

# Revisiones

Reche, I. 2003. Sensibilidad de los ecosistemas acuáticos a la radiación ultravioleta: el papel de la materia orgánica disuelta. *Ecosistemas* 2003/1 (URL: <http://www.aet.org/ecosistemas/031/revisiones1.htm>)

## ***Sensibilidad de los ecosistemas acuáticos a la radiación ultravioleta: el papel de la materia orgánica disuelta***

**Isabel Reche**

**<sup>1</sup>Dpto. Biología Animal y Ecología (Area de Ecología), Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, Campus Fuente Nueva, 18071 Granada.**

**<sup>2</sup>Instituto del Agua, Universidad de Granada, 18071, Granada.**

*La destrucción de la capa de ozono estratosférico ha provocado un incremento de la radiación ultravioleta que alcanza la superficie terrestre. Los efectos de este fenómeno se están estudiando tanto desde el punto de vista de la conservación de la flora y fauna como desde el de la salud pública. En los ecosistemas acuáticos, estos efectos van a depender de la transmisión de la radiación ultravioleta en la columna de agua, que está controlada por la concentración y las propiedades ópticas de la materia orgánica disuelta. En este artículo se comentan los factores externos (clima y posición paisajística) e internos (morfometría de la cubeta, química del agua, consumo bacteriano, fotoprocesos, etc) a los ecosistemas acuáticos que determinan la dinámica de la materia orgánica disuelta y, consecuentemente, la transmisión de la radiación ultravioleta.*

### **Introducción**

La radiación ultravioleta (RUV) comprende la fracción del espectro solar con longitudes de onda comprendidas entre los 280 y los 400 nm. Su importancia como un factor regulador de los ecosistemas acuáticos se consideró secundaria hasta hace unas décadas, pues se suponía que esta radiación era absorbida en los primeros centímetros de la columna de agua. El descubrimiento del "agujero de ozono" sobre la Antártida ha promovido la investigación en RUV y el desarrollo de espectrorradiómetros sumergibles, lo que ha puesto de manifiesto que en muchos ecosistemas acuáticos la RUV puede penetrar decenas de metros (Zagarese *et al.*, 1998).

La primera percepción que se tiene al observar distintos ecosistemas acuáticos es que existen sistemas con aguas realmente transparentes que se perciben "azules", como por ejemplo las aguas oceánicas, mientras que otros sistemas presentan un color "marrón-amarillento", con escasa transparencia, como es el caso de los lagos denominados húmicos o distróficos. Por lo tanto, la transmisión de la RUV y sus efectos sobre la biota deben ser muy variables en estos cuerpos de agua. En los sistemas donde la penetración de la RUV se ve restringida a unos pocos centímetros de la columna de agua, la biota no ha necesitado desarrollar mecanismos de protección o reparación del daño (especialmente en el DNA) producido por la RUV. En estos sistemas el medio acuoso *per se* es un filtro protector para los organismos. Son sistemas considerados *robustos* frente a la RUV, aunque su biota es potencialmente *vulnerable* al no haber desarrollado mecanismos protectores o reparadores frente a ella. El contrapunto lo encontramos en aquellos sistemas donde la RUV afecta a un gran volumen del cuerpo de agua y donde la biota ha tenido que desarrollar mecanismos de protección y reparación. Estos mecanismos

incluyen comportamientos migratorios verticales (Zagarese y Williamson, 1994), síntesis de pigmentos fotoprotectores (García-Pichel y Castenholz 1993, Sommaruga y García-Pichel, 1999) y de reparación del DNA (Jeffrey *et al.*, 1996; Rocco *et al.*, 2002), con implicaciones tanto desde el punto de vista ecofisiológico como evolutivo. Estos sistemas se consideran mucho más *vulnerables* frente a la RUV, aunque su biota es mucho más *resistente*.

## Intensidad y composición espectral de la RUV en un ecosistema acuático

La intensidad (cantidad) y la composición espectral (calidad) de la RUV dentro de un ecosistema acuático van a estar condicionadas por la RUV incidente y por su transmisión en la columna de agua.

### RUV incidente

La RUV que incide sobre un determinado lugar de la superficie terrestre viene determinada principalmente por la concentración de ozono, el ángulo cenital, las condiciones climatológicas y el nivel de polución ambiental (Madronich *et al.*, 1995). La distribución del ozono estratosférico es muy variable alrededor de la Tierra, existiendo zonas donde su concentración se reduce considerablemente, dejando penetrar una mayor cantidad de RUV, como sucede en la Antártida durante la primavera austral. El ángulo cenital es el que forma la dirección aparente del sol con la vertical local y depende de la hora del día, la estación del año y la latitud. Este ángulo determina el grosor de atmósfera que atraviesa la radiación. Cuanto mayor sea el recorrido, más RUV es absorbida en su trayecto. Las zonas ecuatoriales reciben una mayor cantidad de RUV que las zonas templadas. Igualmente, al ascender altitudinalmente se reduce el espesor de la atmósfera que atraviesa la RUV. Por lo tanto, la localización geográfica es decisiva para determinar la RUV incidente. La nubosidad y los aerosoles atmosféricos son otros de los factores que pueden afectar (absorbiendo o dispersando) a la RUV que llega a la superficie terrestre. Uno de los principales agentes contaminantes de la atmósfera en las grandes urbes es el ozono troposférico que puede absorber RUV en esta capa. La nubosidad o la polución resultan sumamente variables y difíciles de predecir, lo que ha promovido la instalación de numerosas redes para monitorizar de forma precisa la RUV que alcanza la superficie terrestre (Zagarese *et al.*, 1998).

### Transmisión de la RUV en la columna de agua

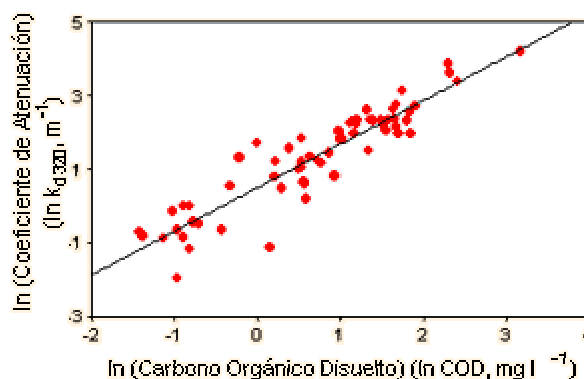
Los efectos de la RUV incidente serán muy diferentes dependiendo de cómo sea transmitida en la columna de agua. Esta transmisión de RUV está estrechamente relacionada con la concentración y propiedades ópticas de la materia orgánica disuelta (MOD) del ecosistema acuático. Generalmente la concentración de MOD se cuantifica analizando su contenido en carbono orgánico disuelto (COD). En la **Tabla 1** se recogen conceptos básicos relacionados con la atenuación de la RUV en la columna de agua que son necesarios para valorar la sensibilidad de un ecosistema acuático a esta radiación. Los *coeficientes de atenuación* ( $k_d$ ) de las longitudes de onda comprendidas en la banda UV dependen significativamente de la concentración de COD (Morris *et al.*, 1995) (**Figura 1**). Una mayor concentración de COD implica una mayor atenuación de la RUV. Esta relación es más variable (existe una mayor dispersión) para concentraciones bajas de COD ( $< 3 \text{ mg l}^{-1}$ ).

La MOD es un conjunto muy heterogéneo de moléculas orgánicas de procedencia diversa y con un contenido variable de cromóforos (grupos químicos con anillos fenólicos, dobles enlaces, etc.) que absorben fotones produciendo la "coloración" del agua. Estos cromóforos determinan las propiedades ópticas de la MOD como la capacidad de absorción y la fotoreactividad. La *capacidad de absorción*, la absorción específica, está estrechamente relacionada con la cantidad de cromóforos que contiene la MOD (**Tabla 1**). Cuanto mayor sea la proporción de moléculas con cromóforos absorbiendo en el rango UV, mayor será la absorción específica y menor la transmisión de la RUV en la columna de agua.

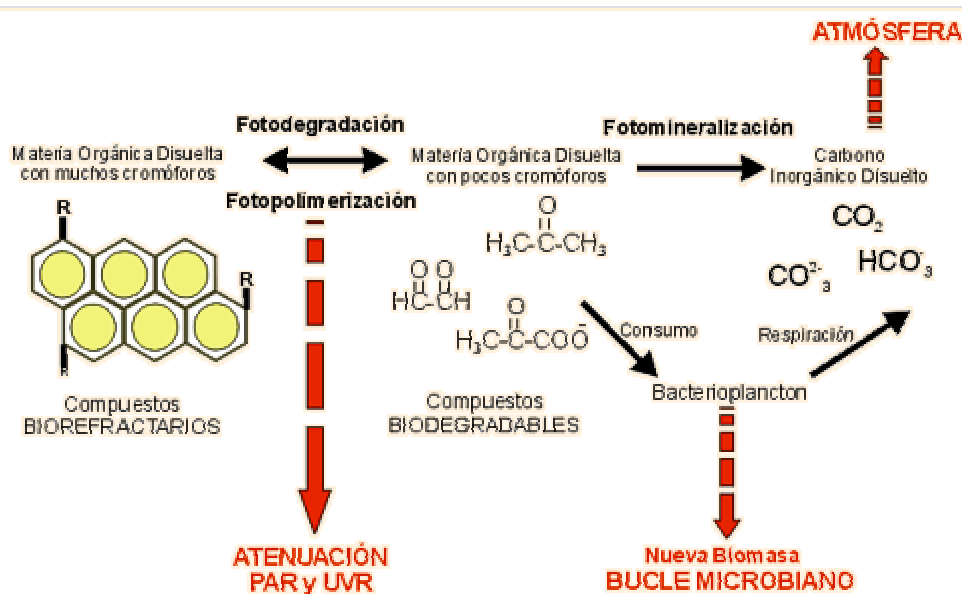
**Tabla 1.** Conceptos básicos relacionados con la atenuación de la radiación ultravioleta en la columna de agua que son necesarios para valorar la sensibilidad de un ecosistema acuático a esta radiación.

Conceptos	Símbolos (unidades)	Definiciones	Ecuaciones
Coefficiente de atenuación	$k_{d\lambda}$ ( $m^{-1}$ )	Es la tasa a la que se atenúa la radiación incidente ( $I_0$ ) de la longitud de onda $\lambda$ en la columna de agua. $I_z$ es la intensidad de la radiación que alcanza la profundidad $z$	$I_z = I_0 e^{-k_{d\lambda} z}$
Coefficiente de absorción	$a\lambda$ ( $m^{-1}$ )	Es la capacidad de un agua para absorber la radiación de longitud de onda $\lambda$ . Es la absorbancia ( $A_\lambda$ ) dividida por la longitud de la cubeta ( $l$ ) del espectrofotómetro expresada en logaritmos neperianos	$a_\lambda = \frac{2.303 A_\lambda}{l}$
Absorción específica de la MOD o coeficiente de absorción molar	$\varepsilon\lambda$ ( $m^2 \text{ mol}^{-1}$ )	Es la capacidad de un agua para absorber la radiación de longitud de onda $\lambda$ por unidad de COD en mM	$\varepsilon_\lambda = \frac{a_\lambda}{COD}$
Coefficiente de fotodegradación de la MOD	$k_{b\lambda}$ ( $E \text{ m}^{-2}$ ) <sup>-1</sup> ( $E \text{ m}^{-3}$ ) <sup>-1</sup>	Es la tasa a la que la MOD pierde su capacidad de absorber la radiación de la longitud de onda $\lambda$ . Los parámetros $a\lambda_0$ y $a\lambda_n$ son los coeficientes de absorción antes y después de recibir ( $E \text{ m}^{-2}$ ) o absorber ( $E \text{ m}^{-3}$ ) una dosis de radiación $D$	$a_{\lambda n} = a_{\lambda 0} e^{-k_{bn} D}$

La absorción de fotones de la banda UV por la MOD puede desencadenar alguno de los siguientes procesos: fotodegradación, fotomineralización o fotopolimerización (**Figura 2**). La *fotodegradación* (en inglés *photobleaching*) de la MOD es la pérdida de la capacidad para absorber fotones como resultado de la degradación de los cromóforos por acción de la energía solar. Esto es, la MOD pierde "color" y el agua se aclara aumentando la transmisión de la RUV (Morris y Hargreaves, 1997; Reche *et al.*, 1999). Bajo ciertas circunstancias, relacionadas con la composición de la MOD, se puede desencadenar el proceso contrario la formación de cromóforos (Kieber *et al.*, 1997). A este proceso se le denomina *fotopolimerización* o *fotohumificación* y puede contrarrestar la penetración de la RUV en la columna de agua. Por último, la *fotomineralización* es la conversión abiótica de moléculas de carbono orgánicas a inorgánicas como resultado de la absorción de fotones de la banda UV. Este proceso tiene una menor relevancia desde el punto de vista de la atenuación de la RUV, aunque tiene potenciales implicaciones para la emisión de CO<sub>2</sub> desde los ecosistemas acuáticos hacia la atmósfera, bien directamente (Miller y Zepp, 1995), o a través de las bacterias (Bertilsson y Tranvik, 1998).



**Figura 1.** Relación entre la concentración de carbono orgánico disuelto (COD) y los coeficientes de atenuación a una longitud de onda de 320 nm en 65 lagos localizados en Alaska, Colorado y Pensilvania (Estados Unidos) y en la región de Baliroche (Argentina). Datos tomados de Morris *et al.* (1995).



**Figura 2.** Procesos que ocurren entre la materia orgánica disuelta y la radiación ultravioleta en la columna de agua y las implicaciones ecológicas (en rojo) derivadas de esta interacción. Dibujo de la autora.

En este artículo nos vamos a centrar en el proceso de fotodegradación, que es el que más afecta a la atenuación de la RUV en la columna de agua. La tasa a la que se están fotodegradando las moléculas con cromóforos es el *coeficiente de fotodegradación* ( $k_b$ ) (**Tabla 1**). Tasas elevadas (valores de  $k_b$  muy negativos) indican que las moléculas están siendo fotodegradadas muy fácilmente y, al perder su capacidad de absorción (su color), dejan penetrar más cantidad de RUV en la columna de agua (Morris

y Hargreaves, 1997). Por lo tanto, los valores de  $k_b$  nos indican lo resistente o vulnerable que es la MOD de un ecosistema acuático a la RUV. Estos coeficientes de fotodegradación son muy variables en los diferentes ecosistemas acuáticos (Reche *et al.*, 1999). En este último estudio se cuantificaron los coeficientes de fotodegradación en una gran diversidad de lagos, desde los de los bosques de coníferas de la zona templada norte (**Foto 1**) hasta lagos de zonas más urbanizadas y bosques caducifolios (**Foto 2**). Los coeficientes variaron desde valores de  $-7 \times 10^{-4} (\text{Em}^{-2})^{-1}$  (pérdidas del 3.4 % de su color al día) en el lago Paul (**Foto 1**) hasta valores de  $-44 \times 10^{-4} (\text{Em}^{-2})^{-1}$  (pérdidas del 20% de su color al día) en el lago Tyrrell (**Foto 2**). Por lo tanto, el lago Paul es un sistema menos fotovulnerable que el lago Tyrrell pues su MOD, al absorber fotones, se degrada muy poco (no pierde mucho color) evitando así la penetración de la RUV.

## Factores que condicionan la transmisión de la RUV en un ecosistema acuático

La cantidad de MOD de un sistema y su capacidad específica de absorción resulta del balance entre los aportes externos, las pérdidas *in situ* (degradación bacteriana, fotodegradación, fotomineralización y sedimentación), la producción *in situ* (fotosíntesis) y la dilución por precipitación o la concentración por evaporación (Curtis, 1998). Existen factores extrínsecos al sistema, como la climatología y la posición paisajística, que determinan los aportes externos de MOD y factores inherentes al sistema como su hidrodinámica (regula la importancia relativa de los aportes externos), morfometría, composición química, biota, etc., que determinan la concentración, capacidad de absorción y fotovulnerabilidad de la MOD y, por lo tanto, la transmisión de la RUV en su columna de agua.

### Climatología y tipo de paisaje

La precipitación lava la cubierta vegetal que rodea a los ecosistemas acuáticos exportando MOD hacia ellos. Estos aportes alóctonos contienen gran cantidad de ácidos húmicos y fúlvicos (compuestos con cromóforos) que aumentan la capacidad específica de absorción de la MOD. La magnitud de estos aportes está estrechamente relacionada con la frecuencia de las precipitaciones (Reche y Pace, 2002) y, dentro de una misma región climática, con el tipo y desarrollo de la vegetación y del suelo (Engstrom,



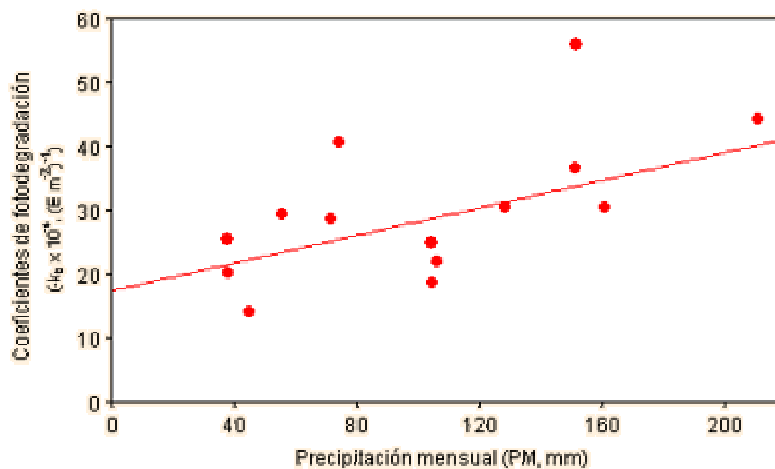
**Foto 1.** Lagos típicos de bosques de coníferas que suelen recibir gran cantidad de ácidos húmicos (Paul y Peter, Michigan, Estados Unidos).



**Foto 2.** Lago Tyrrell localizado en un área de bosque fragmentado de caducifolios y parcialmente urbanizada (New York, Estados Unidos).

1987; Neff y Asner, 2001) y con el tamaño de la cuenca de captación en relación al área del lago (Rasmussen *et al.*, 1989).

En zonas con climas húmedos, donde la precipitación es mayor que la evapotranspiración y los suelos están bien desarrollados, existen entradas muy significativas de MOD hacia los lagos. Los suelos característicos de los bosques de coníferas suelen exportar más COD con ácidos húmicos (mayor capacidad específica de absorción) que los de los bosques de robles, hayas o fresnos. Los coeficientes de fotodegradación de la MOD también pueden variar dependiendo de los aportes alóctonos derivados del lavado del suelo por las precipitaciones (**Figura 3**) (Reche y Pace, 2002). En otoño y primavera los valores de  $k_b$  suelen ser más elevados (las moléculas de la MOD son más fotovulnerables) que en verano. Una explicación plausible para este hecho es que en verano la MOD ya ha estado previamente sometida a la fotodegradación quedando cada vez menos moléculas fotoreactivas. Por el contrario, en los periodos lluviosos, al existir una entrada continua de MOD alóctona con una elevada proporción de cromóforos, esta MOD es más fotoreactiva.



**Figura 3.** Relación entre los coeficientes de degradación de la materia orgánica disuelta y la precipitación mensual del área (como sustituto de los aportes alóctonos) en un lago húmico. Tomada de Reche y Pace (2002).

En zonas con climas áridos, donde la precipitación es menor que la evapotranspiración, los aportes alóctonos se encuentran muy limitados, adquiriendo más importancia para la dinámica de la MOD otros procesos internos al sistema como la concentración de MOD por evaporación. Sin embargo, esta MOD concentrada suele presentar una baja capacidad específica de absorción debido, probablemente, a una intensa fotodegradación (Curtis y Adams, 1995).

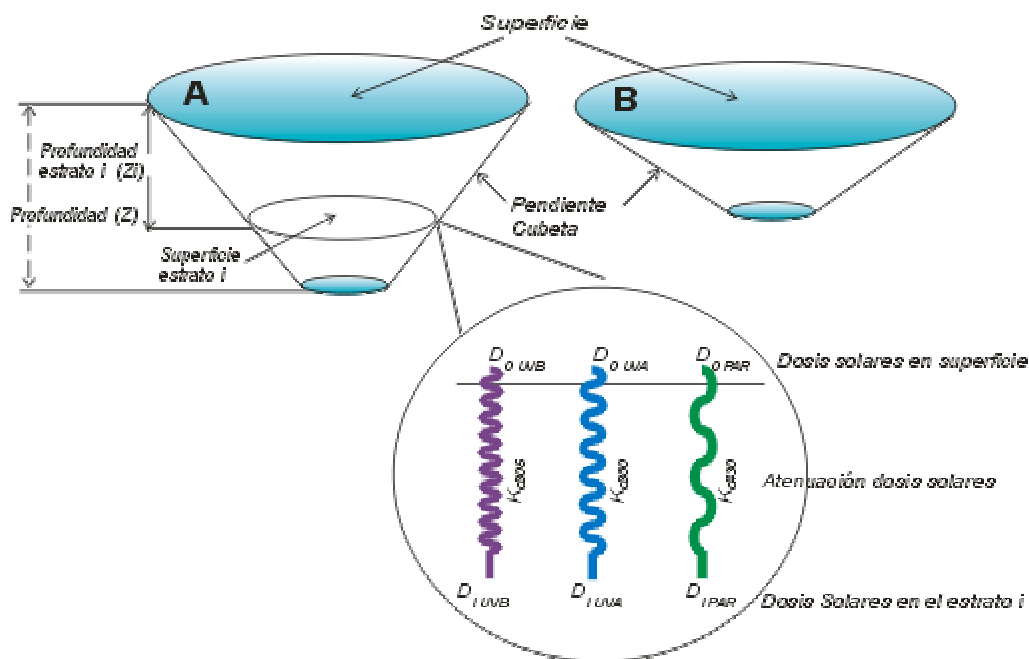
### Hidrodinámica del sistema

El tiempo de residencia de la MOD en un ecosistema acuático es crucial para determinar la importancia relativa de los procesos internos frente a los externos en la dinámica de la MOD y sus propiedades ópticas (Curtis 1998; Reche y Pace, 2002). En los sistemas con tiempos de residencia largos, la MOD y sus propiedades ópticas se pueden modificar por procesos que reducen (sedimentación, fotodegradación, fotomineralización y consumo bacteriano) o aumentan (fotosíntesis y evaporación) la MOD dentro del propio sistema. Por el contrario, en sistemas con tiempos de residencia muy cortos, la dinámica de la MOD y sus propiedades ópticas vienen determinadas principalmente por factores externos como la climatología o la localización paisajística.

### Morfometría de la cubeta y capacidad de mezcla

El volumen de agua involucrado en los procesos fotoquímicos (**Figura 2**) determina su influencia sobre la dinámica de la MOD y sus propiedades ópticas. Por lo tanto, las tasas de fotodegradación de la MOD (las pérdidas de color) de un sistema dependen de la morfometría de la cubeta (Reche *et al.*, 2000) y de la capacidad de mezcla de la columna de agua (Whitehead *et al.*, 2000). Reche *et al.* (2000), a partir de un modelo teórico de lago, generaron una serie de simulaciones que estimaban la vida media de la

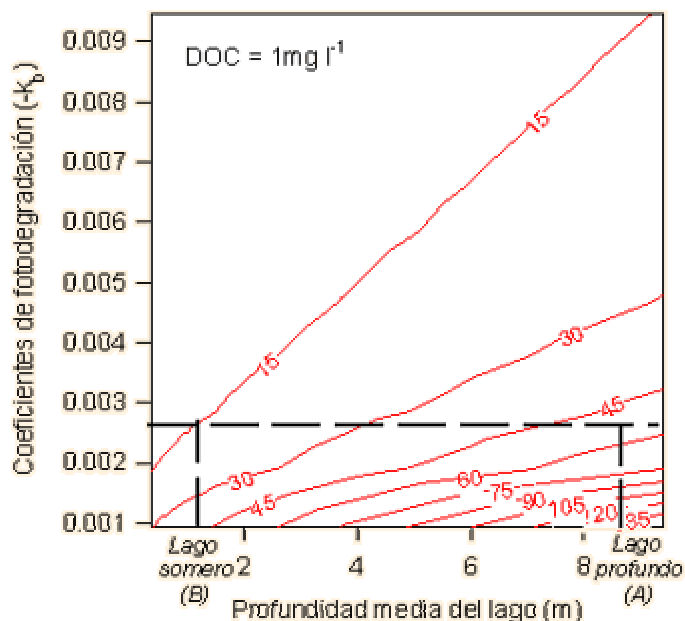
capacidad de absorción del color de lagos con idéntica radiación incidente, superficie, concentración y absorción específica de la MOD y considerando como única variable la pendiente de la cubeta, y encontró un gradiente de lagos desde más profundos a más someros (**Figura 4**). Los resultados de una de estas simulaciones se representa en la **Figura 5**. La vida media de la capacidad de absorción (vida media de  $a\lambda = \ln(0.5)/k_b$ ) de este lago modelo podía variar desde 15 días cuando el lago era somero (1 m de profundidad media) hasta más de 50 días cuando el lago era más profundo (9 m de profundidad media). Estos resultados subrayan la elevada vulnerabilidad a la RUV de los sistemas someros frente a los profundos, incluso bajo idénticas condiciones de RUV incidente y características de la MOD del sistema.



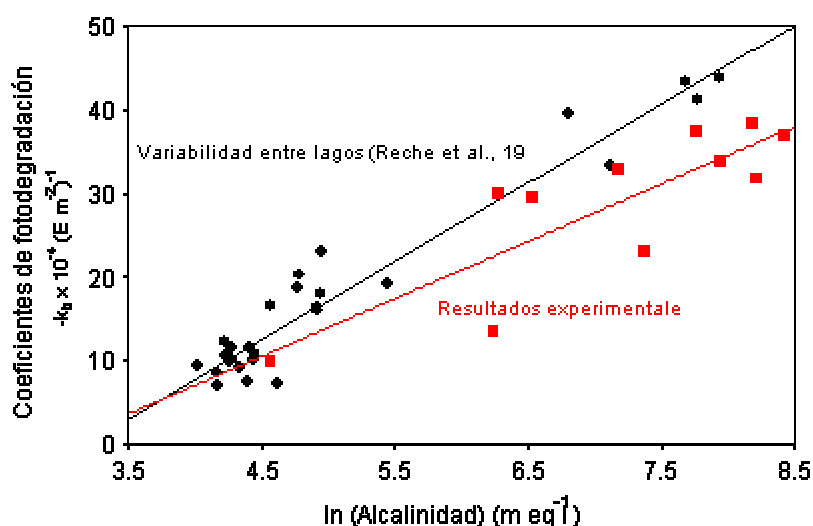
**Figura 4.** Esquema de un hipotético lago profundo (A) y otro somero (B) con idénticas superficies y que reciben la misma cantidad de RUV. La única variable es la pendiente de la cubeta. Tomado de Reche *et al.* (2000).

## Propiedades químicas del agua

El ambiente iónico donde se encuentra disuelta la materia orgánica afecta tanto a la cantidad de MOD como a sus propiedades ópticas. Se ha observado que la acidificación en lagos puede provocar una pérdida de COD por floculación y sedimentación implicando un incremento en la transmisión de la RUV (Yan *et al.*, 1996). Los coeficientes de fotodegradación ( $k_b$ ) también parecen estar controlados por el ambiente iónico donde se encuentra disuelta la MOD (Reche *et al.*, 1999) (Figura 6). Los coeficientes de fotodegradación (las pérdidas del color del agua) son mayores en sistemas con valores de pH elevados, lo que supone una mayor penetración de la RUV en estos sistemas. Aunque aún son hipótesis de trabajo, parece ser que el ambiente iónico donde están disueltas las moléculas de materia orgánica condiciona la estructura macromolecular, modificando su vulnerabilidad a la fotodegradación. En ambientes con elevada fuerza iónica, las macromoléculas presentarían configuraciones extendidas, que serían más fotosusceptibles. Por el contrario, en ambientes con poca fuerza iónica las configuraciones serían más globulares y compactas, lo que les permite ser más fotoresistentes.



**Figura 5.** Resultados de una de las simulaciones del modelo propuesto en Reche *et al.* (2000) (ver Figura 4). Se aprecia que la vida media (valores de las isopletas) de la capacidad de absorción a 440 nm (color del agua) podría variar desde 15 días en un lago somero hasta más de 50 días en un lago profundo cuando ambos comparten idéntica concentración y propiedades ópticas de la materia orgánica disuelta. Tomado de Reche *et al.* (2000).



**Figura 6.** Dependencia de los coeficientes de fotodegradación del ambiente químico (estimado a partir de la alcalinidad) en el que está disuelta la materia orgánica. Datos tomados de una gran diversidad de lagos (línea negra) (Reche *et al.* 1999) y de experimentos utilizando la misma materia orgánica pero disuelta en diferentes ambientes iónicos (línea roja) (Reche *et al.* datos sin publicar).



### Consumo microbiano

Las pérdidas de MOD dentro de un sistema están en parte controladas por el consumo bacteriano. La MOD puede ser procesada por las bacterias para generar nueva biomasa que mantenga al bucle microbiano, o bien ser directamente respirada y convertirse en CO<sub>2</sub> (**Figura 2**). Las bacterias consumen preferentemente el sustrato orgánico procedente del fitoplancton o de macrófitos (Sun *et al.*, 1997) que son moléculas con pocos cromóforos (McKnight *et al.*, 1994), lo que afectaría a la concentración de MOD pero poco a su capacidad de absorción. Sin embargo, la MOD con cromóforos, tras la fotodegradación, se puede convertir en un sustrato biodegradable (**Figura 2**) que puede generar biomasa de bacterias dependiendo de los subproductos fotogenerados (Bertilsson y Tranvik, 1998) y/o de sus interacciones con nutrientes minerales (Reche *et al.*, 1998).

La tipificación de cualquier ecosistema acuático en un gradiente de sensibilidad a la RUV, como se deduce de lo expuesto en este artículo, precisa del conocimiento de los factores que determinan la concentración y características ópticas de la MOD. Lo primero que se debería conocer es la hidrodinámica del sistema para determinar si éste está regulado principalmente por factores externos o internos. En el caso de sistemas con tiempos de residencia cortos, su contenido y propiedades ópticas de la MOD dependerán de la posición paisajística que presenten. Un sistema, por ejemplo, localizado en un bosque de coníferas con continuas entradas de MOD con elevada capacidad de absorción y bajas tasas de fotodegradación sería muy resistente frente a la RUV. En el extremo opuesto tendríamos los sistemas localizados en paisajes con suelos poco desarrollados como las zonas alpinas o los desiertos, con escasas entradas de MOD y, por lo tanto, más sensibles a la RUV. En el caso de sistemas con tiempos de residencia largos, la sensibilidad del sistema a la RUV dependerá del balance entre los factores que regulan el contenido y propiedades de la MOD *in situ*. Los sistemas someros, con aguas de elevada fuerza iónica y una comunidad bacteriana bien desarrollada serán potencialmente más sensibles a la RUV que sistemas más profundos, con aguas poco mineralizadas y una red trófica donde las bacterias no son un constituyente principal.

### Referencias

Bertilsson, S. y Tranvik L. J. 1998. Photochemically produced carboxylic acids as substrates for freshwater bacterioplankton. *Limnology and Oceanography* 43: 885-895.

Curtis, P. J. 1998. Climatic and hydrologic control of DOM concentration and quality in lakes. En: *Aquatic humic substances. Ecology and Biogeochemistry* (eds. Hessen, D.O. y Tranvik, L. J.), pp 93-105, Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Curtis, P. J. y Adams, H. E. 1995. Dissolved organic matter quantity and quality from freshwater and saline lakes in eastcentral Alberta (Canada). *Biogeochemistry* 30: 59-76.

Engstrom D.R. 1987. Influence of vegetation and hydrology on the humus budgets of Labrador lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 1306-1314.

García-Pichel, F. y Castenholtz, R.W. 1993. Occurrence of UV-absorbing, mycosporine-like compounds among cyanobacterial isolates and an estimate of their screening capacity. *Applied Environmental Microbiology* 59: 163-169.

Jeffrey, W. H., Pledger, R. J., Aas, P., Hager, S., Coffin, R. B., Von Haven, R. y Mitchell, D. L. 1996. Diel and depth profiles of DNA photodamage in bacterioplankton exposed to ambient solar ultraviolet radiation. *Marine Ecology Progress Series* 137: 283-291

Kieber, R., Hydro, L., y Seaton, P. 1997. Photooxidation of triglycerides and fatty acids in seawater: Implication toward the formation of marine humic substances. *Limnology and Oceanography*, 42: 1454-1462.

Madronich, S., McKenzie, R. L., Caldwell, M. M., y Björn, L. O. 1995. Changes in ultraviolet radiation reaching the Earth's surface. *Ambio*, 24: 143-152.

McKnight, D. M., Andrews, E. D., Spaulding, S. A., y Aiken, G. R., 1994. Aquatic fulvic acids in algal-rich antarctic ponds. *Limnology and Oceanography*, 39: 1972-1979.

Miller, W. L. y Zepp, R. G. 1995. Photochemical production of dissolved inorganic carbon from terrestrial organic matter: Significance to the oceanic organic carbon cycle. *Geophysical Research Letters* 22: 417-420.

Morris, D. P., Zagarese, H., Williamson, C. E., Balseiro, E. G., Hargreaves, B. R., Modenutti, B., Moeller, R., y Queimalinos, C. 1995. The attenuation of solar UV radiation in lakes and the role of dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography*, 40: 1381-1391.

Morris, D. P., y Hargreaves, B. R. 1997. The role of photochemical degradation of dissolved organic carbon in regulating the UV transparency of three lakes on the Pocono Plateau. *Limnology and Oceanography*, 42: 239-249.

Neff, J. C. y Asner G. P. 2001. Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: synthesis and a model. *Ecosystems* 4: 29-48.

Rasmussen, J. B., Godbout, L. y Schallenberg, M. 1989. The humic content of lake water and its relationship to watershed and lake morphometry. *Limnology and Oceanography* 34: 1336-1343.

Reche, I. y Pace, M. L. 2002. Linking dynamic of dissolved organic carbon in a forested lake with environmental factors. *Biogeochemistry* 61: 21-36.

Reche, I., Pace, M. L., y Cole, J. J. 1998. Interactions of photobleaching and inorganic nutrients in determining bacterial growth on colored dissolved organic carbon. *Microbial Ecology* 36: 270-280

Reche, I., Pace, M. L., y Cole, J. J. 1999. Relationship of trophic and chemical conditions to photobleaching of dissolved organic matter in lake ecosystems. *Biogeochemistry*, 44: 259-280.

Reche, I., Pace, M. L., y Cole, J. J. 2000. Modeled effects of dissolved organic carbon and solar spectra on photobleaching in lake ecosystems. *Ecosystems* 3: 419-432.

Rocco, V.E., Oppezzo, O., Pizarro, R., Sommaruga, R., Ferraro, M. y Zagarese H.E. 2002. Ultraviolet damage and counteracting mechanisms in the freshwater copepod *Boeckella poppei* from the Antarctic Peninsula. *Limnology and Oceanography* 47: 829-836.

Sommaruga, R. y García-Pichel, F. 1999. UV-absorbing mycosporine-like compounds in planktonic and benthic organisms from a high-mountain lake. *Archiv für Hydrobiologie* 144: 255-269.

Sun, L., Perdue, E. M., Meyer, J. L., y Weis, J. 1997. Use of elemental composition to predict bioavailability of dissolved organic matter in a Georgia river. *Limnology and Oceanography*, 42: 714-721.

Whitehead, R. F., De Mora, S., Demers, S., Gosselin, M., Monfort, P., y Mostajir, B. 2000. Interactions of UVB radiation mixing and biological activity on photobleaching of natural DOM: a mesocosm study. *Limnology and Oceanography* 45: 278-291.

Yan, N. D., Keller, W., Scully, N. M., Lean, D. R. S., y Dillon, P. J. 1996. Increased UV-B penetration in a lake owing to drought-induced acidification. *Nature* 381: 141-143.

Zagarese H. E. 1998. Efecto de la radiación ultravioleta sobre los ecosistemas acuáticos. *Ciencia Hoy* 8: 22-29.

Zagarese H. E. y Williamson C. E. 1994. Modeling the impacts of UV-B radiation on ecological interactions in freshwater and marine ecosystems. En: *Stratospheric Ozone Depletion/ UV-B Radiation in the Biosphere*. (eds. Biggs R.H. y Joyner M.E.B.) pp.315-328, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany