciendo la productividad biológica de sus aguas.

de ozono sufre una enorme estacionalidad, se sigue formando cada invierno-primavera un agujero de ozono, que tiene una dimensión enorme sobre la Antártida. El declive del ozono y la magnitud del agujero de ozono son mayores sobre la Antártida que sobre el océano Glacial Ártico. Esto se debe a que la concentración natural de este gas tiende a ser más baja sobre la Antártida que sobre el Ártico como consecuencia de las diferencias topográficas. El Ártico es un océano helado rodeado de continentes, mientras que la Antártida es un continente helado rodeado de océano. Esto tiene una gran importancia en la circulación atmosférica –incluida la de la estratosfera– que se genera sobre los dos polos. Al llegar el invierno, la falta de radiación solar en los polos provoca una disminución en la dinámica de producción-destrucción del ozono, cuya concentración puede entonces verse influida por la circulación de las masas atmosféricas. La falta de radiación solar da lugar a un enfriamiento del aire en los polos, de modo que se produce un fuerte gradiente de temperatura que origina una enérgica circulación del aire en dirección este-oeste, que circunda las áreas atmosféricas polares. Este torbellino, conocido como vórtex, impide que el aire rico en ozono de latitudes inferiores penetre en el interior, aislando la atmósfera sobre los polos. Pero mientras que el vórtex es muy fuerte sobre la Antártida, no lo es tanto sobre el océano Glacial Ártico, donde sufre frecuentes perturbaciones que permiten la penetración de aire rico en ozono procedente de latitudes inferiores. Por ello, aunque la concentración de ozono ha disminuido sobre el Ártico, no siempre se desarrolla un agujero de ozono sobre esta zona. Por

Gráfico 1.1: Evolución del tamaño del agujero de ozono sobre la Antártida desde 1979, cuando no existía, hasta el presente

El gráfico muestra la media durante el mes de octubre de cada año del área del agujero de ozono antártico, identificado como las zonas donde su concentración no excede las 220 unidades Dobson. Las líneas verticales marcan las extensiones mínima y máxima. Las líneas horizontales corresponden al área del continente antártico —a la que superó a partir de 1990— y a la de Norteamérica —a la que rebasa en la actualidad—.

el contrario, el agujero de ozono sobre la Antártida es persistente en la actualidad, con un mínimo en los valores de ozono en octubre, coincidiendo con la primavera austral. El agujero de ozono antártico mostró su dimensión máxima en octubre de 2006, según indican los registros realizados desde los años ochenta, cuando no existía (gráfico 1.1), y además se detectó un mínimo de concentración con respecto a los valores observados en los años anteriores, lo que ha constatado que sigue sin haber signos de recuperación de la capa de ozono.

El calentamiento global ya no es una predicción, sino que en la actualidad se ha convertido en una realidad. Este calentamiento está afectando enormemente a las áreas polares, las más sensibles a los cambios globales en la temperatura, como se explica en otros capítulos de este libro. Es importante tener en cuenta que la situación actual de disminución en los valores del ozono, que repercute especialmente sobre las áreas polares, implica que el impacto del calentamiento global y del deshielo en los polos está ocurriendo en un ambiente sometido a alta radiación UV. El impacto combinado de alta radiación UV, deshielo y aumento de la temperatura ambiente todavía se desconoce.

1.3. AUMENTO DE LA RADIACIÓN UV SOBRE LAS ÁREAS POLARES

Las condiciones climatológicas en las áreas polares son extremas para el desarrollo de la vida, no sólo en lo referente a las bajas temperaturas, sino también en lo relativo a la carencia de agua líquida, que determina que los polos sean zonas desprovistas de vegetación y las convierte en desiertos de hielo. Los océanos polares son, sin embargo, un medio menos extremo, con una menor variación de la temperatura, que en las aguas polares oscila entre aproximadamente +5 y -2,3 °C, lo que representa un ambiente más estable para la vida que el terrestre. Además, las aguas polares son muy ricas en nutrientes, lo que favorece la proliferación del plancton. Así, la vida en los polos se desarrolla en los océanos, siendo éstos la base de la alimentación de las aves y los grandes mamíferos que allí habitan. Por esta razón, los impactos sobre los océanos polares tienen grandes consecuencias para el desarrollo y mantenimiento de todo el sistema.

La evidencia del incremento de la radiación UV sobre los ecosistemas polares urge a cuantificar su impacto. Se estima que por cada 1% de reducción del ozono estratosférico aumentará un 1-2% la transmisión de luz ultravioleta B a la superficie terrestre (v. p. ej., Dahlback 2002). Sin embargo, para valorar el impacto de la radiación UV en estos ecosistemas, no sólo hay que considerar la radiación incidente, sino que es preciso conocer cuáles son las dosis efectivas que reciben los organismos y cuál es la sensibilidad de éstos a dicha radiación.

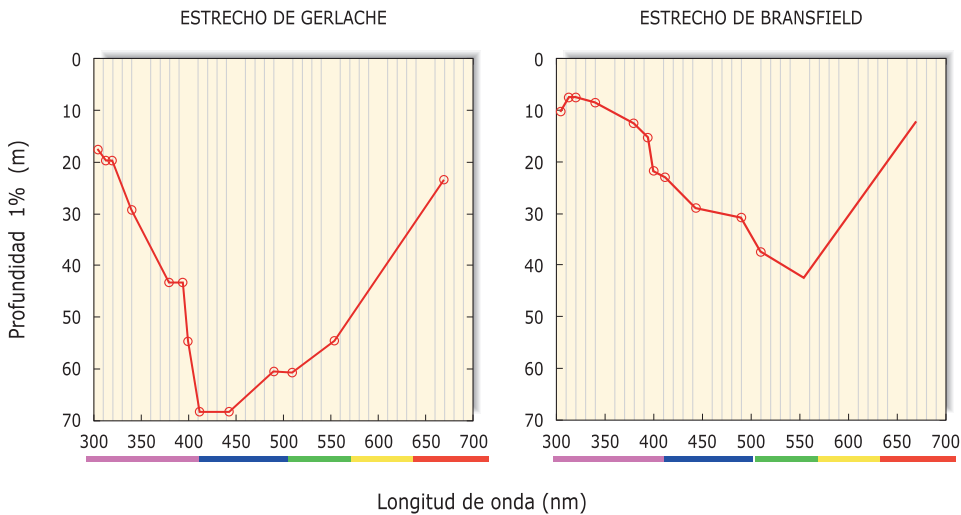
Diversos procesos de absorción y reflexión de la radiación UV pueden actuar generando una gran variación en las dosis recibidas en un lugar y por un organismo concreto. La intensidad de esta radiación varía con la inclinación solar y, por tanto, con la latitud, la estación del año y la hora del día, recibándose el 60% entre las 10 y las 14 horas. La cobertura de nubes –que absorben la radiación ultravioleta– puede influir sobre las dosis, aunque hay que tener en cuenta que sólo las nubes muy densas representan un filtro efectivo, pudiendo penetrar hasta el 90% cuando la cobertura es poco densa. La concentración de aerosoles en la atmósfera también interviene, ya que éstos absorben la radiación UV. Las dosis de esta radiación varían asimismo con la altitud, incrementándose en un 10-12% con cada elevación de altitud de 1.000 m. A su vez, distintas superficies tienen distinta capacidad para reflejar la radiación ultravioleta; así, mientras que la Tierra refleja un 25%, la nieve puede reflejar hasta el 80% de la radiación UV incidente. Finalmente, la radiación ultravioleta penetra bajo el agua, por lo que puede tener igualmente un impacto importante sobre los organismos marinos.

La luz UV, al igual que la luz visible, es absorbida en los océanos por el agua, por las partículas en suspensión y por las sustancias disueltas, siendo los compuestos orgánicos de carbono los principales responsables de su atenuación submarina. Las longitudes de onda de la banda UVB, aunque contienen una mayor energía, se absorben más y penetran a menor profundidad que las de la banda UVA. Existen todavía pocas mediciones de la capacidad de penetración de la radiación UV en el

océano. Los equipos necesarios para su cuantificación bajo el agua son sofisticados y recientes, y aún hay pocos laboratorios con capacidad para evaluar la radiación ultravioleta submarina.

Las mediciones realizadas en aguas polares indican que la radiación UV puede penetrar bajo el agua hasta profundidades importantes, sobre todo en comparación con la radiación visible. Por ejemplo, durante la campaña oceanográfica española ICEPOS-2005, llevada a cabo en aguas antárticas durante el verano austral de 2005 a bordo del BIO (buque de investigación oceanográfica) Hespérides, se tomaron medidas de la radiación solar submarina en los mares de Weddell y Bellingshausen, así como en los estrechos de Bransfield, Gerlache y Antarctic. La extensión de la capa iluminada –que en oceanografía se calcula como la profundidad a la que se recibe el 1% de la luz que llega a la superficie del agua– variaba entre 10 y 70 m de profundidad en las aguas muestreadas durante el desarrollo de ICEPOS-2005. El 1% de la radiación ultravioleta penetraba entre 5 y 19 m de profundidad en la banda UVB (a 305 nm) y hasta 45 m en la banda UVA (380 nm) (gráfico 1.2). Esto significa que la radiación ultravioleta alcanza profundidades considerables en la capa iluminada de las aguas antárticas, estando presente hasta en el 50% de la extensión de la capa fótica, por lo que su impacto sobre los organismos acuáticos puede resultar significativo.

Gráfico 1.2: Profundidad (metros) a la que penetra la radiación solar en dos zonas del océano Glacial Antártico, medida durante la campaña oceanográfica española ICEPOS-2005



La línea roja representa la profundidad a la que llega el 1% de la radiación solar que se recibe en la superficie del océano, y muestra cómo varía en función de la banda del espectro (longitud de onda), identificada con los colores del espectro visible al que corresponde. Así, por ejemplo, el color violeta (300-400 nm) corresponde a la radiación en la banda ultravioleta.

Fuente: Datos de S. Agustí y M. Lladrés.

1.4. DAÑO INDUCIDO POR LA RADIACIÓN UV Y MECANISMOS DE PROTECCIÓN

La energía asociada a un fotón es inversamente proporcional a su longitud de onda; y cuanto más energía, mayor es la capacidad de daño que puede inducir la radiación UV. La banda UVC (200-280 nm) es la de mayor energía y, por tanto, la más dañina de la radiación UV; no obstante, aunque la concentración de ozono descendiera dramáticamente y la capa de ozono se redujera a unos pocos centímetros, la atmósfera todavía sería capaz de filtrar la totalidad de la radiación solar UVC incidente. La pérdida actual de ozono, sin embargo, es suficiente para ocasionar una disminución en la absorción de la luz UVB (280-315 nm), que es la banda ultravioleta principalmente absorbida por este gas, lo que ha generado un aumento de la radiación UVB que se recibe sobre la superficie terrestre. El ozono absorbe poco las bandas de mayor longitud de onda, como la banda UVA (315-400 nm), por lo que los cambios en la ozonósfera no tienen gran repercusión en la radiación UVA que llega a la Tierra. El problema para identificar la magnitud en el incremento de la radiación ultravioleta incidente sobre los océanos y ecosistemas polares proviene de la falta de datos, ya que los registros de radiación UV previos a la reducción de la capa de ozono son prácticamente inexistentes.

La radiación UVB posee una gran energía que actúa a nivel molecular, desnaturando numerosos compuestos orgánicos fundamentales para los organismos vivos. La radiación UVA se considera menos dañina, por tener menor energía, y además se le atribuye un papel importante como activador de diversos mecanismos de fotoprotección y reparación; sin embargo, puede provocar los mismos efectos perjudiciales que la luz UVB si se recibe a altas dosis.

Los daños inducidos por la radiación ultravioleta en los organismos son numerosos y diversos (v. p. ej., Roy 2000; Vincent y Neale 2000; Buma, Boelen y Jeffrey 2003; Banaszak 2003). La radiación UV desnatura el ADN de las células, molécula especialmente sensible a la luz ultravioleta, dada su capacidad de absorción en esta banda, lo que produce fallos en la transcripción y replicación, siendo capaz de generar mutaciones. También desnatura otros compuestos –como las proteínas, los pigmentos, etc.–, destruye las membranas celulares, inhibe la absorción de nutrientes por el plancton fotosintético, afecta a la movilidad y la orientación de los organismos acuáticos, inhibe la fotosíntesis y el crecimiento de los organismos planctónicos unicelulares, y causa muerte celular en el fitoplancton, lo que implica que la radiación UV puede constituir una fuente directa de pérdidas para las poblaciones de plancton (Llabrés y Agustí 2006). Además del daño directo, la radiación UV reacciona fuertemente con la materia orgánica disuelta en el océano y con otros compuestos químicos comunes en las aguas polares –como el nitrato–, lo que da lugar a la formación de las denominadas especies reactivas del oxígeno (ROS, del inglés *reactive oxygen species*). El radical hidroxilo (OH^\cdot) y el agua oxigenada (H_2O_2) son ROS, sustancias altamente reactivas y tóxicas para los organis-

mos vivos, ya que reaccionan con biomoléculas (proteínas, lípidos, ADN, etc.), modificándolas o destruyéndolas. Los ROS se forman en el agua e incluso dentro de las células de los organismos. Asimismo, la radiación UV puede aumentar el grado de toxicidad de determinados compuestos, como ocurre con algunos contaminantes persistentes, entre ellos los hidrocarburos policíclicos aromáticos, unos compuestos orgánicos derivados del petróleo cuya toxicidad se eleva tras su exposición a la radiación UV, en un proceso conocido como fototoxicidad o fotoactivación (Banaszak 2003).

Los organismos superiores tienen una mayor capacidad de generar estructuras para evitar el daño ocasionado por la exposición a la radiación UV. Sin embargo, no escapan a sus efectos dañinos. Muchos invertebrados marinos, que poseen caparazones y estructuras duras y altamente protectoras, carecen de ellos en sus estadios de huevos o larvas y, al igual que las larvas de los vertebrados acuáticos, resultan muy sensibles a la radiación UV en estas etapas. En vertebrados acuáticos, como los peces, también se han descrito daños promovidos por la radiación UV. Por ejemplo, se han detectado cataratas propiciadas por la radiación UV en los ojos de algunos peces. Además se han identificado quemaduras solares en la piel, comunes en peces de alta montaña o que crecen en jaulas de acuicultura, pues se ven sometidos a una mayor exposición a la radiación UV; estas quemaduras, aunque no son mortales en sí mismas, elevan enormemente en los peces la probabilidad de padecer infecciones, lo que puede ocasionarles la muerte, por efecto indirecto de la radiación UV (v., p. ej., Zagarese y Williamson 2000; Leech y Johnsen 2003).

Aunque actualmente exacerbada, debido a la reducción del ozono, la exposición a ciertos niveles de UV es natural para los organismos que habitan la Tierra desde el inicio de la vida. Millones de años de evolución han permitido que las especies desarrollen mecanismos para minimizar los efectos nocivos de la radiación UV, que serán eficientes a determinados niveles de radiación y en determinadas dosis de exposición.

1.4.1. Cómo evitar la exposición a la radiación UV: las migraciones del plancton

En los océanos solamente recibe radiación solar la capa superficial, y esta capa fótica alcanza una profundidad máxima de 200 m en las aguas más transparentes del planeta. Es decir, la zona oscura del océano representa miles de metros y constituye un refugio seguro para los organismos frente a la radiación UV. Así pues, uno de los mecanismos de protección que pueden utilizar las especies acuáticas consiste en evitar la exposición a la radiación UV (v., p. ej., Leech y Johnsen 2003). En los organismos acuáticos resultan comunes las migraciones en la columna de agua y otros comportamientos similares que responden a la luz. Por ejemplo, el

zooplancton realiza migraciones diarias a la zona oscura de la columna de agua y sólo sube a comer durante la noche a la capa superficial, donde crece el plancton fotosintético. Estas migraciones en la columna de agua son tan comunes y extendidas, que se han desarrollado numerosos comportamientos de predación asociados a las migraciones. Muchas especies acuáticas están provistas, por tanto, de receptores para detectar la luz y la radiación ultravioleta, con comportamientos fototácticos, negativos o positivos, e incluso poseen lo que se conoce como visión de UV. Numerosos organismos, entre ellos los peces, tienen visión en longitudes de onda de la banda UVA y UVB, lo que parece útil para la navegación y la comunicación, así como para la identificación de las presas, especialmente de aquellas que se han enriquecido en sustancias protectoras frente a la radiación UV, las cuales son absorbidas en grandes cantidades en estas bandas. La visión de UV, sin duda, también ayuda a identificar y evitar las profundidades donde penetran las longitudes de onda dañinas de la banda ultravioleta del espectro solar (Leech y Johnsen 2003).

1.4.2. Sistemas de protección y reparación

No todos los organismos acuáticos poseen movilidad ni capacidad para elegir su posición en la columna de agua. Éste es el caso del plancton fotosintético, que tiene necesidad de absorber la luz en el rango visible para realizar la fotosíntesis y está obligado a permanecer en la capa del océano iluminada y expuesta a la radiación solar y a sus bandas de radiación UV. Para estos organismos (foto 1.4), la única defensa consiste en desarrollar mecanismos de protección, los cuales resultan muy variados (v., p. ej., Roy 2000; Banaszak 2003) tras años y años de evolución.

1.4.2.1. ESTRUCTURAS CELULARES PROTECTORAS O «SOMBRILLAS»

Son mecanismos de protección de naturaleza física, que incluyen la producción de distintas estructuras que evitarían la penetración de la radiación ultravioleta, actuando como barreras. Entre estas estructuras se encuentra, por ejemplo, el mucus segregado por algunas microalgas, como *Phaeocystis pouchetii*, cuya función es unir las células en colonias, pero que a la vez refleja e impide la penetración de la radiación UV (Banaszak 2003). Otras estructuras se fundamentan en la creación de paredes celulares especiales o en la formación de cristales en el exterior de la célula, e incluso algunas variaciones en la forma o la disposición de los cristales que integran la pared celular pueden resultar beneficiosas para reflejar la radiación UV. Por ejemplo, los holococolitos (microalgas planctónicas) disponen de unas estructuras cristalinas en su cubierta de calcita que, según se ha descrito recientemente, reflejan de modo eficiente la radiación UV (Quintero-Torres et al. 2006) y evitan así que penetre en el interior de la célula, protegiéndola.

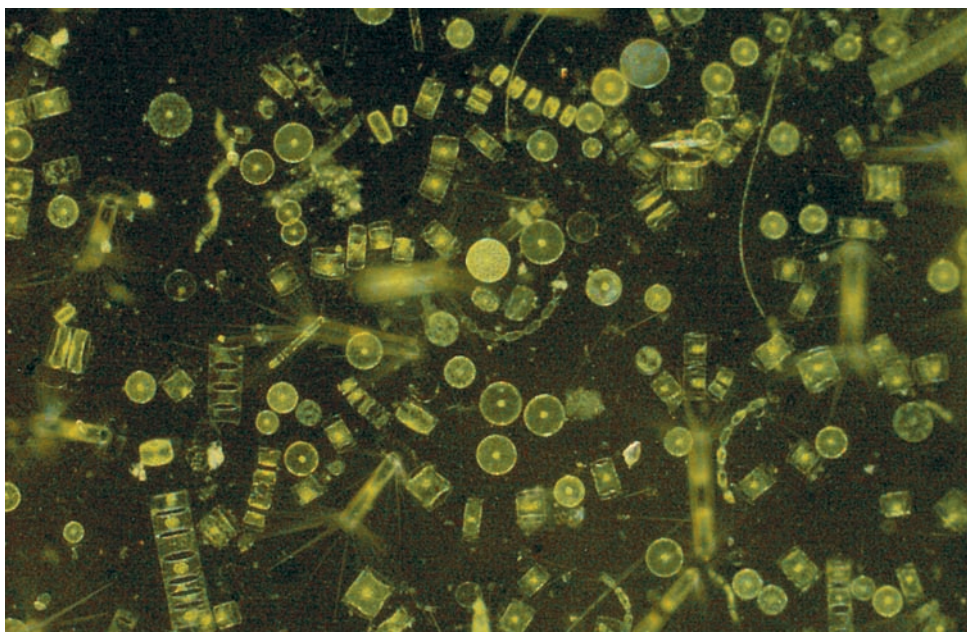


Foto 1.4: Una muestra de fitoplancton antártico dominado por diversas especies de diatomeas, observado al microscopio de contraste (x100 aumentos)

1.4.2.2. PRODUCCIÓN DE «FILTROS SOLARES»

Se trata de uno de los mecanismos de protección más importantes y está basado en la producción, por parte de las células del fitoplancton, de sustancias químicas que absorben la radiación ultravioleta y protegen de esta forma las células frente a sus efectos dañinos (Roy 2000; Banaszak 2003). Uno de los filtros solares más importantes son los aminoácidos tipo micosporina, una sustancia con función de protección solar producida por los hongos. Estos aminoácidos son hidrosolubles y poseen un máximo de absorción a 320 nm, es decir, entre las bandas de la luz ultravioleta B y A, aunque se pueden sintetizar distintos tipos con capacidad de absorción en el rango 309-360 nm. Sólo las bacterias, los hongos y las algas tienen capacidad para sintetizarlos, pero estos compuestos se pueden traspasar a otros organismos que se alimentan de las algas del plancton y acumularse en los predadores, los cuales se benefician así de su función de filtro solar y la transmiten a la cadena trófica.

Existen otros pigmentos también importantes que ejercen de filtros solares. Uno de ellos es la escitonemina, segregada por las cianobacterias que crecen en la placa de hielo en los polos y que queda adherida a la superficie de las células, formando una película mucosa que actúa como un filtro solar muy potente. Otros pigmentos, como la melanina, protegen de la radiación UV, y, aunque no son sintetizados por las algas, sí lo son por algunos organismos del zooplancton, como se ha descrito para los cladóceros del océano Glacial Ártico.

Muchas de estas sustancias con capacidad de «filtro solar» son copiadas por la industria para su utilización en diversas aplicaciones.

1.4.2.3. ANTIOXIDANTES

Un efecto indirecto de la radiación ultravioleta es la toxicidad de los ROS, que se forman por acción de la radiación UV sobre moléculas de sustancias orgánicas o del oxígeno presentes en el agua o en las propias células. Estos fotoproductos tóxicos pueden hacer más daño a las células que la propia radiación UV por sí misma. Los productos fototóxicos son neutralizados por una serie de agentes antioxidantes (Roy 2000; Banaszak 2003), entre los que se incluyen sustancias como el ascorbato, las enzimas limpiadoras y los carotenoides. Todos estos compuestos actúan como atrapa-oxidantes, pues al combinarse con los radicales libres de los ROS neutralizan sus efectos. La abundancia de antioxidantes en los organismos está relacionada directamente con la exposición a la radiación UV, y su concentración aumenta cuando las dosis de radiación UV se incrementan.

Los carotenoides son pigmentos sintetizados exclusivamente por los organismos fotosintéticos, y, por tanto, también por el plancton fotosintético, pero que pueden ser acumulados en las especies que se alimentan de fitoplancton. Así, algunos copépodos (pequeños crustáceos que forman parte del zooplancton) son transparentes o están coloreados de rojo por acumulación de carotenoides, dependiendo de si han adquirido o no estos compuestos en la dieta; los copépodos coloreados son más resistentes a la radiación UV que los transparentes. Las algas que crecen sobre el hielo y la nieve los tiñen de un típico color rojizo, debido a que contienen grandes cantidades de pigmentos carotenoides para protegerse de la fuerte radiación solar que se refleja en estas superficies.

1.4.2.4. SISTEMAS DE REPARACIÓN

Los sistemas de fotoprotección no resultan infalibles, y, dado que no todos los perjuicios resultantes de la exposición a la radiación ultravioleta se pueden evitar, los organismos vivos también han desarrollado importantes sistemas para reparar el daño ocasionado por los rayos UV en sus células (v., p. ej., Vincent y Neale 2000; Buma, Boelen y Jeffrey 2003; Banaszak 2003). Así, existen sistemas de reparación de las proteínas, inducidos cuando las células se ven expuestas a la luz ultravioleta; también se considera que acelerar la renovación de las proteínas es un mecanismo para eliminar las proteínas dañadas y sustituirlas por otras nuevas. Sin embargo, los principales son los sistemas de reparación del ADN (v., p. ej., Vincent y Neale 2000; Buma, Boelen y Jeffrey 2003), molécula de gran importancia para el funcionamiento de las células. Los daños al ADN causados por la radiación ultravioleta se traducen principalmente en la alteración química de sus bases,

y uno de los más comunes es el derivado de la formación de dímeros de pirimidinas adyacentes, que dan lugar a los fotoproductos conocidos como CPD (del inglés *cyclobutane pyrimidine dimers*), los cuales representan entre el 50 y el 80% de los fotoproductos inducidos por la radiación UV en el ADN. Los CPD no son mutagénicos, pero bloquean la replicación. Existen dos sistemas principales de reparación: la fotorreactivación –que actúa estimulada por la luz azul y la luz ultravioleta A– y la reparación oscura –que es independiente de la luz–. En ambos sistemas se sintetizan enzimas que operan sobre los daños. La fotoliasa, por ejemplo, identifica los CPD y utiliza la energía luminosa para reparar las bases. El sistema de reparación en la «oscuridad» precisa sintetizar una serie de enzimas de la replicación que actúan sobre las zonas dañadas para identificarlas, hacer una incisión en la cadena, sintetizar la secuencia correcta y pegarla en la zona lesionada cortando la secuencia dañada. Estos sistemas de reparación se hallan en todos los tipos de células, tanto eucariotas como procariotas, y han evolucionado hasta convertirse en muy importantes en las células de los mamíferos; así, por ejemplo, se calcula que una célula humana sufre unas 500.000 lesiones al día en su molécula de ADN, las cuales son reparadas por estos sistemas.

1.5. IMPACTO DEL AUMENTO DE LA RADIACIÓN UV SOBRE LOS OCÉANOS POLARES

El impacto del incremento de la radiación UV sobre los océanos polares depende de las dosis recibidas y del grado de efectividad de los sistemas de protección y reparación del daño, los cuales no son comunes a todos los organismos, sino que diferentes especies presentan distintos sistemas y, por tanto, muestran distinta sensibilidad a la radiación UV, en función de la eficacia de dichos sistemas. Además, la utilización de estos sistemas supone un coste energético y nutritivo para las especies.

Como consecuencia de lo anterior, la radiación ultravioleta tiene un impacto considerable sobre los océanos polares, en especial sobre la Antártida, el área polar susceptible de recibir mayor radiación. Este impacto se ha demostrado en diversos estudios.

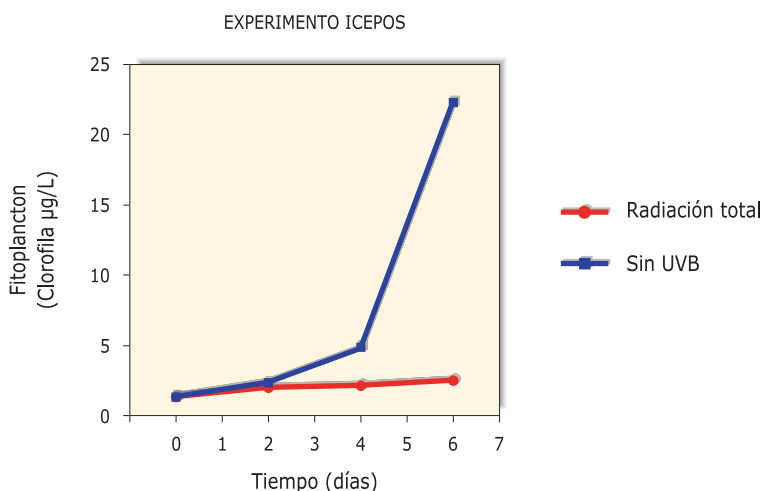
La radiación UV inhibe la fotosíntesis y, por ende, la producción de plancton fotosintético. Smith et al. calcularon en 1992 que el aumento de la radiación UV sobre las aguas antárticas era responsable de una reducción del 6-12% de la producción primaria. Y dado que la producción primaria constituye la base de la cadena trófica, esta disminución puede tener consecuencias sobre la producción total en la Antártida. Sin embargo, desde que se publicó ese estudio, en 1992, la concentración de ozono ha seguido descendiendo, con un agujero de ozono en octubre de 2006 que se ha incrementado un 25% respecto al existente a principios de los noventa, por lo que urge una revisión de los porcentajes de reducción en la producción antártica estimados por Smith et al. (1992).

El impacto de la radiación UV en el plancton antártico también se ha detectado mediante la presencia de CPD en el ADN de muestras naturales, donde se han encontrado estos compuestos en organismos planctónicos incluso a profundidades mayores de 20 m. La acumulación de CPD se ha descubierto igualmente en las algas que crecen bajo el hielo marino (Buma, Boelen y Jeffrey 2003). Se ha comprobado, además, que el daño al ADN se manifiesta a lo largo del verano austral en la Antártida tanto en el fitoplancton como en el bacterioplancton (Buma, De Boer y Boelen 2001).

Así pues, la radiación UV debe de ejercer un control sobre el desarrollo de las poblaciones de fitoplancton. Esto último lo comprobamos recientemente en experimentos realizados con fitoplancton antártico en el marco del proyecto español ICEPOS. Los experimentos se llevaron a cabo en la Base Antártica Española Juan Carlos I, situada en la isla de Livingston (archipiélago de las Shetland del Sur, océano Glacial Antártico) durante el verano austral de 2003-2004. Consistían simplemente en incubar muestras de agua de la superficie del mar de Bahía Sur, frente a la base española, muestras que contenían las poblaciones naturales de plancton y que se incubaban en botellas de 2 litros herméticamente cerradas y sumergidas en grandes tanques en los que se hacía circular el agua de la bahía. De esta forma se mantenían las condiciones de temperatura del agua y de radiación solar recibida por el plancton en Bahía Sur. Las botellas de incubación eran, sin embargo, de materiales con distinta transparencia a la radiación solar: se emplearon botellas de cuarzo –que son transparentes a toda la radiación ultravioleta y visible, y dejan pasar toda la radiación solar que recibe el plancton bajo el agua– y botellas de plástico policarbonato –que son opacas a la radiación UVB, es decir, simulaban un ambiente en el que se había eliminado la banda del espectro correspondiente a la radiación UVB–. Los resultados demostraron que la luz ultravioleta ejerce un enorme control sobre la abundancia de plancton (gráfico 1.3). Las poblaciones que se incubaron en cuarzo no sufrieron cambios significativos en su abundancia, pero el plancton que crecía en botellas de policarbonato –que filtraban toda la radiación UVB– aumentó su abundancia más de 15 veces en solamente 6 días (gráfico 1.3). Estos experimentos ponen de manifiesto que la radiación UVB está controlando de forma significativa la abundancia del plancton fotosintético antártico, y esta radiación evita que se alcancen las biomasa esperables por las altas concentraciones de nutrientes presentes en las aguas antárticas.

Otro impacto importante del incremento de la radiación UV es el que se espera ejerza sobre la diversidad, ya que un aumento continuado inhibirá el desarrollo de las especies poco resistentes frente a las que sean más resistentes. Esto, a su vez, puede tener consecuencias sobre la cadena trófica, alterando por tanto la eficiencia en la transmisión de materia a los predadores e incluso haciendo variar las especies que se desarrollarán en otros estratos de la cadena trófica (Keller et al. 1997).

Gráfico 1.3: Resultado de los experimentos realizados para conocer el impacto de la radiación ultravioleta sobre las poblaciones de fitoplancton de Bahía Sur, en la isla de Livingston, perteneciente al archipiélago antártico de las Shetland del Sur



El plancton recogido en el experimento y expuesto a toda la radiación solar —que incluye tanto la luz visible como la luz ultravioleta— no aumentó su abundancia, medida como cambios en la concentración de clorofila, que permaneció en valores similares a los observados en la bahía. Sin embargo, cuando se eliminó la radiación UVB mediante el uso de filtros especiales (línea azul), la abundancia de plancton se incrementó (en el ensayo se multiplicó por más de 15 en sólo 6 días). Los experimentos se llevaron a cabo en la Base Antártica Española Juan Carlos I, situada en la isla de Livingston, durante el desarrollo del proyecto antártico español ICEPOS, dirigido por Carlos M. Duarte.

Fuente: Datos de M. Llabrés y S. Agustí.

La luz ultravioleta también afecta a las macroalgas que dominan la producción primaria en los fondos marinos del océano Glacial Ártico y de la Antártida, organismos vitales para los ecosistemas costeros. En las poblaciones polares de macroalgas —al igual que en el fitoplancton— se han detectado impactos diversos, como inhibición de la fotosíntesis o daños al ADN (v., p. ej., Bischof, Hanelt y Wiencke 2002). Sin embargo, la capacidad de protección de estos organismos y su facultad para adaptarse a un ambiente con mayor radiación UVB se consideran muy superiores a las del fitoplancton, y se ha comprobado que algunas macroalgas, aunque sufren un daño inicial, consiguen adaptarse eficientemente, aumentando, por ejemplo, la producción de filtros solares como los aminoácidos tipo micosporina (Bischof, Hanelt y Wiencke 2002). No obstante, todavía no existen datos que cuantifiquen el impacto del incremento de la radiación UVB sobre la producción y biomasa de estos organismos en los polos. Experimentos de laboratorio han demostrado que la radiación ultravioleta limita el crecimiento y la capacidad de ampliar la biomasa de las macroalgas, pero no se han realizado experimentos similares en condiciones naturales en las poblaciones polares. Por esta razón, aún es difícil valorar su impacto sobre el crecimiento y la biomasa de este grupo de productores primarios (Bischof, Hanelt y Wiencke 2002).



Foto 1.5: Pingüinos de Adelia (*Pygoscelis adeliae*). Los organismos vivos que residen en los polos se verán obligados a aumentar sus sistemas de defensa para compensar los efectos negativos del incremento de la radiación ultravioleta a causa de la reducción de la capa de ozono.

Asimismo, la luz ultravioleta deja sus secuelas sobre los organismos no fotosintéticos. Las bacterias marinas, importantes para utilizar y regenerar la materia orgánica, sufren mortalidad en la Antártida cuando están sometidas a radiación UVB (Helbling et al. 1995). Pero también otros organismos superiores se ven aquejados por el impacto de los rayos UV en los océanos polares. Organismos vertebrados o invertebrados, como peces o crustáceos, que de adultos tienen una gran capacidad para evitar y resistir los efectos dañinos de la radiación ultravioleta, son sin embargo extremadamente sensibles en sus estadios de huevos o larvas. Tanto en la Antártida como en el océano Glacial Ártico se ha demostrado en diversos estudios la sensibilidad de huevos y larvas de peces y crustáceos. En las aguas situadas al norte del círculo polar ártico, muy productivas y de gran riqueza pesquera, se ha confirmado la presencia de CPD en los huevos y larvas de bacalao de Noruega y de Canadá (Browman y Vetter 2002). Además, mediante experimentos se ha comprobado la capacidad de los rayos UVB para inducir una importante mortalidad en los huevos y larvas del bacalao ártico, con el resultado de todos los huevos muertos después de cuatro días de exposición a niveles naturales de radiación UVB en las aguas del norte de Noruega (70° de latitud norte), y con todas las larvas muertas después de seis días; en los tratamientos sin radia-

ción UVB, porque se había filtrado, no se incrementó la mortalidad ni de huevos ni de larvas (Browman y Vetter 2002). Igualmente, en los huevos del pez hielo en la Antártida y en larvas de otros organismos, como el krill, se ha descubierto la inducción de daño al ADN (Malloy et al. 1997), medido mediante detección de presencia de CPD. El grado de daño en los huevos de peces se correlaciona con la radiación UVB incidente (Malloy et al. 1997). Aunque no se conoce el nivel de estrés inducido en el krill, sí que se identifica el aumento de la radiación UVB como posible responsable de disminuir la incorporación anual de individuos nuevos a la población de peces y de zooplancton en la Antártida (Malloy et al. 1997). Es decir, no sólo se espera un descenso de la productividad polar debido a la reducción en la producción de microalgas planctónicas, sino también como consecuencia del efecto directo de la radiación ultravioleta sobre los consumidores a distintos niveles tróficos oceánicos. El impacto derivado del incremento de la radiación ultravioleta sobre los océanos polares en el escenario actual del calentamiento global provocará que ésta pase a ser un factor dominante en el control de la producción biológica, en el estrés de los organismos y en el funcionamiento de los ecosistemas polares.

BIBLIOGRAFÍA

- BANASZAK, A.T. «Photoprotective physiological and biochemical responses of aquatic organisms». En E.W. Helbling y H. Zagarese, eds. *UV Effects in Aquatic Organisms and Ecosystems*. Cambridge: Royal Society of Chemistry, 2003. 329-356.
- BISCHOF, K., D. HANELT y C. WIENCKE. «UV radiation and Arctic marine macroalgae». En D. Hessen, ed. *UV Radiation and Arctic Ecosystems*. Berlín-Heidelberg: Springer-Verlag, 2002. 227-243.
- BROWMAN, H.I., y R.D. VETTER. «Impacts of ultraviolet radiation on crustacean zooplankton and ichthyoplankton: Case studies from subarctic marine ecosystems». En D. Hessen, ed. *UV Radiation and Arctic Ecosystems*. Berlín-Heidelberg: Springer-Verlag, 2002. 261-304.
- BUMA, A.G.J., M.K. DE BOER y P. BOELEN. «Depth distributions of DNA damage in Antarctic marine phyto- and bacterioplankton exposed to summertime ultraviolet radiation». *Journal of Phycology* 37 (2001): 200-208.
- BUMA, A.G.J., P. BOELEN y W.H. JEFFREY. «UVR-induced DNA damage in aquatic organisms». En E.W. Helbling y H. Zagarese, eds. *UV Effects in Aquatic Organisms and Ecosystems*. Cambridge: Royal Society of Chemistry, 2003. 291-327.
- DAHLBACK, A. «Recent changes in surface solar ultraviolet radiation and stratospheric ozone at a high Arctic site». En D. Hessen, ed. *UV Radiation and Arctic Ecosystems*. Berlín-Heidelberg: Springer-Verlag, 2002. 3-22.
- FARMAN, J.C., B.G. GARDINER y J.D. SHANKLIN. «Large losses of total ozone in Antarctica reveal seasonal ClO_x/NO_x interaction». *Nature* 315 (1985): 207-210.
- HELBLING, E.W., E.R. MARGUET, V.E. VILLAFANE y O. HOLMHANSEN. «Bacterioplankton viability in Antarctic waters as affected by solar ultraviolet-radiation». *Marine Ecology Progress Series* 126 (1995): 293-298.

- KELLER, A.A., P. HARGRAVES, H. JEON, G. KLEIN-MACPHEE, E. KLOS, C. OVIATT y J. ZHANG. «Effects of ultraviolet-B enhancement on marine trophic levels in a stratified coastal system». *Marine Biology* 130 (1997): 277-287.
- LAURION, I., y W.F. VINCENT. «Cell size versus taxonomic composition as determinants of UV-sensitivity in natural phytoplankton communities». *Limnology and Oceanography* 43 (1998): 1774-1779.
- LEECH, D.M., y S. JOHNSEN. «Behavioral responses – UVR avoidance and vision». En E.W. Helbling y H. Zagarese, eds. *UV Effects in Aquatic Organisms and Ecosystems*. Cambridge: Royal Society of Chemistry, 2003. 455-481.
- LLABRÉS, M., y S. AGUSTÍ. «Picophytoplankton cell death induced by UV radiation: evidence for oceanic Atlantic communities». *Limnology and Oceanography* 51 (2006): 21-29.
- MALLOY, K.D., M.A. HOLMAN, D.L. MITCHELL y H.W. DIETRICH. «Solar UV-B induced DNA damage and photoenzymatic DNA repair in Antarctic zooplankton». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94 (1997): 1258-1263.
- MOLINA, M.J., y E.S. ROWLAND. «Stratospheric sink for chlorofluoromethanes: chlorine atom catalysed destruction of ozone». *Nature* 249 (1974): 810-812.
- QUINTERO-TORRES, R., J.L. ARAGÓN, M. TORRES, M. ESTRADA y L. CROS. «Strong far-field coherent scattering of ultraviolet radiation by holococcolithophores». *Physical Review* 74 (2006): 032901-1-4.
- ROY, S. «Strategies for the minimisation of UV-induced damage». En S.J. de Mora, S. Demers y M. Vernet, eds. *The Effects of UV Radiation in the Marine Environment*. Cambridge: Cambridge Environmental Chemistry Series, 2000. 177-205.
- SALO, H.M., E.I. JOKINEN, S.E. MARKKULA y T.M. AALTONEN. «Ultraviolet B irradiation modulates the immune system of fish (*Rutilus rutilus*, Cyprinidae). II. Blood». *Photochemistry and Photobiology* 71 (2000): 65-70.
- SHINDELL, D.T., D. RIND y P. LONERGAN. «Increased polar stratospheric ozone losses and delayed eventual recovery owing to increasing greenhouse-gas concentrations». *Nature* 392 (1998): 589-592.
- SMITH, R.C., B.B. PREZELIN, K.S. BAKER, R.R. BIDIGARE, N.P. BOUCHER, T. COLEY, D. KARENTZ et al. «Ozone depletion: ultraviolet radiation and phytoplankton biology in Antarctic waters». *Science* 255 (1992): 952-959.
- SOLOMON, S. «Stratospheric ozone depletion: a review of concepts and history». *Reviews of Geophysics* 37 (1999): 275-316.
- STAEHELIN, J., N.R.P. HARRIS, C. APPENZELLER y J. EBERHARD. «Ozone trends: a review». *Reviews of Geophysics* 39 (2001): 231-290.
- VINCENT, W.F., y P.J. NEALE. «Mechanisms of UV damage to aquatic organisms». En S.J. de Mora, S. Demers y M. Vernet, eds. *The Effects of UV Radiation in the Marine Environment*. Cambridge: Cambridge Environmental Chemistry Series, 2000. 149-176.
- WEATHERHEAD, E.C., y S.B. ANDERSEN. «The search for signs of recovery of the ozone layer». *Nature* 441 (2006): 40-45.
- ZAGARESE, H.E., y C.E. WILLIAMSON. «Impact of solar UV radiation on zooplankton and fish». En S.J. de Mora, S. Demers y M. Vernet, eds. *The Effects of UV Radiation in the Marine Environment*. Cambridge: Cambridge Environmental Chemistry Series, 2000. 279-309.

ÍNDICE DE FOTOGRAFÍAS

Foto 1.1:	Icebergs y arco iris. © Juan Carlos Muñoz	24
Foto 1.2:	Icebergs en la Antártida. © Juan Carlos Muñoz	27
Foto 1.3:	Masas de hielo en aguas libres. © Jordi Bas	30
Foto 1.4:	Una muestra de fitoplancton antártico dominado por diversas especies de diatomeas, observado al microscopio de contraste (x100 aumentos)	37
Foto 1.5:	Pingüinos de Adelia (<i>Pygoscelis adeliae</i>). © Juan Carlos Muñoz	42

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

Mapa 1.1:	Distribución de la concentración de ozono sobre la Antártida en el mes de octubre desde 1979 hasta 1997	28
Gráfico 1.1:	Evolución del tamaño del agujero de ozono sobre la Antártida desde 1979, cuando no existía, hasta el presente	31
Gráfico 1.2:	Profundidad (metros) a la que penetra la radiación solar en dos zonas del océano Glacial Antártico, medida durante la campaña oceanográfica española ICEPOS-2005	33
Gráfico 1.3:	Resultado de los experimentos realizados para conocer el impacto de la radiación ultravioleta sobre las poblaciones de fitoplancton de Bahía Sur, en la isla de Livingston, perteneciente al archipiélago antártico de las Shetland del Sur	41