

Respuestas eco-evolutivas frente a la radiación ionizante en anfibios de Chornobyl*

Pablo Burraco¹ y Germán Orizaola^{2,3}

¹Estación Biológica de Doñana-CSIC, Sevilla

²IMIB-Instituto Mixto de Investigación en Biodiversidad (Universidad de Oviedo-CSIC-Principado de Asturias) Mieres, Asturias

³Unidad de Zoología, Departamento de Biología de Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo, Oviedo, Asturias. burraco@ebd.csic.es, orizaolagerman@uniovi.es

En la actualidad, la vida silvestre está expuesta a intensas presiones derivadas de la actividad humana, lo que ha generado importantes cambios ecológicos y evolutivos en multitud de sistemas naturales. Procesos como la destrucción del hábitat y su fragmentación, el cambio climático, la dispersión de especies exóticas o la liberación de contaminantes al medio ambiente están modificando de manera radical las condiciones de vida de numerosos organismos tanto a escala local como global. Entender los efectos de esos cambios, incluyendo la capacidad de adaptación de

diferentes poblaciones y especies, es vital para poder establecer criterios de conservación adecuados.

Uno de los contaminantes que puede impactar de forma más severa en los organismos vivos son las sustancias radiactivas. Desde el origen de la vida en nuestro planeta, los organismos vivos han estado expuestos a diferentes fuentes de radiación, y lo continúan estando. Esta radiación puede tener un origen natural pero, últimamente, también un origen artificial, generado por la actividad humana. La ra-

diación que experimentan los organismos vivos de forma natural proviene fundamentalmente de las radiaciones ultravioleta e ionizante. La ultravioleta deriva de la actividad solar, mientras que la radiación ionizante natural se debe tanto a radiación cósmica de fondo, como a compuestos radiactivos naturales (como por ejemplo, el radón), y es conocida como “radiación de fondo”. La radiación ionizante generada por la actividad humana ha pasado a formar parte de sistemas naturales como consecuencia, fundamentalmente, de pruebas de armas atómicas y de accidentes en instalaciones nucleares. Entre estos últimos, los accidentes ocurridos en las centrales nucleares de Chernobyl (Ucrania) en 1986 y Fukushima (Japón) en 2011 causaron la mayor liberación accidental de compuestos radiactivos al medio natural en la historia.

La radiación ionizante, generada durante la desintegración de compuestos radiactivos, tiene la energía y el tamaño preciso para penetrar en las células y dañar su material genético. Este daño puede producirse de manera directa, mediante la rotura físi-

ca de las cadenas de ADN (roturas simples, dobles o múltiples), o de manera indirecta cuando las ondas radiactivas interactúan con moléculas de agua, generando radicales libres que pueden, a su vez, dañar las cadenas de ADN. Además, la exposición a radiación ionizante puede conllevar daño en otros elementos importantes para la estabilidad celular y del organismo. El nivel de daño depende de la tasa de exposición a la radiación, que es función de la intensi-

dad de la radiación experimentada y del tiempo de exposición. Una tasa de exposición alta puede implicar muerte celular, el deterioro de la condición física de un individuo e incluso causar su muerte. Si dicho daño no es muy ge-

neralizado, éste puede ser corregido por la maquinaria de reparación celular, pero si este sistema no logra reparar los daños o comete errores durante la reparación del material genético, el resultado será la generación de mutaciones. Las mutaciones adquiridas a consecuencia de la exposición a radiación de alta intensidad son fuente de numerosos problemas de salud, incluyendo diversas formas de cáncer. Por el contrario, la generación de mutaciones a consecuencia de la exposición a radiación

*La radiación ionizante,
generada durante la
desintegración de compuestos
radiactivos, tiene la energía
y el tamaño preciso para
penetrar en las células y
dañar su material genético*

natural de fondo se considera una de las mayores fuentes de variabilidad genética a lo largo de la historia evolutiva.

El accidente de Chornobyl y su impacto sobre la fauna

El 26 de abril de 1986, durante una prueba de seguridad realizada en el reactor número 4 de la central nuclear Vladimir Ilich Lenin, situada en el norte de Ucrania, el reactor entró en una reacción descontrolada que generó un sobrecalentamiento y un aumento de la presión en el mismo. La pérdida de control de la reacción produjo varias explosiones que volaron la tapa del reactor. El núcleo del reactor, con todo el combustible nuclear en su interior, quedó expuesto al aire y se generó, además, un incendio en las barras de grafito que actuaban como moderadoras de la reacción. Como consecuencia de todos estos eventos, se liberó una gran cantidad de material radiactivo que se distribuyó por amplias zonas del este, centro y norte de Europa. No se sabe con seguridad la cantidad de material radiactivo liberado en el accidente, pero se estima que fue varios cientos de veces mayor que el contenido en las bombas atómicas lanzadas por el ejército de Estados Unidos sobre las ciudades japonesas de Hiroshima y Nagasaki en 1945.

La generación de mutaciones a consecuencia de la exposición a radiación natural de fondo se considera una de las mayores fuentes de variabilidad genética a lo largo de la historia evolutiva

El accidente de Chornobyl tuvo un impacto severo inicial sobre los organismos vivos (Beresford et al., 2016). Uno de los escenarios que mejor refleja las consecuencias del accidente es el conocido como “bosque rojo”, un pinar cercano a la central nuclear que recibió las dosis más altas de radiación tras el accidente, provocando la muerte instantánea de todos los árboles de esa zona, cuyas acículas se volvieron rojas. El impacto sobre la fauna, si bien imposible de cuantificar con precisión en los momentos iniciales, también fue muy importante. Se han descrito efectos como el aumento de mutaciones, pérdida de fertilidad, alteraciones inmunitarias, o la aparición de cataratas o leucemia (Møller y Mousseau, 2006).

Han pasado casi cuatro décadas desde el accidente y los niveles de radiación en el entorno de Chornobyl han descendido más de un 90% dada la transformación

natural de los compuestos radiactivos. Además, los isótopos radiactivos con una mayor capacidad de generar daño biológico, como los de yodo (^{131}I), son aquellos con periodos de semi-desintegración más cortos, y hace décadas que ya no están presentes en Chornobyl. Estudios recientes han mostrado que la zona alberga una gran abundancia y diversidad de fauna, siendo ocupada por un gran número de especies amenazadas a nivel regional y continental (e.g. Deryabina *et al.*, 2015; Beresford *et al.*, 2023). Todavía existe debate científico sobre los efectos a largo plazo del accidente en la vida silvestre (Møller y Mousseau, 2006; Beresford *et al.*, 2020), pero comienza a existir un consenso generalizado sobre el papel de la Zona de Exclusión de Chornobyl como ejemplo de renaturalización pasiva (gracias a la ausencia casi total del ser humano en la zona) y como una de las mayores reservas naturales del continente europeo (Perino *et al.*, 2019).

Anfibios y radiación ionizante

En 2016 iniciamos un proyecto de investigación para examinar la situación actual de la fauna en la zona afectada por la contaminación del accidente de Chornobyl. El objetivo principal era analizar las respuestas ecológicas y evolutivas de

la exposición a radiación ionizante en un contexto natural. Nuestros trabajos se han centrado principalmente en los anfibios y en concreto en la rana de San Antonio oriental (*Hyla orientalis*; Figura 1), una especie críptica estrechamente emparentada con la rana de San Antonio europea (*Hyla arborea*) que se distribuye por Asia Menor y el sudeste de Europa. Esta especie se reproduce en primavera y presenta, en general, una coloración dorsal verde brillante (Figura 1).

Los anfibios son excelentes modelos de estudio para examinar los efectos de la contaminación radiactiva sobre los organismos vivos, por varios motivos (Orizaola, 2022). Por un lado, la mayoría de especies de anfibios mantiene un ciclo de vida complejo, con una etapa acuática (fase embrionaria y larvaria) y otra terrestre (fases juvenil y adulta, generalmente también ligadas a zonas acuáticas, al menos para la reproducción), lo que hace que a lo largo de su vida estén expuestos a los compuestos radiactivos presentes en ambos ambientes. Esto también facilita el cálculo de los niveles de radiación a los que un individuo ha estado expuesto a lo largo de su ciclo vital, algo imprescindible para establecer la relación entre la dosis recibida y los efectos analizados. Por otro lado, los anfibios tienen, en general, una capacidad de dispersión limitada, y en muchos casos vuelven a reproducirse en



Figura 1. Macho de rana de San Antonio oriental (*Hyla orientalis*) durante la temporada de reproducción, entorno de Slavutych, Ucrania, junio de 2019.

las mismas masas de agua en las que nacieron (i.e. alta filopatría), lo que facilita el diseño de estudios ecológicos que investiguen *in situ* el impacto de la radiación. Además, los estadios iniciales del ciclo de vida de los anfibios (embriones y larvas) se usan frecuentemente en estudios experimentales de laboratorio, lo que permite examinar, bajo condiciones controladas de ambiente común los mecanismos subyacentes a algunos de los patrones observados en condiciones de campo. Como vertebrados, se conocen en detalle procesos eco-fisiológicos, así como de regulación genética y epigenética de su desarrollo, lo que permite examinar con mayor precisión los efectos biológicos de la exposición a radiación. Finalmente, por

su proximidad filogenética a los humanos (considerando los organismos utilizados en experimentos de radioecología) algunos de los efectos observados pueden ser extrapolados a nuestra especie, una vez considerados los diferentes niveles de exposición y de sensibilidad a radiaciones ionizantes.

Efectos de la exposición crónica a radiación ionizante en anfibios de Chernobyl

Nuestros primeros trabajos se centraron en examinar en detalle el nivel de radiación absorbida por los individuos estudiados. La gran mayoría de estudios

previos habían considerado únicamente la radiación ambiental de las localidades de estudio como medida de la exposición de un organismo (e.g. Møller y Mousseau, 2006), lo que puede llevar a cometer errores de estimación de la radiación experimentada por los organismos en condiciones naturales (Beresford et al., 2020). En nuestro caso, calculamos la dosis total experimentada

por cada individuo como una medida de la dosis interna absorbida, considerando el nivel de cesio (^{137}Cs) contenido en músculo y estroncio (^{90}Sr) contenido en hueso, combinada con los niveles de radiación ambiental y considerando diversos factores de corrección (Burraco et al., 2021b). A partir de estas medidas hemos descubierto que ninguno de los ejemplares de *Hyla orientalis* capturados

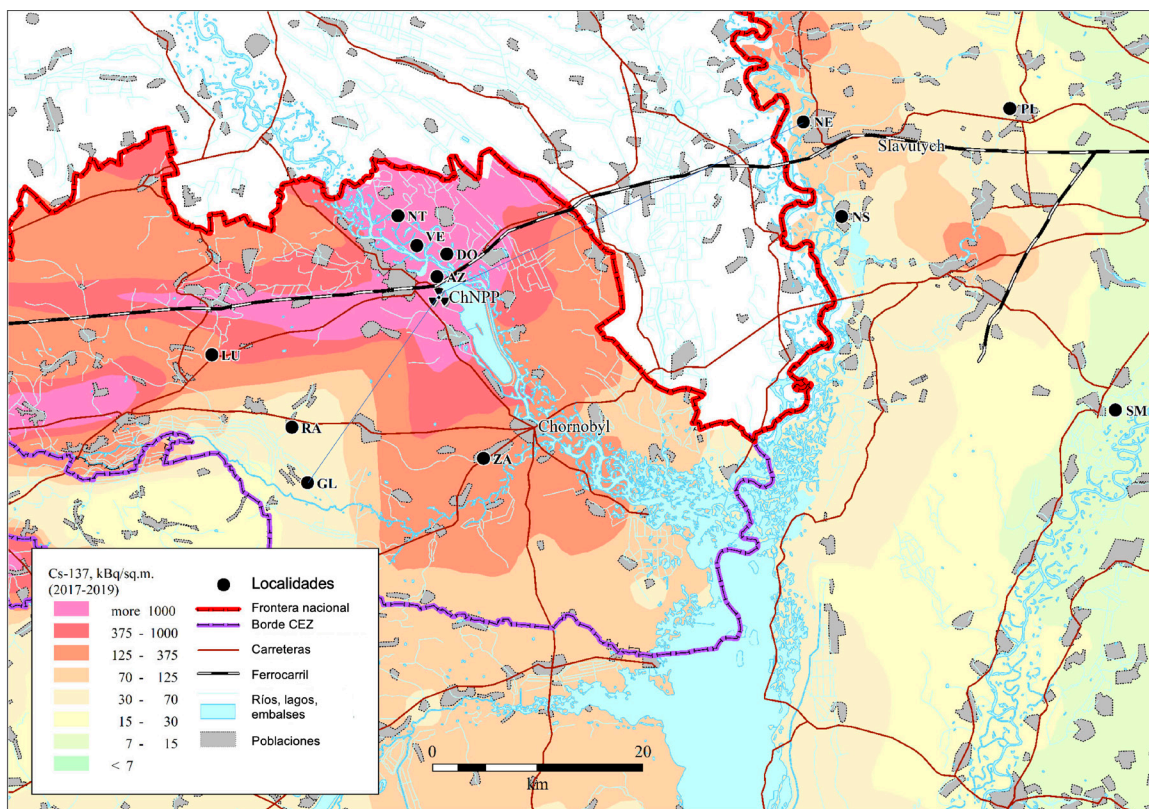


Figura 2. Localidades muestreadas durante el proyecto sobre las respuestas eco-evolutivas de la exposición a radiación en anfibios de Chernóbil.

en Chornobyl tenía niveles de radiación por encima de los considerados como relevantes para causar efectos biológicos según recomendaciones de instituciones internacionales (Burraco et al., 2021b). Esto lo observamos incluso en ranas capturadas en zonas que se encuentran, aún hoy en día, entre las que poseen los niveles más altos de radiación del planeta (Figura 2).

En estudios posteriores no hemos detectado cambios relevantes en parámetros morfológicos y fisiológicos medidos a lo largo de un gradiente de radiación que comprendía tanto zonas sin contaminación radiactiva como algunas altamente contaminadas. No encontramos diferencias a lo largo de este gradiente de radiación ni cuando medimos parámetros sanguíneos asociados a daño fisiológico (Burraco et al., 2021a), ni daño orgánico (Burraco et al. 2023), ni en niveles de estrés oxidativo (Burraco y Orizaola, 2022). Tampoco encontramos cambios en la edad o marcadores de envejecimiento (la longitud de los telómeros de sus cromosomas) de los ejemplares estudiados en

múltiples localidades en el área de Chornobyl (Burraco et al. 2024). Todos estos resultados indican que, como sugerían los valores de exposición radiológica, los niveles de radiación experimentados en la actualidad por los anfibios en Chornobyl no son suficientes para causar un daño biológico significativo.

Evolución rápida de melanismo en anfibios de Chornobyl

Uno de los campos de investigación más interesantes relativos al impacto biológico del accidente de Chornobyl en la actualidad, se centra en examinar la posible aparición de procesos de adaptación a la radiación en los organismos vivos (Møller y Mousseau, 2016). Una exposición aguda a radiación ionizante puede generar una intensa presión selectiva, favoreciendo la aparición de respuestas adaptativas rápidas. Si bien los niveles de radiación actuales podrían no ser suficientes para generar este tipo de respuestas, los niveles registrados inmediata-

Los niveles de radiación experimentados en la actualidad por los anfibios en Chornobyl no son suficientes para causar un daño biológico significativo

Las moléculas de melanina podrían tener una doble función: la de bloquear de manera mecánica parte de la radiación ionizante, y la de neutralizar parte de los radicales libres generados por la radiación

mente después del accidente fueron dos órdenes de magnitud superiores, lo que podría haber dado lugar a fuertes procesos selectivos. Algunos estudios previos han sugerido la posible existencia de respuestas adaptativas frente a la exposición crónica a radiación ionizante en aves de Chernobyl, mediada por la producción de pigmentos melánicos como la eumelanina (Galván *et al.*, 2014). Otros estudios en hongos y levaduras han revelado también que la coloración basada en melanina puede mitigar el impacto de diferentes formas de radiación, incluida la ionizante

(e.g. Dadachova *et al.*, 2008). En el contexto de la exposición a radiación, las moléculas de melanina podrían tener una doble función: la de bloquear de manera mecánica parte de la radiación ionizante, y la de neutralizar parte de los radicales libres generados por la radiación, reduciendo así su impacto sobre las células.

En nuestro trabajo en Chernobyl, y tras detectar ejemplares completamente melánicos en nuestra especie de estudio (Figura 3), nos propusimos investigar en detalle la relación entre los niveles de radiación

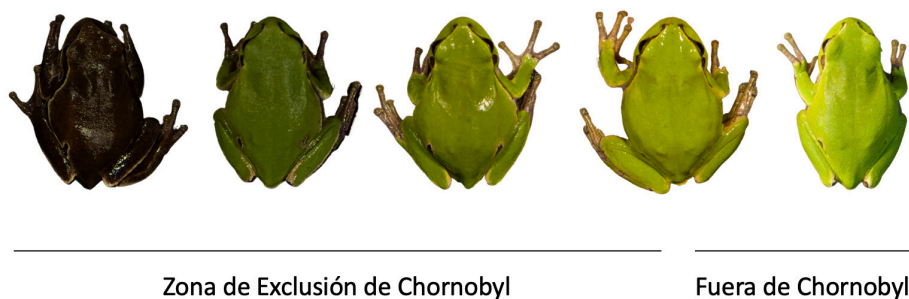


Figura 3. Rango de variación de la coloración dorsal en machos reproductores de rana de San Antonio oriental (*Hyla orientalis*) muestreados en el norte de Ucrania.

absorbidos por las ranas y su coloración corporal. Para ello, a lo largo de tres años (2017-2019) capturamos 189 machos durante la temporada de cría (mayo-junio) en doce localidades distribuidas por todo el gradiente de radiación experimentado por la especie en el norte de Ucrania. Este muestreo incluyó ocho localidades dentro de la Zona de Exclusión de Chornobyl, alcanzando los $16 \mu\text{Sv/h}$ de radiación ambiental media (la radiación natural de fondo en la zona, así como en la mayor parte del planeta, se sitúa de media en torno a $0,1\text{-}0,2 \mu\text{Sv/h}$), con picos de hasta unos $200 \mu\text{Sv/h}$. Además, utilizamos como localidades control cuatro zonas situadas en los alrededores de la ciudad de Slavutych, a unos 100 km al este de Chornobyl, que mantienen niveles de radiación en torno a $0,1 \mu\text{Sv/h}$ (Burraco y Orizaola 2022). Para cada individuo estimamos el nivel de radiación total absorbida (integrando exposición ambiental y exposición interna acumulada en huesos y músculo; Burraco *et al.*, 2021b) y tomamos diversas medidas morfológicas, además de una fotografía dorsal para cuantificar su coloración con la ayuda de una escala de color y mediante el uso de técnicas de análisis

de imagen. Además, tomamos muestras de tejido muscular para estimar los niveles de diferentes parámetros asociados a estrés oxidativo, que suelen aumentar con la exposición a radiación ionizante.

Los análisis de coloración mostraron que no existía una relación significativa entre la luminancia dorsal de las ranas muestreadas y los niveles de radiación experimentados por cada individuo en la actualidad (Figura 4a). La luminancia es

un rasgo integrador que describe la luminosidad que emerge de una superficie y es percibida por un individuo. Los valores de luminancia se distribuyen en un rango de 0 a 100 % de reflectancia,

correspondientes a los estándares de luminancia del blanco y el negro, respectivamente (Burraco y Orizaola, 2022). En cambio, detectamos una relación directa entre la luminancia dorsal de los anfibios y la distancia a zonas que experimentaron los máximos niveles de radiación inmediatamente después del accidente ($^{137}\text{Cs} > 3700 \text{ kBq/m}^2$ en mayo de 1986; Figura 4b). Las localidades que experimentaron los niveles más agudos de radiación tras la explosión en el reactor nuclear se carac-

Detectamos una relación directa entre la luminancia dorsal de los anfibios y la distancia a zonas que experimentaron los máximos niveles de radiación

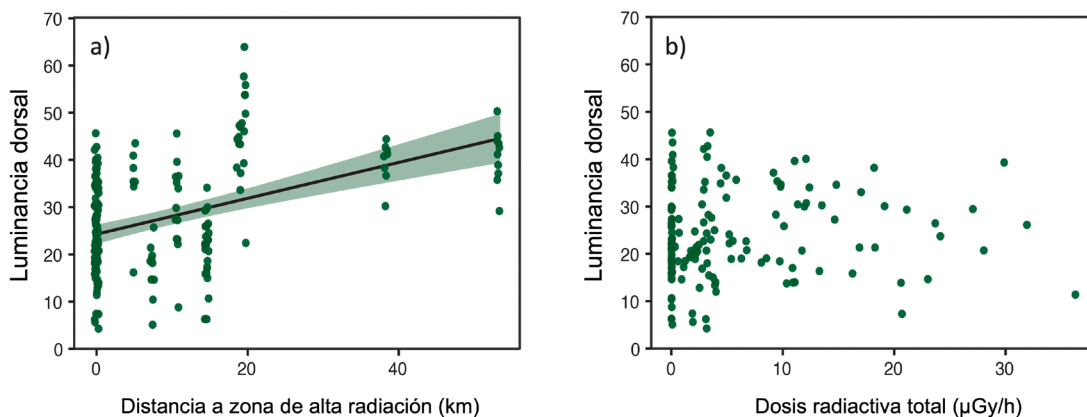


Figura 4. Efectos de a) la tasa de dosis radiactiva absorbida, y b) la proximidad a la zona de máxima radiación tras el accidente en la central nuclear de Chornobyl en 1986, sobre la luminancia de la coloración dorsal de machos de rana de San Antonio oriental (*Hyla orientalis*) en el norte de Ucrania (expresada en porcentaje; modificado a partir de Burraco y Orizaola, 2022).

terizaron por la presencia de individuos mucho más oscuros, incluidos ejemplares completamente melánicos (Figura 3). En general, las ranas de la Zona de Exclusión de Chornobyl eran un 40% más oscuras que las de las localidades control fuera de Chornobyl (Burraco y Orizaola, 2022). En cambio, los ejemplares examinados en las localidades control presentaban, en términos generales, la coloración verde característica de la especie a lo largo de su área de distribución (Figura 3). El mantenimiento de una coloración oscura en la piel de los individuos examinados no estuvo asociado a costes fisiológicos, ni relativos a la condición corporal de los individuos, ni en términos de estrés oxidativo (cuantificación de las enzimas an-

tioxidantes catalasa, glutatión reductasa y glutatión peroxidasa; así como daño en lípidos; Burraco y Orizaola, 2022).

Diversos estudios realizados en Chornobyl han sugerido que la magnitud de los efectos de la radiación sobre diferentes especies depende en gran medida de la dosis recibida en el periodo inicial posterior al accidente, considerados extremos para el normal desarrollo de los organismos vivos (Geras'kin *et al.*, 2008). Esto concuerda con nuestras observaciones y refuerza la idea de que la exposición histórica a la radiación, y no la exposición actual, podría ser la responsable de algunos de los efectos detectados en el área para otros organismos (Møller y Mous-

seau, 2006). Examinar este aspecto, junto a una correcta evaluación de los niveles de radiación a los que están expuestos los organismos en la actualidad, son aspectos claves de la investigación futura en este sistema y resultan esenciales para una correcta evaluación de los efectos a medio y largo plazo del accidente en la central nuclear de Chornobyl (Beresford et al., 2020).

En diversas especies de anfibios la coloración de los machos puede cambiar de manera plástica durante la estación reproductora en respuesta a cambios en factores como la intensidad del canto de otros machos o cambios de temperatura. En nuestra especie de estudio se han observado variaciones en el color de la piel en respuesta a cambios en el color del ambiente en el que se encuentran (por ejemplo, cambios en el color del sustrato o la vegetación). Por todo ello, decidimos examinar si las diferencias observadas en la coloración de los machos se debían a un cambio plástico rápido inducido por señales ambientales como estrés post captura o variaciones en el color del fondo ambiental. Diseñamos un experimento en el que mantuvimos durante dos días en condiciones de laboratorio a machos de *Hyla orientalis* capturados en las localidades de cría. Todos los individuos que se capturaron eran machos adultos activos durante la fase reproductora que se encontraban

en zonas inundadas con condiciones similares de temperatura, turbidez y pH. A la mitad de los individuos los mantuvimos en un ambiente oscuro y a la otra mitad en un ambiente claro, para estudiar si la coloración podía cambiar de manera rápida en función de la coloración ambiental (Burraco y Orizaola, 2022). Fotografiamos a cada individuo al inicio y al final del experimento, cuantificando la luminancia de la piel del dorso a través de fotografías. No observamos ningún cambio significativo en la coloración de los individuos ni durante la duración del experimento ni entre ambientes de distinto color, con lo que pudimos descartar que la coloración observada cambie de manera rápida durante el período reproductor en el que se muestrearon los individuos (Burraco y Orizaola, 2022).

Las ranas del género *Hyla* presentan cierta variabilidad natural en su coloración, incluyendo la aparición esporádica de individuos oscuros o grises. En nuestro estudio, también detectamos algunos individuos con coloración verde oscura en las localidades control situadas fuera de Chornobyl (Figura 4a), si bien en proporciones muy bajas. Esta variabilidad natural en la coloración, junto al papel protector de la melanina frente a la radiación, sugiere que en este sistema habría podido ocurrir un proceso rápido de selección natural direccional mediado por un factor

En este sistema habría podido ocurrir un proceso rápido de selección natural direccional mediado por un factor selectivo extremo como los niveles agudos de radiación experimentados

selectivo extremo como los niveles agudos de radiación experimentados en el momento del accidente. En este sentido, se podría esperar que aquellos individuos con una mayor concentración de melanina en la piel experimentarían un menor daño por la exposición aguda a radiación, reduciendo su mortalidad y favoreciéndose el aumento de su frecuencia dentro de la población en las siguientes generaciones. La baja capacidad de dispersión y alta filopatría al ambiente natal característica de muchos anfibios podría haber favorecido un proceso selectivo rápido de estas características, aumentando la prevalencia de la coloración oscura en las ranas de Chornobyl.

Hasta donde sabemos, no existen muestras de estas ranas recolectadas

en el área de Chornobyl antes o inmediatamente después del accidente, ni información sobre posibles cambios en su coloración en ese periodo, lo que nos impide comparar la coloración de la piel en la actualidad y en el pasado. Esto, junto a las limitaciones propias del trabajo de campo, hace necesario el desarrollo de aproximaciones alternativas para la búsqueda de señales adaptativas y mecanísticas tanto en campo (por ejemplo, a través de trasplantes recíprocos) como en laboratorio (mediante experimentos de exposición a radiación en ambiente común) que permitan examinar en detalle los efectos a largo plazo de la exposición a radiación ionizante, y en particular el papel protector de los pigmentos melánicos frente a este tipo de radiación.

* A lo largo de este artículo se utiliza el nombre Chornobyl, en ucraniano, en lugar de Chernobyl, en ruso, que ha sido usado de forma más común hasta la actualidad.

Bibliografía

- Beresford, N.A., Fesenko, S., Konoplev, A. et al. 2016. Thirty years after the Chernobyl accident: What lessons have we learnt? *Journal of Environmental Radioactivity*, 157: 77–89.
- Beresford, N., Horemans, N., Copplestone, D. et al. 2020. Towards solving a scientific controversy – The effects of ionising radiation on the environment. *Journal of Environmental Radioactivity*, 211: 106033.
- Beresford, N.A., Gashchak, S., Wood, M.D. et al. 2023. Mammals in the Chornobyl Exclusion Zone's Red Forest: a motion-activated camera trap study, *Earth Systems Science Data*, 15: 911–920.
- Burraco, P. y Orizaola, G. 2022. Ionizing radiation and melanism in Chornobyl tree frogs. *Evolutionary Applications*, 15: 1469–1479.
- Burraco, P., Bonzom, J.-M., Car, C. et al. 2021a. Lack of impact of radiation on blood physiology biomarkers of Chernobyl tree frogs. *Frontiers in Zoology*, 18: 33.
- Burraco, P., Car, C., Bonzom, J.-M. et al. 2021b. Assessment of exposure to ionizing radiation in Chernobyl tree frogs (*Hyla orientalis*). *Scientific Reports*, 11: 20509.
- Burraco, P., Gabor, C., Bryant, A. et al. 2024. Ionizing radiation has negligible effects on the age, telomere length, and corticosterone levels of Chornobyl tree frogs. *Biology Letters*, 20: 20240287.
- Burraco, P., Salla, R. y Orizaola, G. 2023. Exposure to ionizing radiation and liver histopathology in the tree frogs of Chornobyl (Ukraine). *Chemosphere*: 315, 137753.
- Dadachova, E., Bryan, R.A., Howell, R.C. et al. 2008. The radioprotective properties of fungal melanin are a function of its chemical composition, stable radical presence and spatial arrangement. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 21: 192–199.
- Deryabina, T.G., Kuchmel, S.V., Nagorskaya, L.L. et al. 2015. Long-term census data reveal abundant wildlife populations at Chernobyl. *Current Biology*, 25: 824–826.
- Galván, I., Bonisoli-Alquati, A., Jenkinson, S. et al. 2014. Chronic exposure to low-dose radiation at Chernobyl favours adaptation to oxidative stress in birds. *Functional Ecology*, 28: 1387–1403.
- Geras'kin, S.A., Fesenko, S.V. y Alexakhin, R.M. 2008. Effects of non-human species irradiation after the Chernobyl NPP accident. *Environment International*, 34: 880–897.
- Møller, A.P. y Mousseau, T.A. 2006. Biological consequences of Chernobyl: 20 years on. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 200–207.
- Møller, A.P. y Mousseau, T.A. 2016. Are organisms adapting to ionizing radiation at Chernobyl? *Trends in Ecology and Evolution*, 31: 281–289.
- Orizaola, G. 2022. Amphibians in field radioecology: a review and perspective. En: M.D. Wood, C.E. Mothersill, G. Tsakanova, T. Cresswell y G.E. Woloschak (eds.), *Biomarkers of Radiation in the Environment - Robust Tools for Risk Assessment*, pp. 185–203. NATO Science for Peace and Security Series A: Chemistry and Biology. Springer, pp. 185–203.
- Perino, A., Pereira, H.M., Navarro, L.M. et al. 2019. Rewilding complex ecosystems. *Science*, 26: eaav5570.