Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias

Inmaculada Perdomo Reyes · Sabrina Clemente et al. · Águeda M. González-Rodríguez
Covadonga Rodríguez & José A. Pérez · Carolina Martínez Pulido

Mujeres de la Ciencia

XVII Semana Científica Telesforo Bravo

Mujeres de la Ciencia

Editado
por
Julio Afonso-Carrillo

XVII Semana Científica Telesforo Bravo
INSTITUTO DE ESTUDIOS HISPÁNICOS DE CANARIAS
2022

© Los autores
© De esta edición: 2022, Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias,
C/. Quintana, 18. Puerto de la Cruz, Tenerife,
Islas Canarias, E-38400.
www.iehcan.com

Imagen de portada: Paula Calavera

Maquetación de portada y Preimpresión:
Javier Figueroa

Primera edición: octubre 2022

Imprime:
Litografía La Palma
C/ El Galión 18 - 38700 Santa Cruz de La Palma
CIF: B38340501

Depósito Legal: TF 649-2022

ISBN: 978-84-09-44138-9

Presentación

El informe «Científicas en Cifras 2021», elaborado por el Ministerio de Ciencia e Innovación con el propósito de analizar la presencia de las mujeres en la actividad científica en España (particularmente en los Organismos Públicos de Investigación –OPIs– y las universidades), indica que las mujeres ya representan el 41% del personal investigador de nuestro país. Las investigadoras se reparten de manera desigual: son el 52% en las OPIs, el 43% en las universidades y el 31% en el sector empresarial. Aunque es cierto que estos datos resultan francamente alentadores, también es oportuno reconocer que todavía resta un considerable trecho por recorrer para alcanzar la tan ansiada igualdad. Sin ir más lejos, un titular de prensa nacional de este pasado verano destacaba, a propósito de la preinscripción universitaria, que la brecha de género marcaba de nuevo la elección de carreras y que el talento femenino era minoritario en estudios clave para el país. Estas discrepancias de género resultan alarmantes puesto que es precisamente en las carreras donde radicarán los empleos del futuro, la base de la innovación, el crecimiento inclusivo y el desarrollo sostenible. Pero no es solo que haya pocas mujeres en estas disciplinas, sino que además todavía ellas deberán salvar dificultades y estarán sometidas a discriminaciones de las que se libran sus compañeros. Una materia particularmente sensible, porque la desigualdad del presente influirá de manera concluyente en la desigualdad del futuro.

Venimos de un pasado, aún no muy lejano, en que los usos sociales imperantes relegaban a las mujeres al ámbito de la casa y al cuidado de la familia. Aunque es posible que ahora nos parezca inconcebible o que genere un cierto bochorno, es oportuno recordar lo reciente que quedan la aplicación de vetos y las limitaciones que impedían a la mayoría de las mujeres salir de la esfera doméstica para participar en cualquier tipo de actividad social o

laboral. La estructura de la sociedad de antaño, diseñada y supeditada a las decisiones del hombre, condenó a la mujer a un papel estrictamente secundario. De manera que la participación en el avance del conocimiento y en el progreso científico fueron actividades reservadas exclusivamente a los varones, aunque es de justicia reconocer que, a pesar de todo, fueron numerosas las mujeres que demostraron su extraordinario talento para la ciencia, a pesar de las incontables barreras levantadas para tratar que desistieran de su empeño.

Afortunadamente, el papel de la mujer en la sociedad ha experimentado una profunda transformación muy evidente desde mediados del pasado siglo. Las mujeres se han incorporado colectivamente a la vida social y al mercado laboral, lo que ha supuesto que su papel en la familia y en su estructura también se haya modificado. Y como en otras muchas actividades laborales, se fueron incorporando paulatinamente al mundo de la investigación científica. No sin dificultades, a veces padeciendo discriminación y sometidas a un largo catálogo de injusticias. Aunque algunos mecanismos directos diseñados para excluir a las mujeres de ciertas instituciones científicas ya se han suprimido, todavía es limitada su participación en algunas disciplinas. Persisten barreras estructurales de tipo social que frenan un mayor avance profesional de las mujeres, e incluso subyace la idea de que las diferencias sexuales han sido utilizadas por las sociedades pasadas para intentar justificar una distribución desigual del trabajo y del poder.

Un análisis más pormenorizado del informe «Científicas en Cifras 2021» permite comprobar que en la actualidad las mujeres se incorporan a las carreras científicas con una tasa superior a la de los hombres, pero no en todas las áreas. Las mujeres representan hoy el 56% de las universitarias en España, pero en ciertas disciplinas, como las ingenierías o las tecnologías, su presencia aún es significativamente reducida, en torno al 25%. También en lo que respecta a la carrera investigadora se detecta una escasa representación de mujeres en el nivel de mayor categoría profesional (aquí son solo una cuarta parte), lo que evidencia que existe una segregación vertical de género. Una segregación a la que con frecuencia se alude como «techo de cristal», y que también ocurre en los órganos de gobierno unipersonales de universidades y OPIs, donde las rectoras y directoras de institutos o centros de investigación representan también solo una cuarta parte.

Uno de los actuales retos es la eliminación de ese «techo de cristal», conjunto de obstáculos invisibles pero efectivos que impide a las mujeres acceder a los principales puestos de decisión, a pesar de tener la misma cualificación y méritos que sus compañeros. Se vincula en gran medida con el rol que se les sigue adjudicando casi exclusivamente de responsables del hogar y del cuidado de la familia, y a las enormes dificultades que encuentran para conciliar la vida laboral, familiar y personal. También contribuyen algunos estereotipos que se resisten a desaparecer, como la creencia de que

los hombres se van a implicar más y a tener menos ausencias; la cultura masculinizada que construye redes donde las mujeres no tienen acceso; las políticas de promoción poco objetivas, o el tener que afrontar un sinfín de prejuicios a los que los hombres no se enfrentan. Todo esto influye en esa tasa inferior de crecimiento profesional.

En las últimas décadas las políticas públicas, conscientes de esta situación, han promovido numerosas actuaciones con el propósito de favorecer una participación igualitaria de mujeres y hombres. La ciencia no puede prescindir del talento de las mujeres, que representan más de la mitad de la población, y la igualdad entre hombres y mujeres es una cuestión de democracia y de justicia social. Muchas de las iniciativas puestas en marcha demuestran que la baja presencia de las mujeres en las tareas científicas es considerada un problema y que hay sensibilidad para conseguir solucionarlo. Así, la política de la Unión Europea en el ámbito de la investigación y la innovación, articulada principalmente a través del Espacio Europeo de Investigación, ha incorporado entre sus prioridades la igualdad de género y la perspectiva de género en la investigación. En ese marco están definidas acciones que abordan los desequilibrios de género en las instituciones de investigación e integran la dimensión de género y el análisis de sexo/género en su contenido. Estos aspectos están incluidos en el Programa Marco de Investigación e Innovación Horizonte 2020, así como en el Programa Marco Horizonte Europa (2021-2027).

La Asamblea General de Naciones Unidas, en una resolución de diciembre de 2015, declaró el 11 de febrero «Día Internacional de las Mujeres y las Niñas en la Ciencia» reconociendo el papel clave que desempeñan las mujeres en la comunidad científica y la tecnología. La resolución ensalza las iniciativas promovidas para apoyar a las mujeres científicas, el acceso de las mujeres y las niñas a la educación, la capacitación y la investigación en los ámbitos de la ciencia, la tecnología, la ingeniería y las matemáticas.

De manera que, cada año, la jornada del 11 de febrero se convierte en un escaparate en el que numerosas instituciones y medios de comunicación ceden el protagonismo a las mujeres de la ciencia para no solo publicitar la contribución femenina al progreso de la ciencia, sino sobre todo para remarcar que niñas y mujeres se encuentran en franca minoría en las disciplinas de ciencias, tecnología, ingeniería y matemáticas (STEM, por sus siglas en inglés), y que es necesario que aporten su talento para su progreso.

En 2015 la UNESCO lanzó el Proyecto SAGA (STEM and Gender Advancement – STEM y Avance de Género), que tiene como objetivo principal ofrecer a los gobiernos herramientas para ayudar a reducir la actual brecha de género que existe a nivel global en todos los niveles de la educación y la investigación. También la ONU a través de la Agenda 2030, en el Objetivo Sostenible 5 «Igualdad de Género», postula asegurar la

participación plena y efectiva de las mujeres y la igualdad de oportunidades a todos los niveles decisorios.

En España, desde el año 2002, el Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), la mayor institución pública de España dedicada a la investigación científica y técnica, cuenta con una «Comisión de Mujeres y Ciencia» que tiene como principales objetivos estudiar las posibles causas que dificultan tanto el ingreso como la carrera de las mujeres, y proponer las posibles acciones para conseguir la igualdad entre mujeres y hombres en el CSIC. Sus sucesivos informes son indicativos solo de un ligero progreso.

La Universidad de La Laguna (ULL) cuenta desde 2010 con la «Unidad de Igualdad de Género», órgano responsable de coordinar, proponer, seguir y valorar el cumplimiento de la legislación sobre igualdad entre mujeres y hombres. Es responsable de la puesta en marcha de planes y medidas para la promoción de la igualdad efectiva en todos los ámbitos de la vida universitaria. También es servicio de asesoría y recursos en materia de igualdad y de información periódica sobre la situación y el desarrollo del principio de igualdad entre hombres y mujeres en la ULL.

Más recientemente, en 2020, se creó a nivel nacional un órgano interministerial encargado de analizar y realizar el seguimiento de la situación de las mujeres en el ámbito de la investigación, el desarrollo y la innovación, el «Observatorio Mujeres, Ciencia e Innovación (OMCI)». El observatorio trata de fomentar la realización de políticas públicas y actuaciones de igualdad de género, y de promover mejoras en la situación de las mujeres en el Sistema Español de Ciencia, Tecnología e Innovación. El fin último es avanzar hacia la igualdad de género en los ámbitos de la ciencia, con la presencia equilibrada de mujeres y hombres en todos los ámbitos y niveles, y la integración transversal de la perspectiva de género en la I+D+I.

Por último, la nueva «Ley de la Ciencia, la Tecnología y la Innovación» de 2022 incluye, entre otros aspectos relacionados con Mujer y Ciencia, la integración de la perspectiva de género en el sistema de ciencia, tecnología e innovación. Además, asegura una presencia equilibrada entre mujeres y hombres en los órganos de evaluación y selección, la incentivación de los estudios de género desde una visión inclusiva e intercultural y la eliminación de los sesgos de género en los procedimientos de concesión de ayudas y subvenciones. Por otra parte, también regula de manera pormenorizada que en los procedimientos de concesión de ayudas y subvenciones se tengan en cuenta los periodos de tiempo de permisos, licencias, flexibilidades horarias y excedencias por gestación, embarazo, nacimiento, lactancia, o cuidado de menores, familiares o personas dependientes, con el propósito de garantizar las mismas oportunidades, y que méritos y currículum vítae no resulten penalizados por el tiempo transcurrido en dichas situaciones. Por último, se sugiere una relación de diferentes medidas con el propósito de conseguir la igualdad efectiva.

De modo que en el presente son numerosas las iniciativas que se vienen desarrollando con el objetivo de avanzar en la igualdad, y en la extensión de la presencia femenina en todas las áreas científicas y técnicas. Sin embargo, todavía perduran entidades reacias a reconocer el talento femenino. En la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de España, cuya función es fomentar el estudio y la investigación de las Ciencias, sus aplicaciones, propagar su conocimiento y asesorar al Gobierno en temas de política científica, solo el 12% de los académicos numerarios son mujeres. La proporción es inferior en la Real Academia Canaria de las Ciencias donde no superan el 6%.

Las evidencias parecen respaldar que continúan siendo los estereotipos de género los motivos principales por los que la presencia de las mujeres en algunas entidades o en ciertas áreas de la ciencia es reducida. La ausencia de referentes femeninos contribuye a la invisibilidad que acompaña a muchos de los logros de las mujeres. Cambiar los estereotipos de género es posible mediante los ejemplos, y las mujeres cuentan con excelentes científicas, ingenieras o matemáticas, que han participado brillantemente a lo largo de la historia en el avance de la ciencia y la tecnología. Mujeres de la ciencia que estamos obligados a rescatar del olvido y a divulgar.

Porque las mujeres han estado siempre, a pesar de los obstáculos, en todas las ciencias y en todos los niveles. Pero a la mayor parte de ellas aún no las reconocemos. La historia, sesgada, las ha ignorado o no las ha valorado convenientemente. Pero poco a poco sus méritos han ido saliendo a la luz, sustentados en meticulosos trabajos de investigación. Hoy están bien documentadas investigaciones ocultadas a la sombra del trabajo de sus colegas varones, y de cómo fueron postergadas por las élites intelectuales de cada época. Por eso cada vez son más las voces que reclaman una revisión crítica de la historia de la ciencia. Son muchas las mujeres que en el pasado aportaron su talento al progreso científico y tecnológico y, sin embargo, no han recibido el reconocimiento de la historia. Una de ellas es una canaria del valle de La Orotava que ilustra la portada de este libro.

María del Carmen Betancourt y Molina (1758-1824) fue la tercera de once hermanos en una familia de clase acomodada propia de la sociedad ilustrada de la época y toda su vida transcurrió en Tenerife. Fue una niña inteligente e inquieta que creció en un ambiente erudito y que llegaría a ser una mujer culta, a pesar de las limitaciones que se imponía a la educación femenina en ese tiempo. Alrededor de la seda encontró un mundo que le permitió desarrollar sus inquietudes y despertó su carácter investigador, explorando mejoras para los procesos de producción. Sin embargo, su figura ha permanecido en la sombra, en parte eclipsada por la fama de sus hermanos Agustín y José. Solo recientemente el estudio crítico de la correspondencia con sus hermanos, felizmente conservada, y la revisión de los archivos de la Real Sociedad Económica de Amigos del País han permitido rescatarla del

olvido, hasta el punto de que hoy es considerada una pionera de la ciencia en Canarias.

María del Carmen trabajó y experimentó con la meticulosidad de una científica en su laboratorio casero para modernizar la industria de la seda. Entre otras materias ensayó las recetas de tintes, y es probable que su memoria sobre la forma de obtener el color carmesí constituya la primera memoria científica firmada por una mujer en Canarias. Ahora se está comenzando a reconocer su valía. Aunque no se conoce ningún retrato, la artista Paula Calavera ha recreado su figura en el mural «Las Conjuras. Mujeres y conocimiento». El mural, que adorna la entrada del Aulario General del Campus de Guajara de la Universidad de La Laguna, es un homenaje a científicas, escritoras y artistas relevantes de Canarias. Es precisamente esa recreación de María del Carmen la que ilustra la portada de este libro, cedida de manera altruista para este fin por Paula Calavera. Desde 2018, una línea de subvenciones del Gobierno de Canarias lleva el nombre «Programa de apoyo a la investigación María del Carmen Betancourt y Molina» como reconocimiento a esta investigadora, y con el propósito de resaltar el papel de la mujer canaria en la ciencia, dar visibilidad al pasado histórico científico y la trayectoria profesional de las mujeres en el campo de la investigación, y poner en valor sus importantes aportaciones al progreso científico y a la sociedad.

La historia de María del Carmen Betancourt y Molina ilustra la situación vivida en el pasado por las mujeres en su relación con la ciencia: impedimentos para acceder al conocimiento y a sus instituciones, falta de reconocimiento de sus logros por la sociedad de la época, y finalmente, ignoradas y condenadas a la invisibilidad por la historia. Para otras muchas mujeres de la ciencia, además es oportuno añadir la asignación de méritos exclusivamente a las figuras masculinas de sus maridos, maestros o colegas, que consintieron la exclusión de la participación femenina en sus logros científicos. Van saliendo a la luz abrumadoras evidencias de la existencia de valiosas contribuciones realizadas en el pasado por el talento femenino que la historia de la ciencia ha omitido y que es imperioso recuperar y subsanar. Nombres como los de Ada Lovelace, Agnes Pockels, Chien-Shiung Wu, Emmy Noether, Esther Lederberg, Henrietta Swan Leavitt, Isabella Karle, Jocelyn Bell Burnel, Lise Meitner, Maria Kirch, Marianne Grunberg-Manago, Mileva Marić, Mina Fleming, Nettie Stevens o Rosalind Franklin nos recuerdan cómo a muchas mujeres de la ciencia se les ha negado el reconocimiento después de haber participado activamente en investigaciones de singular relevancia en el progreso científico.

Dedicar la Semana Científica a tratar el papel de las mujeres en el desarrollo de la ciencia fue inicialmente planteado para el ciclo de 2020. Sin embargo, las particulares circunstancias vividas ese año con la pandemia de la Covid-19 obligó a posponerlo para el siguiente año. En noviembre de 2021

las restricciones impuestas por la crisis sanitaria se habían suavizado significativamente, y ya fue posible, con las garantías suficientes, contar con la presencia de los conferenciantes invitados en el salón de actos del Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias (IEHC).

Con el ciclo dedicado a «*Mujeres de la Ciencia*», además de subrayar la activa posición de la Semana Científica en aras de continuar progresando hacia la tan ansiada igualdad, queríamos que las mujeres tomaran la palabra en unas jornadas en las que fuera posible no solo la reivindicación del papel de las mujeres en la ciencia y la denuncia del sesgo sexista de la historia de la ciencia, sino también la difusión del conocimiento científico que están generando científicas que en la actualidad lideran prestigiosos equipos de investigación en diferentes campos de las Ciencias Biológicas, uno de los ámbitos en los que la participación de la mujer ha logrado extenderse y consolidarse. Con ese fin invitamos a cinco mujeres científicas de la Universidad de La Laguna con amplia experiencia y contrastado prestigio. Como es habitual, la programación de la Semana Científica se desarrolló en el salón de actos de la sede del IEHC en el que fue necesario continuar manteniendo cierta limitación en el aforo (veinte personas), secuela de la crisis sanitaria. Las sesiones diarias comenzaron a partir de las 18:00 horas durante la semana del 15 al 19 de noviembre. Cada sesión fue retransmitida en directo a través de Facebook y el canal de YouTube del IEHC, y las grabaciones se han conservado a disposición del público en la videoteca del Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias (http://www.iehcan.com/publicaciones/videos/).

La primera jornada del ciclo contó con la bienvenida y salutación por parte de Marco A. González Mesa, alcalde de Puerto de la Cruz y responsable del área de Cultura, que entre otros aspectos dedicó palabras de elogio a lo oportuno y necesario de dedicar estas jornadas a tratar temas vinculados con la igualdad y con las mujeres científicas. Después Jaime Coello Bravo y Julio Afonso Carrillo procedieron a la presentación del programa científico de esta nueva edición dedicada las mujeres de la ciencia. Por último, y antes de dar paso a la primera conferencia, se pasó a la presentación del libro «*Reflexiones medioambientales en tiempos de un coronavirus*», en el que se compilan los textos de las cinco conferencias impartidas en el ciclo de 2020, y que constituye el acto formal con el que se cierra la XVI Semana Científica y se procede a la apertura de la XVII edición.

Las conferencias que conformaron el programa de la XVII Semana Científica Telesforo Bravo fueron las siguientes:

Lunes, 15 noviembre 2021.

Inmaculada Perdomo Reyes: «Mujeres y conocimiento científico. Historias olvidadas».

Martes, 16 noviembre 2021.

Sabrina Clemente Martín: «El cambio climático en los ecosistemas litorales de Canarias: efectos y búsqueda de refugios climáticos»

Miércoles, 17 noviembre 2021.

Águeda González Rodríguez: «A los pies del volcán Teide: ecofisiología de la flora de alta montaña».

Jueves, 18 noviembre 2021.

Covadonga Rodríguez González: «Ácidos grasos omega-3. El porqué de una obsesión».

Viernes, 19 noviembre 2021.

Carolina Martínez Pulido: «Cuando la evolución humana se colorea de violeta».

El presente libro contiene los artículos elaborados por los propios ponentes en los que se desarrollan los contenidos expuestos en cada una de estas conferencias.

Inmaculada Perdomo Reyes, doctora en Filosofía, profesora del área de Lógica y Filosofía de la Ciencia de la ULL, y experta en Historia de la Ciencia, estudios de género y políticas de igualdad, inició el ciclo con una documentada reflexión sobre la relación que han mantenido las mujeres con las ciencias a lo largo de la historia. Expuso durante su intervención que en la actualidad los estudios relativos a ciencia, tecnología y género ocupan un espacio disciplinar fronterizo entre las humanidades y las ciencias sociales, y que numerosas investigaciones en este ámbito han ido mostrando, tanto las bases androcéntricas de nuestra cultura como la situación de desigualdad de las mujeres en la generación de ciencia. Perdomo nos mostró cómo al introducir la perspectiva de género es posible reconocer sesgos sexistas en la ciencia. En su análisis histórico de la relación mujer y ciencia, destacó cómo nuestra cultura ha considerado a las mujeres inferiores por naturaleza, para luego ir desgranando su papel en una selección de importantes contribuciones científicas que la historia ha ignorado de forma sorprendente y arbitraria. Una revisión histórica que permite visibilizar las barreras impuestas a las mujeres, negándoles el acceso al conocimiento y a las instituciones, o ignorándolas o negándoles la autoría de sus descubrimientos científicos.

Correspondió a Sabrina Clemente Martín, doctora en Biología, profesora del área Zoología de la ULL y uno de los principales referentes en la investigación de la Biología Marina en Canarias, participar en la segunda sesión. Su intervención estuvo dedicada a subrayar cómo en Canarias los efectos del calentamiento oceánico se han hecho evidentes en las últimas décadas, tanto por la incorporación de nuevas especies de origen tropical

como por la proliferación de especies nativas de afinidad por aguas cálidas. Destacó que cada vez son más frecuentes en los fondos someros iluminados las poblaciones de corales blandos del grupo de los zoantídeos, temática sobre la que está investigando en los últimos años. Se trata de especies nativas de Canarias (como *Zoanthus pulchellus* o *Palythoa caribaeorum*) que parecen encontrar con el actual proceso de calentamiento oceánico las condiciones óptimas para proliferar y expandirse, reemplazando la cubierta de macroalgas que cubre las rocas. De acuerdo con Clemente, esta expansión supone una importante transformación que afecta a otros elementos clave en el ecosistema como son las comunidades de algas fotófilas, de invertebrados y de peces. En la preparación del manuscrito para esta publicación, Sabrina Clemente ha querido contar con los miembros de su equipo de investigación que la han acompañado en estos estudios (Sergio Moreno-Borges, Sonia Fernández-Martín, María Elisa Lambre, Eulalia Peraza, Nuba Zamora y Cataixa López).

Águeda González Rodríguez, doctora en Biología, profesora del área de Fisiología Vegetal de la ULL y experta ecofisióloga con amplia experiencia en el análisis de las respuestas de las plantas de ecosistemas canarios, intervino en la tercera sesión y dedicó su conferencia a explicarnos la manera en la que las especies que habitan en el Parque Nacional del Teide son capaces de activar diversos mecanismos de respuesta para sobrevivir en un ambiente tan hostil. González-Rodríguez explicó que la ecofisiología es una ciencia integradora que pretende explicar la abundancia y la distribución de las plantas mediante el conocimiento de su fisiología. Por eso, estudiar la respuesta de las especies endémicas del retamar de cumbre a factores limitantes resulta fundamental con vistas a conocer las modificaciones en la vegetación que ocurrirán con los futuros cambios en el clima. Mediante diferentes técnicas experimentales es posible evaluar la respuesta de las especies de alta montaña canaria, y a través de diferentes ejemplos expuso cómo los estudios ecofisiológicos reflejan cómo estas especies son capaces de responder a los principales factores ambientales que modulan el paisaje de montaña: la alta radiación, las bajas temperaturas y la sequía.

Covadonga Rodríguez González, doctora en Biología, profesora del área de Zoología de la ULL y experta fisióloga en nutrición animal, en particular en nutrición lipídica, intervino en la cuarta jornada para explicarnos las principales aportaciones científicas de su grupo de investigación durante las últimas tres décadas, dirigidas a garantizar el desarrollo, el bienestar y la salud de peces y otros organismos de cultivo en distintas etapas de su desarrollo, centradas en la importancia de su nutrición y en el metabolismo lipídico en particular. Rodríguez explicó que el desarrollo de las actividades relacionadas con el uso y explotación de los mares, y en particular de la acuicultura, dependerán de la sostenibilidad de sus acciones. Por ello resulta prioritario establecer formulaciones dietéticas sostenibles para la alimentación de

especies carnívoras, y aquí los ácidos grasos esenciales juegan un papel fundamental. Los ácidos grasos poliinsaturados de cadena larga omega-3 son indispensables para el desarrollo y la reproducción de los animales marinos, independientemente de su posición en la cadena trófica, y también son esenciales para el correcto desarrollo del sistema nervioso del ser humano y para garantizar su buen estado de salud. En la preparación del manuscrito para esta publicación Covadonga Rodríguez ha contado con la colaboración de José A. Pérez.

En la quinta sesión intervino Carolina Martínez Pulido, doctora en Biología, profesora jubilada del Área de Fisiología Vegetal de la ULL, que ha centrado gran parte de sus investigaciones en analizar papel de la mujer en el avance de las Ciencias Biológicas. En su ponencia expuso un detallado análisis de la evolución humana resaltando que los hallazgos sobre los antepasados de la humanidad arrastran un considerable sesgo de género, probablemente porque los investigadores pioneros fueron en su mayoría hombres que decidieron otorgar a las mujeres un papel muy poco destacado. Sin embargo, desde hace unas décadas son numerosos los trabajos con perspectiva de género que han denunciado el sesgo masculino, impulsando la eliminación de los modelos de índole patriarcal que privilegian a un sexo sobre otro, e incorporando al sexo femenino en el proceso evolutivo humano. Para Martínez la ciencia es un producto de la actividad humana, y por ello no es tan aséptica y neutral como se nos ha hecho creer, sino que más bien, la actividad científica tiene detrás toda una carga ideológica y cultural. La evolución de la humanidad ha sido presentada e ilustrada como producto de una actividad exclusivamente masculina, concediendo a las mujeres el papel de simples participantes pasivos. Sin embargo, especialistas que revisan y luchan contra las imágenes estereotipadas de las sociedades arcaicas están subrayando que no existen suficientes pruebas científicas que lo avalen.

La elaboración del presente libro se ha hecho posible gracias a la inestimable colaboración de los conferenciantes, que aceptaron con agrado y desinteresadamente tanto participar en la Semana Científica como redactar los artículos aquí incluidos. La necesaria financiación, tanto para la celebración de la Semana Científica como para la publicación del libro, fue aportada por el GOBIERNO DE CANARIAS, el CABILDO DE TENERIFE, el AYUNTAMIENTO DE PUERTO DE LA CRUZ y la FUNDACIÓN CAJACANARIAS. El retrato de María del Carmen de Betancourt y Molina que ilustra la portada del libro se debe a la artista PAULA CALAVERA, que de una manera completamente desinteresada ha permitido al IEHC utilizarlo para este fin.

Como en los libros anteriores de esta colección, el diseño de la portada y documento de preimpresión son resultado de la altruista colaboración que JAVIER FIGUEROA ha mantenido desde su inicio con esta iniciativa editorial del IEHC. Para la organización del ciclo de conferencias la participación de IRIS BARBUZANO DELGADO fue fundamental. A ella se debe tanto el diseño

gráfico de la programación de las jornadas, como la totalidad de los trabajos administrativos y de gestión relacionadas con la Semana Científica y la publicación del libro. Por último, a ALEJANDRO AMADOR (Puerto Informática) se debió la retransmisión y grabación de cada una de las sesiones, lo que permitió incrementar notablemente la difusión del ciclo de conferencias, dadas las limitaciones de aforo del salón de actos por las circunstancias sanitarias de aquellos momentos.

El seguimiento por el público de estas jornadas, tanto presencialmente en salón de actos del IEHC o en directo en las retransmisiones de cada una de las conferencias, así como el alto número de visualizaciones contabilizadas de los videos después de depositados en la videoteca del instituto, demuestran el interés y el cariño con que cada año es acogido este ciclo, ya convertido en un clásico del mes de noviembre. El agradecimiento del IEHC a todos los seguidores.

Para finalizar, queremos dejar constancia de que con este libro se mantiene el compromiso inicial de este instituto de dedicar la Semana Científica para divulgar la ciencia, rindiendo simultáneamente reconocimiento a Telesforo Bravo.

Julio Afonso Carrillo
Vicepresidente de Asuntos Científicos del IEHC

ÍNDICE

Págs.

1. **Mujeres y conocimiento científico: Historias olvidadas,**
   por INMACULADA PERDOMO REYES ..... 17 – 50

2. **Expansión de zonas dominadas por zoantídeos en Canarias: causas y efectos de un nuevo hábitat en ecosistemas bentónicos someros,**
   por SABRINA CLEMENTE, SERGIO MORENO-BORGES, SONIA FERNÁNDEZ-MARTÍN, MARÍA ELISA LAMBRE, EULALIA PERAZA, NUBA ZAMORA & CATAIXA LÓPEZ ..... 51 – 87

3. **A los pies del volcán Teide. Ecofisiología de la flora de alta montaña,**
   por ÁGUEDA M. GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ ..... 89 – 116

4. **Ácidos grasos omega-3. El porqué de una obsesión,**
   por COVADONGA RODRÍGUEZ & JOSÉ A. PÉREZ ..... 117 – 166

5. **Cuando la evolución humana se colorea de violeta,**
   por CAROLINA MARTÍNEZ PULIDO ..... 167 – 200

1. Mujeres y conocimiento científico: Historias olvidadas

Inmaculada Perdomo Reyes

Sección de Filosofía de la Facultad de Humanidades.
Instituto Universitario de Estudios de las Mujeres.
Universidad de La Laguna
mperdomo@ull.es

Los estudios de ciencia, tecnología y género configuran hoy un espacio disciplinar bien asentado en la academia, un espacio fronterizo entre las disciplinas humanísticas y las ciencias sociales, que introduce de manera transversal la categoría analítica de género y que ofrece un análisis del papel de los valores en el proceso de construcción y transmisión de los conocimientos. Son estudios plurales, que han aplicado diferentes métodos de investigación y que han producido un gran caudal de publicaciones, con el objetivo de ofrecer las claves androcéntricas de nuestra cultura y la situación de desigualdad de las mujeres en relación con los procesos de conformación de los conocimientos.

Introducción
La recuperación historiográfica de las mujeres de ciencia. Estrategias y métodos.

Uno de los primeros objetivos de la crítica feminista de la ciencia fue el de la revisión crítica del conocimiento científico, sus productos, retóricas, metáforas, iconografía e ideologías asociadas y las prácticas que lo conforman. Lo que interesaba era comprender cómo funciona y cómo se construye la ciencia introduciendo la categoría o perspectiva de género, una categoría analítica que permite comprender el nivel de *generización* de los

procesos, valores y prácticas implicadas en la actividad y la cultura científicas. Historiadoras, sociólogas, científicas y filósofas centraron sus esfuerzos en diferentes áreas de interés, pero aquí sólo señalaré dos fundamentales: Por un lado, el pormenorizado análisis de los sesgos sexistas en la ciencia. Estos estudios críticos sobre la ciencia llamaron la atención desde finales de los años setenta sobre la presencia de prejuicios de género en los diseños experimentales, extrapolaciones e interpretación de datos y elaboración de hipótesis que podían definirse como sesgadas, especialmente en las ciencias biomédicas (Bleier, 1984). Los viejos prejuicios sobre la naturaleza de las mujeres aparecían ahora bajo el velo del lenguaje objetivado de las ciencias, estructurando las respuestas científicas a las cuestiones sobre la biología humana. Unos trabajos que propiciaron fuertes críticas a una ciencia y tecnologías a las que consideraban de carácter androcéntrico. Por otro lado, abordaron el análisis histórico de la relación entre mujer y ciencia. La definición biológica y cognitiva de las mujeres como inferiores por naturaleza, una constante a lo largo de la historia de nuestra cultura, hacía que la relación mujeres, ciencia y tecnología fuera extraña. El esfuerzo de la reconstrucción histórica de las mujeres de ciencia y tecnología, desde el clásico de Ogilvie (1986) hasta la abundante producción actual, permite reinterpretar y negar tal lugar común de nuestra cultura.

Esta línea de análisis, por su parte, se ha realizado en una doble vertiente: Por un lado, la recuperación de las contribuciones olvidadas de las mujeres de ciencia, para lo que se han desarrollado perspectivas historiográficas que incluyen la dimensión de género. De esta forma, a través de un cuidadoso trabajo con las fuentes, y su adecuada interpretación, se explicitaban los diferentes mecanismos de cancelación de la autoría y la autoridad de las mujeres. Esto ha permitido apreciar la labor olvidada de mujeres como Theano, Hipatia, Emilie du Châtelet, Mary Somerville, Rosalind Franklin, por citar sólo unos pocos ejemplos. Por otro lado, las conceptualizaciones de lo femenino que han configurado nuestra cultura han sido cuidadosamente analizadas y permiten comprender muchos de esos «olvidos» de las reconstrucciones historiográficas, así como los procesos de desalojo que han sufrido determinadas prácticas y espacios de conocimiento cuando la sociedad les dotó de más autoridad y relevancia.

La integración de la dimensión de género cumple con la función no sólo de visibilizar las prácticas científicas y tecnológicas de las mujeres sino también la de ofrecer las claves explicativas de las situaciones de desigualdad de las mujeres en la ciencia, así como la puesta en valor de la relevancia de sus prácticas. La recuperación de las contribuciones científicas de las mujeres, invisibilizadas o negadas, y las condiciones históricas de acceso al conocimiento y a las instituciones del saber, hacen visibles las limitaciones y barreras impuestas a las mujeres, y que aún persisten en distinto grado. Unos estudios que trataron de evitar los enfoques historiográficos positivistas al

uso, que ofrecían una galería de mujeres excepcionales, en el mejor de los casos, conservando las normas masculinas como medida de excelencia. Historias contextuales hacían emergen en los análisis las discriminaciones, las segregaciones jerárquica y territorial, o la desautorización epistémica, pero también las formas de hacer diferentes y los valores alternativos que guiaban sus investigaciones. Estas aportaciones hacían visibles, en definitiva, las características y los contextos históricos de negación de las mujeres como sujeto autorizado de conocimiento.

Este texto pretende mostrar estos aspectos señalados, ofreciendo claves de la conceptualización de lo femenino en diferentes momentos cruciales de la historia de nuestra cultura, al tiempo que, a modo de contrapunto, ofrece algunos ejemplos del trabajo científico de algunas destacadas mujeres que he estudiado con más profundidad a lo largo de los años. No puede ser más que una breve aportación de ellas. Confío en que este trabajo, más completo, configure en breve una monografía ahora en preparación.

La conceptualización de lo femenino en el mundo antiguo

Destacados trabajos pioneros de las primeras décadas de la crítica feminista de la ciencia arremetieron contra Aristóteles (Fig. 1), y le señalaron como uno de los principales artífices de la conceptualización de lo femenino como inferior, quedando impresa en nuestra cultura precisamente debido a la gran autoridad y la admiración por «el Filósofo», y su diseño de un completo edificio teórico cuyas partes se justifican y fundamentan. El diseño de una completa teoría y metodología de la ciencia, habría articulado todas sus interpretaciones del mundo, incluida la visión de los seres humanos. A juicio de algunos análisis de la crítica feminista de la ciencia, el principal problema habría sido la no aplicación de los presupuestos de la ciencia demostrativa, diseñados por él, a su análisis de la naturaleza de los seres vivos y en especial a la visión de las mujeres, plegándose a los prejuicios de la sociedad androcéntrica en la que vivió y contribuyó a fundamentar. Supondría ésta una prueba, una más, de la presencia de los sesgos de género en la ciencia, una ciencia que se presenta a sí misma, sin embargo, como totalmente objetiva, racional y neutral. La crítica feminista de la ciencia permitiría, a juicio de algunas pensadoras, eliminar los sesgos androcéntricos de la práctica científica, permitiendo la emergencia de una auténtica objetividad.

Algunos estudiosos señalan, sin embargo, que no existe una total consistencia en los textos de Aristóteles en lo que se refiere a la definición de lo femenino. Así, destacan que, en la Filosofía primera, en el texto de la Metafísica, encontramos una definición de lo masculino y lo femenino como iguales (el género animal es dividido en macho y hembra, varón y mujer son contrarios, pero pertenecen a la misma especie y al mismo género). La

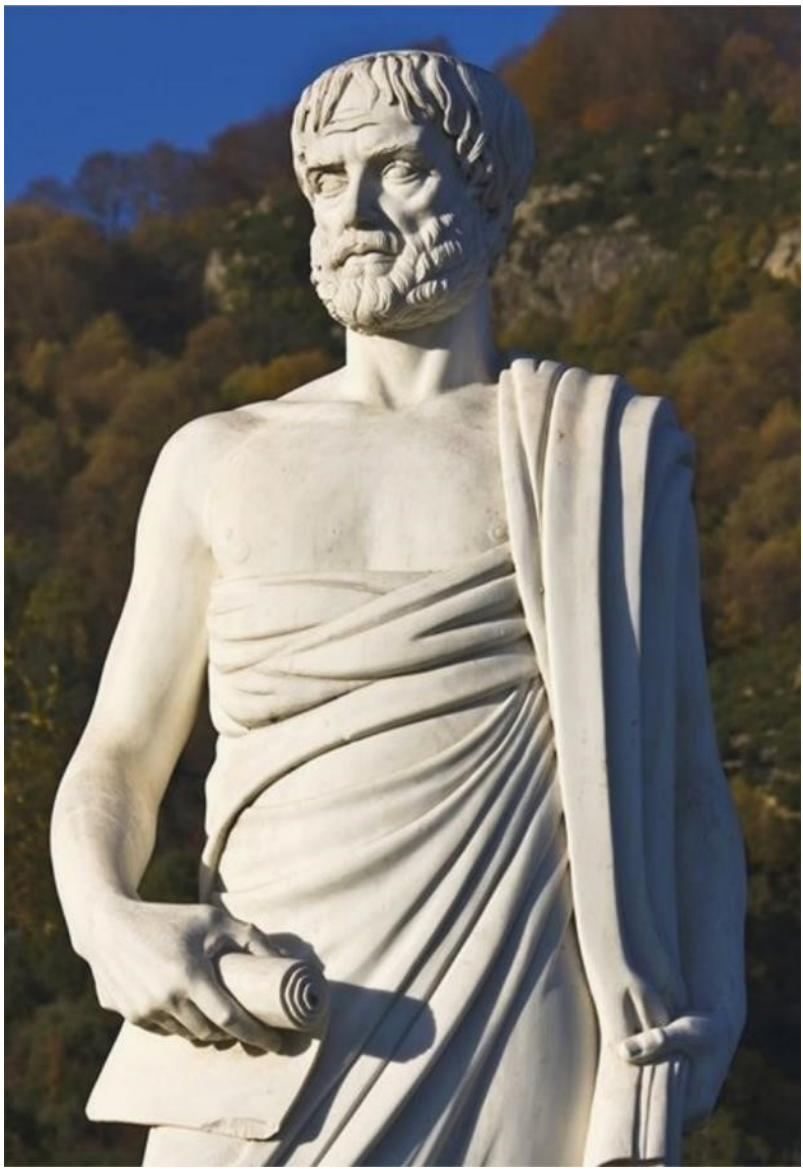


Fig. 1. Detalle de la estatua erigida a Aristóteles en Stagira (Grecia), su lugar de nacimiento. Destacados trabajos pioneros de la crítica feminista de la ciencia señalaron a Aristóteles como uno de los principales artífices de la conceptualización de lo femenino como inferior.

diferencia no lo es respecto a la sustancia, el concepto o la forma, sino solamente en lo que toca a la materia y el cuerpo, apareciendo ya una visión de lo femenino como diferente e inferior en los textos biológicos, aunque sólo

en algunos aspectos, destacando esa diferencia de lo masculino y lo femenino especialmente en lo que se refiere a la reproducción. Y estableciendo que realmente donde aparece, en mayor grado, la definición de la mujer como ser inferior es en el texto de la Política. Aunque una lectura atenta de sus trabajos biológicos puede llevar a matizar este argumento.

Aproximarse hoy día a estos textos de la Historia de la Filosofía y de la Ciencia sin la categoría analítica género, como bien mostraron las teóricas de la crítica feminista de la ciencia, es rechazable. Sin embargo, el objetivo no es ya identificar sesgos de género para mostrar que la ciencia no es objetiva, ni neutral, al estar contaminada de valores androcéntricos. Existe bastante evidencia, después de décadas de estudio y análisis críticos de la ciencia, de que el proceso de construcción de la ciencia no se corresponde con la imagen objetiva y racional que ésta ha construido de sí misma a través de los relatos que enfatizan el uso de métodos de investigación y prueba bien justificados. Ofrecer un análisis filosófico de la ciencia con perspectiva de género implica abordar el estudio de la presencia y la función de los valores (incluyendo los de género), los compromisos y las cosmovisiones, en el proceso de construcción del conocimiento y cómo estos juegan un rol fundamental en el diseño de los conceptos y explicaciones a las que contribuyen a dar forma. Sin que ello suponga negar la centralidad de la exigencia de la adecuación empírica de toda hipótesis o teoría que pretenda establecerse como interpretación adecuada de la realidad. El objetivo es comprender que el proceso de construcción de interpretaciones de la realidad es dinámico y creativo y configurado también por los valores de sus artífices.

Los textos de Aristóteles son un ejemplo perfecto de cómo, siguiendo algunas pautas de la epistemología contemporánea con perspectiva de género, las preconcepciones o asunciones previas, los valores, las ideas generales acerca de la realidad y los objetivos trazados, se combinan con métodos plurales de investigación y contribuyen a dar forma a los modelos interpretativos de la realidad. Una cuestión que en el caso de la Biología adquiere una dimensión relevante, no sólo por el objeto de estudio: los seres vivos, sino porque Aristóteles no aplica aquí los métodos definidos para la ciencia demostrativa. Aristóteles es empirista, de una forma no ingenua. La relación dialéctica entre el nivel empírico y el teórico es continua, un juego que permite ir rellenando «los huecos en blanco» en el proceso de construcción teórica, un proceso en el que las analogías, comparaciones y metáforas también juegan un rol junto a las observaciones y descripciones, y junto a unos conceptos relevantes, claramente *generizados*, para configurar sus explicaciones de los seres vivos.

Conservamos más líneas de Aristóteles sobre los vivientes que sobre ningún otro tópico. La dedicación de Aristóteles al estudio de los vivientes no fue cuestión sólo de una época más o menos prolongada de su vida, la enorme extensión de los datos y la profundidad reflexiva refleja una pasión

continua. Su obra biológica, como señala Marcos (2010), fue también un cuerpo vivo, sujeta a reflexión continua, nuevas observaciones, lecturas, conversaciones con expertos, médicos como su padre, pero también pescadores y criadores, y, finalmente, a reelaboraciones. Tres grandes tratados disponibles en la colección de textos clásicos de Gredos nos permiten conocer la obra biológica de Aristóteles: *Historia Animalium*, *HA, De Generatione Animalium, GA y De Partibus Animalium*, PA. Es destacable fundamentalmente GA «Reproducción de los animales», un texto en el que Aristóteles trabajaba pocos años antes de su muerte, aunque cuyas observaciones y descripciones de multitud de animales y procesos habría realizado en su estancia de varios años, siendo aún joven, en la isla de Lesbos. Como expresa Aristóteles, el dimorfismo sexual es una característica universal de muchas especies. Además, cree que los individuos biológicos de ambos sexos pertenecen a las mismas especies y que las determinaciones de la esencia deben realizarse en el nivel de las especies. Ya que la especie es el objeto primario de estudio, el individuo tiene interés sólo en la medida en que él o ella exhibe las características esenciales de la especie. De hecho, como destacó Thomas Laqueur (1994), lo distintivo de la conceptualización de lo femenino y lo masculino en la antigüedad es que sus diferencias no lo son de manera esencial. La conceptualización siguió el modelo de un solo género humano con una naturaleza común en la que la diferencia sexual se advierte como condición necesaria de la reproducción. Este modelo de la *única carne* define lo masculino como perfecto, mientras que lo femenino se configura como *lo carente de*, lo que no alcanza a ser perfecto, lo que es menos, lo imperfecto. Resumiendo: «Las mujeres son defectuosas, débiles, incompletas, menos musculosas, su carne más blanda, sus rodillas más juntas, su voz más débil. El cuerpo femenino débil e indefenso está inacabado, como el de un niño, carece de semen, como el cuerpo de un hombre estéril y se constituye más lentamente en la matriz, pero envejece más rápidamente» (Gómez, 2004, 46-47). Según teóricas como Deborah Modrak (Freeland, 1998, 93-117) Aristóteles está forzado por su concepción de la ciencia y su proyecto, así como por su definición de la especie, de los géneros y de la sustancia, a elegir un sexo u otro como más típico de la especie y a tratar al otro sexo como desviado. Y él elige al macho. Conceptualizaciones previas y la observación cotidiana se unen a sus valores y a su propia condición sexual para priorizar lo masculino.

Es muy conocido el análisis de Celia Amorós del proceso de elaboración de las categorías de lo humano en la Grecia clásica de la mano de los filósofos. La conceptualización de lo femenino se perfila como diferencia, como advierte la filósofa, no ya respecto de lo masculino, sino con respecto a «aquello que, en cuanto objetivación de lo genérico humano, es pensado bajo las connotaciones de lo neutro». «Lo promocionado al nivel de abstracción de lo neutro (…) se solapará con lo masculino, que asumirá, de

este modo el neutro y, así, no se objetivará a sí mismo como masculino, sino como lo genérico humano mismo. Lo femenino, al quedar del lado de lo diferente, de lo otro distinto de lo neutro, y al ser lo neutro lo pensado (…) resultará ser lo no-pensado» (Amorós, 1994).

No es aceptable leer los trabajos de Aristóteles ignorando las cuestiones de género, como han hecho la mayor parte de los trabajos sobre su metafísica, ciencia o ética, o considerándola como una cuestión irrelevante. No se genera de esta forma una visión sesgada o parcial, por el contrario, incorporar la perspectiva de género ofrece visiones más complejas y completas. Para una argumentación más amplia puede consultarse Perdomo (2019).

Forma y materia, conceptos *generizados*, articulan el discurso de Aristóteles en la Metafísica y la Biología, y estos constituyen el fundamento de la Política, donde señalará el verdadero espacio de las mujeres, el de la privacidad y la obediencia. Siendo mera materia, cuerpos defectuosos, deformes, incapaces de transformar la sangre en semen, les corresponde el lugar de la sumisión, la obediencia y el silencio. Silencio que significa ausencia de la voz autorizada, ausencia de la opinión pública, incapacidad para el conocimiento. Su *Logos* incompleto y sus cuerpos defectuosos las definen ya totalmente. «El hombre rige al esclavo de otro modo que el varón a la hembra y el hombre al niño, y en todos ellos existen las partes del alma, pero existen de distinto modo: el esclavo carece en absoluto de facultad deliberativa; la hembra la tiene, pero desprovista de autoridad; el niño la tiene, pero imperfecta» (Política, 1260-a).

La mayor virtud de las mujeres, puesto que no tienen la misma capacidad de razón y conocimiento que el hombre y puesto que su facultad deliberativa es imperfecta, es el silencio. Silencio que es lo que se opone a la voz pública, al conocimiento, negándosele así a las mujeres la posibilidad del ejercicio del pensar. Por principio, por naturaleza, no tiene oportunidad de opinión propia, tiene pocas opciones, en realidad sólo aceptar el discurso de quien la nombra. La Biología, en la que aborda las características de la naturaleza femenina (fisiológicas y psicológicas) y son definidas no como diferentes sino como claramente inferiores, justifica el lugar y el discurso normativo de la política. El lugar de la mujer: el *oikos*; su palabra: desautorizada; su comportamiento: obediencia al que manda. «Es evidente, pues, que todos los que hemos dicho posee la virtud moral, pero no es la misma templanza la de la mujer que la del hombre, ni la misma fortaleza, como creía Sócrates, sino que la del hombre es una fortaleza para mandar, la de la mujer para servir, y lo mismo las demás virtudes» (Política, 1260-b).

Sin embargo, en el mundo antiguo, las mujeres pensaron de forma autorizada y original y sus contribuciones fueron relevantes. La tarea historiográfica con perspectiva de género ha leído las fuentes con otras lentes, así aparecen en escena En'Heduana, Aglaonike, Theano o Hypatia. Abordamos a esta última a modo de ejemplo.

Hipatia de Alejandría (370-415)

Hipatia fue matemática, astrónoma y filósofa neoplatónica (Fig. 2). De acuerdo con la información contenida en la enciclopedia bizantina del s. X, *Suda*, su padre Theon fue el último director del Museo de Alejandría. Perteneciente a la escuela gnóstica consideró que las cuestiones filosóficas importantes: ¿Quiénes somos?, ¿cuál es nuestro lugar en el orden de las cosas?, ¿cuál es la naturaleza de Dios? y ¿la del bien y el mal? necesitan respuestas que sólo pueden gestarse tras el estudio profundo de nuestro mundo. Para Hipatia y el resto de los estudiosos de su tiempo, la metafísica y la cosmología llevaba a las matemáticas, la astronomía, la geometría y la física, y gracias a ellas, a las repuestas sobre las grandes cuestiones religiosas, sociales y políticas de su tiempo. Sus trabajos fueron: Comentario sobre la Aritmética de Diophanto; Comentario sobre las *Cónicas* de Apolonio; Comentario sobre la *Sintaxis Mathematica* de Ptolomeo. Editó el tercer libro del Comentario iniciado por su padre Theon. El Canon *Astronómico* es parte del comentario a la *Sintaxis Mathematica* de Ptolomeo.

Respecto al Comentario al Libro III de la *Sintaxis Mathematica* de Ptolomeo y según la descripción de Waithe (1987, Vol. I), Hipatia comienza su trabajo con un capítulo de 36 páginas que contiene una recapitulación de los dos Libros precedentes y un análisis de la historia de la astronomía solar hasta sus días. Describe el entonces de uso común concepto de año tropical, que es el punto de inicio de los cálculos acerca del movimiento del Sol (esquema geocéntrico vigente). Según su definición, el año tropical es el tiempo que tarda el Sol en volver al mismo equinoccio: menos de 365 ¼ días. Fue Hiparco el que descubrió la precesión de los equinoccios, esto es, la longitud del año no es fija y el día equinoccial (momento en el que el día tiene la misma duración de la noche) no es siempre el mismo, año tras año, la posición del Sol en el equinoccio se desplaza y se acumula a lo largo del tiempo. Considera también Hipatia la teoría de la precesión de los equinoccios de Ptolomeo y sabe que esta era una cuestión que necesitaba de un ajuste en el calendario. La teoría de la precesión de los equinoccios requiere que se asuma que tanto el sol como la luna deben acelerar sus movimientos, y la sensación de que estos astros tienen un movimiento errático constituyó un problema para la astronomía geocéntrica.

En sus comentarios acerca de la teoría del movimiento solar de Ptolomeo, clarifica y sitúa en contexto las aportaciones del astrónomo alejandrino del s. II. Define la longitud del año, el día, las estaciones, etc., pero sus comentarios son también críticos allí donde Hipatia advierte errores o imprecisiones que necesitan de correcciones técnicas, pero también metodológicas o conceptuales. Por ejemplo, Hipatia cuestiona si muchos de los problemas de la teoría ptolemaica sobre el movimiento del sol y la localización precisa de los equinoccios se debieron a que sólo tomaba en consideración el año tropical y no el sideral: es el periodo de retorno de las

mismas estrellas fijas y es más largo que el año tropical. De hecho, algunos historiadores comentan que Hipatia en esta apreciación estaría aludiendo al uso del año sótico (el tiempo que tarda la estrella Sirius en volver a la misma localización celeste: 365 días, 6 horas, y varios minutos). Este sistema podría establecer cálculos de los equinoccios de forma más precisa, y calcular equinoccios remotos en el tiempo con mayor garantía que el esquema ptolemaico.

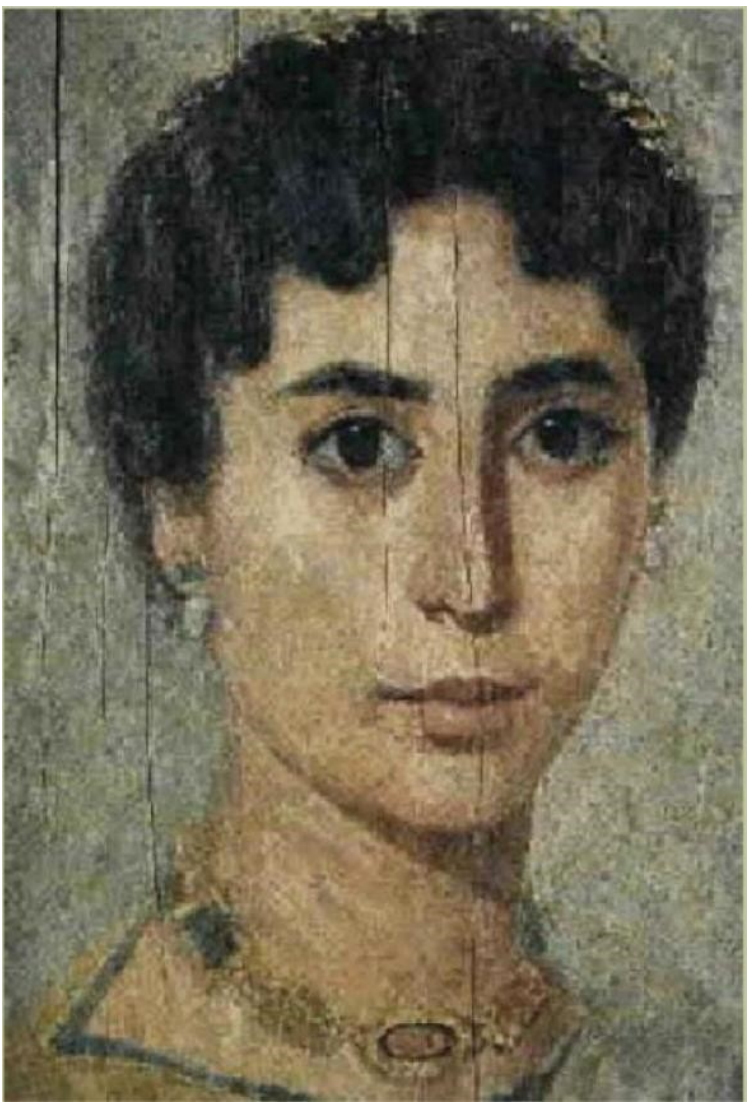


Fig. 2. Hipatia de Alejandría, es considerada una de las primeras científicas de la que existen referencias. Maestra de prestigio en la escuela neoplatónica, realizó importantes contribuciones en las matemáticas y la astronomía.

Respecto a los mecanismos matemáticos de Ptolomeo, como la excéntrica, el epiciclo y el deferente y el ecuante, concebidos como hipótesis geométricas que «salvaran las apariencias» de irregularidad de los movimientos del Sol, la Luna y los planetas, cuestión que generó una gran discusión historiográfica, metodológica y epistemológica a lo largo de los siglos sobre cómo concebirlos: si como meras ficciones matemáticas que permiten calcular, aunque sometidos a ciertos principios físicos que funcionan como marco en el que desarrollar la investigación astronómica, o si a pesar de ser mecanismos matemáticos deben, en último término, ser consistentes con una descripción física, en términos realistas, de los movimientos celestes. La posición de Hipatia parece ser esta última. Afirma en su comentario que era imposible que el Sol pasara por el mismo punto en el deferente y en la excéntrica según los diagramas de Ptolomeo. Los dos movimientos del Sol no estaban bien sincronizados, lo que debía ser resuelto. La cuidada elaboración de las tablas astronómicas de Hipatia y la inclusión de un nuevo cálculo de los valores matemáticos de los eventos celestes descritos por los astrónomos antiguos tuvo como objetivo revisar la adecuación de los datos de observación, con la ayuda de nuevos instrumentos científicos como el astrolabio, al esquema ptolemaico. Sus comentarios debieron ser estudiados cuidadosamente por Copérnico, diez siglos más tarde, cuando éste, ávido estudioso de la tradición astronómica, y conocedor de los comentarios a la obra de Ptolomeo, de los cuales, la obra de Theon e Hipatia es considerada la más antigua y de mayor calidad, propone su reforma de la astronomía. Podemos suponer, afirma Waithe (1987), que Copérnico leyera los comentarios de Hipatia al Tercer Libro y que prestara atención a las críticas metodológicas que elabora sobre algunos aspectos de Hiparco y Ptolomeo sobre los movimientos del Sol, lo cual pudo influir sobre la decisión copernicana de cambiar las funciones de la Tierra y el Sol en su modelo heliocéntrico.

Establecer mediciones de los cielos de forma correcta, pero también localizaciones geográficas remotas pusieron a prueba el genio matemático de los alejandrinos. La geometría plana de Euclides fue superada por la esférica de Hiparco, la cual estableció tablas numéricas que permitieron hacer mediciones rectas a lo largo de líneas circulares (las tablas de cuerdas precursoras de las trigonométricas que permiten trazar senos y cosenos de ángulos). El astrolabio, un instrumento inventado por Hiparco, según algunas fuentes, aunque no hay acuerdo sobre ello, permite medir las posiciones de las estrellas en el cielo. Tal posición, depende, además, de las coordenadas geográficas del lugar desde el que se hace la observación y, de forma inversa, el conocimiento del lugar permite saber la hora. Hipatia construyó astrolabios y era experta en su manejo como se afirma en la Carta de Sinesio a Paeonius (González, 2002, 79). En ella Sinesio relata cómo él mismo construye astrolabios a partir de las enseñanzas de su sabia maestra, un aspecto, el de

su autoridad ante los discípulos, que destaca Dzielska (2003). Este texto es considerado un documento muy importante en la historia de la astronomía. El astrolabio es literalmente un modelo del universo, todos los conocimientos de la época sobre el cielo y la tierra están situados en un pequeño disco de metal, en el que están grabados todos los símbolos y cifras necesarios para realizar los cálculos precisos.

Conceptualización, retórica y representación de las mujeres en los comienzos de la ciencia moderna

El conocimiento y desarrollo de las matemáticas es precisamente la piedra angular sobre la que descansa la ciencia moderna. Las ciencias, configuradas bajo los valores de la objetividad, la prueba o demostración matemática y la racionalidad en el proceso de la llamada Revolución Científica, eran siempre representadas como mujeres. La ciencia es mujer según la tradición que comienza al menos desde el siglo VI, cuando Boecio representa a la Filosofía como una mujer, hasta bien entrado el s. XVIII (Schiebinger, 1990, 71-111)

En la Iconografía (fundamentalmente renacentista), la Geometría, como práctica contemplativa, está personificada por una elegante y refinada dama, ya que las funciones geométricas, en tanto que actividad mental intuitiva, sintetizadora y creativa, pero también exacta, se asocian con el principio femenino (Fig. 3). Pero «cuando estas leyes geométricas vienen a ser aplicadas en la tecnología de la vida diaria, se representan como el principio masculino y racional: la geometría contemplativa se transforma en geometría práctica» (Lawlor, 1996, 7). La Aritmética también está personificada por una mujer (Fig. 4), pero no tan ilustre y noble en su vestimenta como la Geometría, lo cual indica quizá simbólicamente que la Geometría se consideraba un nivel superior de conocimientos. En sus piernas aparecen dos progresiones geométricas. La primera serie, 1-2-4-8 baja por la pierna izquierda, asociando los números pares con el lado femenino, pasivo, del cuerpo. La segunda serie 1-3-9-27 baja por la pierna derecha, asociando los números impares con el lado masculino y activo: una asociación que se remonta a Pitágoras, quien llamó a los números impares masculinos y a los pares femeninos. Los griegos llamaron a esas dos series *Lambda* y Platón en el Timeo las utiliza para describir el alma del mundo (Lawlor, 1996, 7).

Las representaciones femeninas de las ciencias aparecían fundamentalmente en las portadas de los textos científicos. Galileo utilizó estas imágenes para la portada de *Il Saggiatore* (Fig. 5). La Filosofía Natural irradia la luz de la Verdad y la Matemática, con su corona, está representada como reina de las ciencias. En la portada de la Enciclopedia Francesa, todas las ciencias son representadas con sus símbolos y por debajo de las nubes,

Fig. 3. Las Ciencias fueron representadas siempre por mujeres. La Geometría está personificada por una elegante y refinada dama, ya que las funciones geométricas (actividad mental intuitiva, sintetizadora, creativa y exacta), se asocian con el principio femenino.

figuran las artes y profesiones que emanan de las ciencias y son representadas como hombres (Fig. 6). Según L. Schiebinger (1990, 2004) estas representaciones reflejan la concepción neoplatónica del mundo. En concreto, sostenían que la creatividad resultaba de la unión de principios femeninos y masculinos, de la unión de los opuestos. La femenina Ciencia juega el papel opuesto al científico masculino y lo que este imagina es que la ciencia femenina le lleva a descubrir los secretos de la naturaleza.

Fig. 4. La Aritmética está representada como una dama instruyendo a dos especialistas (en algoritmos y en el uso del ábaco), dos maneras de realizar los cálculos.

Estas alegorías dieron cobijo también a la exclusión de las mujeres del terreno de la ciencia, asociando a la ciencia y al «hombre de ciencia» los valores de clase y género de nuestra cultura. Así, aunque la representación iconográfica de las ciencias era esencialmente femenina, la exclusión de las

mujeres reales del campo del conocimiento y de la educación se mantiene hasta fechas muy recientes. Recordemos que a Marie Curie le fue denegada la admisión a la Academia de Ciencias de París. La Academia explicó oficialmente que una presencia femenina «rompería la unidad de este cuerpo de élite» y hasta 1979 no aceptó la admisión de las mujeres.

Fig. 5. En la portada de *Il Saggiatore* de Galileo destacan sus figuras femeninas: a la izquierda la Filosofía Natural irradiando la luz de la verdad; a la derecha, la Matemática, luciendo corona como reina de las ciencias.

Aunque las ciencias fueron nombradas en femenino nuestra cultura ha admitido con sorprendente permanencia del mismo patrón argumentativo a través de los siglos: la inferioridad intelectual de las mujeres.

Fig. 6. Portada de la *Encyclopédie* de Diderot y d'Alembert. La Verdad envuelta en un velo irradia la luz, y a ambos lados se sitúan la Razón y la Filosofía. Más abajo el resto de las ciencias y por último las artes y profesiones que emanan de las ciencias y que son representadas como hombres.

Metáforas y público femenino.
La Revolución Científica

La «dama de ciencia» fue un producto de la Revolución Científica a pesar de que desde la antigüedad han existido mujeres dedicadas a la ciencia. Las características generales de las mujeres durante el periodo de la revolución científica se reflejan bien en la siguiente apreciación de M. Alic: «La mujer de ciencia arquetípica pertenecía a la aristocracia, pasó por un riguroso proceso de autoformación, hizo sus contribuciones a la ciencia, y fue olvidada» (Alic, 1991,17). Fueron muy numerosas en el campo de la Astronomía, donde se encargaban de las tediosas tareas de la observación y el cálculo. Sophie Brahe (1556-1643) trabajaba con su hermano Tycho en el observatorio de Uraniborg. Hacia 1690 Elisabeth Hevelius publicó el mayor catálogo de estrellas recogido antes del uso del telescopio. Lalande, director del observatorio de París y el matemático Clairaut solicitaron la ayuda de Madame Lepaute para predecir el regreso del cometa Halley en 1758, lo que supuso un trabajo de casi un año de cálculos matemáticos precisos. Caroline Herschel (1750-1848) aprendió las matemáticas y astronomía necesarias para trabajar junto a su hermano William y se convirtió en la más famosa observadora de nebulosas y cometas y la primera mujer que recibió un salario de la corona y multitud de premios y distinciones. Emilie Du Châtelet (1706-1749) es más conocida por haber sido la amante de Voltaire que por sus trabajos científicos (Fig. 7), pero ella es la traductora al francés de los *Principia Matemática* de Newton, un trabajo que incorporaba en sus notas comentarios, sugerencias y correcciones al texto, y la autora de varios textos filosóficos y científicos de relevancia como las *Instituciones de Física* que generaron una fuerte controversia en los círculos académicos franceses. María Gaetana Agnesi (1718-1799) publicó las *Instituciones Analíticas*. La obra era una exposición sistemática de la nueva matemática e incluía en uno de los dos tomos de la obra el cálculo diferencial e integral de Newton y Leibniz recientemente publicados e incluía muchos problemas y ejemplos, y métodos originales de resolución. Se considera la primera obra sistemática de este tipo y fue ampliamente traducida. La sección de geometría analítica de su obra incluía una exposición sobre un tipo de curva y una traducción errónea del italiano al inglés hace que se conozca como la «bruja de Agnesi», y por extensión también a su autora. Sophie Germain (1776-1831), utilizó el seudónimo de Monsieur Le Blanc para acceder a la escuela Politécnica de París, y tras aprender matemáticas también de forma autodidacta, se relaciona epistolarmente con Gauss quien comenta sus trabajos. Cuando éste conoce la identidad de Sophie escribe: «Cuando una mujer, debido a su sexo, a nuestras costumbres y prejuicios, encuentra obstáculos infinitamente mayores que los hombres para familiarizarse con esos complejos problemas, y sin embargo supera esas trabas y penetra en lo que está más oculto, indudablemente tiene

el valor más noble, un talento extraordinario y un genio superior» (Alic, 1991, 178). Sus análisis del teorema de Fermat y sus investigaciones

Fig. 7. Émilie Du Châtelet fue una activa participante en los acontecimientos científicos del llamado siglo de las luces. Tradujo los *Principia* de Newton y en su libro *Las instituciones de la física* divulgó los conceptos del cálculo diferencial e integral.

matemáticas sobre las llamadas figuras de arena musicales de Chladni, un asunto de acústica, vibración y elasticidad que causaba sensación en la época y que llevó a Laplace a instancias de Napoleón a organizar un concurso, son sobresalientes. En 1816, el premio fue adjudicado a Sophie a pesar de los problemas que Legendre, Laplace y su protegido Poisson plantean a su trabajo. Sólo Fourier, con el tiempo, permitió que participara de forma limitada en las actividades de la Academia de Ciencias. Estos son sólo algunos ejemplos de nombres propios de mujeres y trabajos que no es común encontrar en los manuales al uso de historias de las ciencias, que recogen, a modo de listas de descubrimientos, los hitos del desarrollo de la ciencia y que es así presentada como el resultado del trabajo de grandes mentes masculinas geniales.

La historiografía contextual de la ciencia atiende, por el contrario, al complejo proceso de construcción del conocimiento, enfatizando el papel de las ideas, los contextos de producción de este y los procesos de autorización y aceptación social. En otras palabras, la reconstrucción racional del desarrollo de la ciencia promulgada por muchos historiadores de la ciencia ha dejado de lado toda una serie de características y procesos que, sin embargo, iluminan en gran medida los factores implicados en el éxito de aquellos esquemas sobre el mundo aceptados como descripciones adecuadas. Sin aceptar que la ciencia sea un mero conjunto de creencias a la que atribuimos una especial autoridad, o un tipo de representación que se acepta o rechaza en base a intereses, lo cierto es que la popularización de estos esquemas y las estrategias y discursos de persuasión contribuyeron en gran medida a su aceptación como verdaderos.

Así, importantes medios y técnicas de persuasión fueron puestas en práctica para promover la aceptación del sistema newtoniano, y la novedad fue la utilización de un nuevo público: las mujeres. Una audiencia ya muy interesada en los resultados de la nueva ciencia desarrollada por Copérnico, Kepler, Galileo…y a la que ahora hay que convencer de la superioridad del esquema newtoniano respecto a sus rivales: los sistemas de Descartes y Leibniz. Poemas, alegatos ideológicos y obras divulgativas dirigidas a las damas proliferan a comienzos del s. SVIII y se compara el Sol cartesiano, que gobierna a través del miedo, por necesidad geométrica, como un monarca absoluto, y el Sol newtoniano que gobierna por amor, por atracción, como un monarca constitucional (Fehér, 1995, 122).

Aunque, en realidad, el primer texto de estas características fue *Entretiens sur la pluralité des mondes* (1686). Escrita por Fontenelle y redactada en forma de diálogo, va mostrando con hábiles argumentos a una dama inteligente, pero sin formación previa en ciencias, la verdad cartesiana. Años más tarde, F. Algarotti redacta en Cirey, con la ayuda de Madame du Chatêlet, *Il newtonianismo per le dame* (1736). El libro es intencionadamente polémico ya que parte del supuesto de que Fontenelle ha tenido éxito

en sus lecciones sobre el cartesianismo y tratará ahora de convertir a la dama, ya iniciada, al newtonianismo, demostrando la superioridad de este sistema del mundo. Mediante unos elegantes diálogos trató de que el sistema newtoniano se convirtiera en moda entre las damas, contrarrestando los argumentos cartesianos e induciendo a sus lectores a que rechazasen los fantasmas y fantasías cartesianas a favor de la luz y la claridad del sistema newtoniano.

La popularización de la nueva ciencia, llevada a lo más alto por Newton, transmite la imagen de que el poder de la nueva ciencia, además de haber encontrado en la física matemática la metodología para acceder al conocimiento, radica en que es perfectamente accesible a cualquier individuo racional, sea hombre o mujer (aunque la participación de las mujeres en la ciencia no debía ser más que como meras aficionadas, claro). Y ésta, definitivamente, será el arma en contra de los esquemas herméticos y vitalistas interpretativos de la naturaleza, unos esquemas a los que sólo tenían acceso los iniciados, por más que la polémica acerca de la constitución de la materia y la naturaleza de la fuerza seguirá siendo un asunto no resuelto.

Las *otras armas* de la nueva ciencia fueron puestas en evidencia por las historiadoras de la ciencia con perspectiva de género y, entre ellas, se perfila la tesis de que las filosofías herméticas, vitalistas o alquímicas de la naturaleza en el siglo XVII (en el contexto anglosajón principalmente) están asociadas con compromisos «revolucionarios» tales como la defensa de la igualdad de todos los seres humanos, sin diferencias por razón de clase o sexo, la defensa de la propiedad comunal, una mayor democratización de las instituciones públicas y judiciales, y en contra del excesivo poder eclesial. Fue ésta una revolución fallida, pero que hunde sus raíces en los escritos de filosofía natural vitalista cuyo principal principio es el de la posibilidad del auto-movimiento. Tal asociación entre esta tradición, y todos los elementos hilozoístas en general, y la ideología revolucionaria, hace que toda una serie de pensadores, en principio afines a los presupuestos de la filosofía natural vitalista y alquímica se desmarquen claramente de ella hacia la filosofía atomística.

Hacia finales de la década de los cuarenta y principios de la de los cincuenta del siglo XVII, hombres como Boyle, Wilkins, Walis, Wren, entre otros, repudiaron la tradición mágica natural y se adhirieron al atomismo, a la teoría corpuscular que Descartes y Gassendi formularon a través de la recuperación de Epicuro y Demócrito. Boyle y sus compatriotas compartieron la convicción de que el orden natural, por un lado, y el orden social y moral, por otro, se reflejan mutuamente, y por ello quisieron distinguir sus visiones lo más claramente posible de las de aquellos a los que se oponían por razón de clase (Potter, 1989, 135). La adopción del principio de que la materia es inerte (y por tanto carente del principio del auto-movimiento o con poder de iniciar éste) tenía implicaciones para las

relaciones de clase, pero también para las de género. El s. XVII verá cómo se desarrolla el ideal de la mujer burguesa: casada, en casa, sin voz e inferior. El propio Boyle en distintos escritos y ensayos sobre las mujeres recomienda a éstas que amamanten a sus hijos, en vez de contratar a matronas, ya que era más propio de las mujeres que ocupan el espacio doméstico creado para ellas por la ideología burguesa liberal. Hooke hace la conexión de manera explícita: materia y movimiento son la parte o principio femenino y masculino respectivamente. El cuerpo es el principio femenino o materno, por ello recibe el nombre de *materia* o *mater*, sin vida o movimiento por sí misma pero impregnada por el principio del movimiento que representa el *pater*. Esta metáfora había adquirido su máxima significación en la obra de Francis Bacon, el gran ideólogo de la nueva filosofía experimental y para quien *El nacimiento masculino del tiempo*, era el nacimiento de una ciencia y una tecnología que tenían el poder de transformar la relación del hombre con la naturaleza. Su metáfora central es la de la ciencia como poder, y el hombre, el sujeto capaz de «penetrar y conquistar a la pasiva naturaleza», arrancándole sus secretos. Tal idea de dominación del científico-activo-masculino sobre la naturaleza-pasiva-femenina es, finalmente, la idea triunfadora asociada a la nueva ciencia e ideología burguesa (Perdomo, 2000, 2005).

Es el punto de partida también, según la conocida tesis de Carolyn Merchant en su obra *The Death of Nature: Women, Ecology and the Scientific Revolution*, de la explotación continuada de la naturaleza que ha llevado directamente a los actuales problemas ecológicos y medio-ambientales. La muerte de la naturaleza se produce como consecuencia del triunfo definitivo de las tesis mecanicistas sobre las vitalistas y alquímicas para quienes la metáfora fundamental era la del matrimonio, la de la unión de los opuestos en un todo armónico. La metáfora de la naturaleza como una mujer subyugada da vía libre a su conquista, tampoco es ya una madre nutricia o un organismo vivo, sino una *res extensa* inerte objeto de estudio de la física. Merchant evalúa el trabajo de algunas filósofas de la naturaleza como Lady Anne Conway, como uno de los últimos intentos en la segunda mitad del s. XVII por rescatar al menos una parte del modo orgánico de pensamiento; su esfuerzo por lograr una fusión de los modos orgánico y mecánico de pensamiento es una línea que se ha de rescatar, a su juicio, como la única vía posible de hacer ciencia, superar la catástrofe medioambiental y garantizar la supervivencia.

No son pocas las teóricas que apostaron por la necesidad de desarrollar un «estilo femenino», para promover una ciencia alternativa. Así lo preguntaba Evelynn M. Hammonds en un interesante artículo: «¿Existe una ciencia feminista?» (Becerra y Ortiz, 1996, 125-142). Y, es lugar común señalar la obra de Evelyn Fox Keller (1984) sobre Barbara McClintock, *Seducida por la vida,* como un claro ejemplo de puesta en

práctica de metodologías alternativas de investigación y, sobre todo, de una relación diferente entre el sujeto y objeto de estudio. Otras teóricas como Helen Longino (1990) apuestan por una concepción de la práctica de la ciencia en la que la incorporación de las mujeres y otras minorías facilitaría la puesta en juego de perspectivas diferentes en el proceso de construcción de la ciencia. Las interacciones críticas discursivas facilitarían una constante puesta a prueba de las visiones dominantes y permitiría filtrar los sesgos de todo tipo en el proceso de construcción teórica. El debate sigue vigente.

Mujeres inferiores por naturaleza. Charles Darwin y la determinación biológica de las mujeres

Los científicos del s. XIX, con un optimismo creciente gracias al éxito de las ciencias naturales, ofrecieron detallados estudios sobre las diferencias entre los hombres y las mujeres lo que justificaba sus diferentes roles sociales. La anatomía y la fisiología, la biología evolucionista, la antropología física, y la psicología y la sociología, ciencias incipientes, ofrecían las grandes teorías de la diferencia sexual. Un gran consenso científico, pretendía ofrecer conocimiento genuino, basado en evidencias y verdadero, sobre las leyes que regían las diferencias y más aún, sobre los riesgos de poner en entredicho las leyes naturales y sociales que habían llevado a los europeos (especialmente al imperio británico) a los más altos niveles de progreso y evolución. De hecho, Darwin lamentaba que un filósofo respetable como J. Stuart Mill, mostrara públicamente su ignorancia sobre la ciencia al defender la igualdad de los sexos. Y ¿qué decía la ciencia? Los Fisionomistas del s. XVIII suponían que el carácter de las personas podía leerse en sus caras, pero Franz Joseph Gall (1758-1828) fue más allá: ¿no podrían revelarse las características de toda la mente, de la *phyque,* en la conformación de las cabezas? Este es el planteamiento de la frenología: el estudio de las bases materiales de los rasgos psicológicos o el arte de la «lectura de las cabezas». Supuestas la existencia de distintas facultades de la mente, localizadas en diferentes áreas, podrían correlacionarse éstas y su desarrollo con las protuberancias, prominencias o formas del cráneo. La acumulación de correlaciones establecidas a partir de la acumulación de observaciones permitió establecer un listado de 37 facultades de la mente. El consenso científico y la confianza en el método científico era cada vez mayor, también en lo que respecta a las diferencias sexuales.

Argumentaban la existencia de una diferencia natural en las disposiciones mentales de hombres y mujeres, no en esencia, pero sí en cantidad y calidad, que ninguna educación, a juicio de sus defensores, podía modificar. Ciertos poderes mentales son más fuertes y otros más débiles en las mujeres y los hombres. Paul J. Moëbius en *La inferioridad mental de la mujer* (1900) recoge gran parte de estas afirmaciones generadas durante

décadas por frenólogos y nuevos psiquiatras: «el intelecto femenino tiene menos vigor y menor poder reflexivo», «las mujeres no extienden su razonamiento más allá del rango del mundo visible». Y también: «En los hombres, el intelecto predomina sobre los sentimientos; en las mujeres, al contrario: Es un axioma que las mujeres están guiadas por los sentimientos, mientras que los hombres son superiores en concentración intelectual». Todo un listado de características mentales, incluyendo las emocionales y comportamentales era establecido a través del eje de la diferencia sexual. En realidad, la frenología incorporaba a un esquema «científico» todos los prejuicios ya establecidos sobre los sexos y repetidos hasta la saciedad en la sociedad. Sin embargo, hombres y mujeres frenólogos empezaron a incluir la posibilidad de la maleabilidad de la mente, la posibilidad de la perfectibilidad. La craneología, sin embargo, lo negaba: los cerebros de las mujeres eran más pequeños y ligeros que los de los hombres. Miles de cerebros pesados hacían posible establecer una clara conclusión: los de los hombres oscilaban entre 1.285 y 1.366 gramos y los de las mujeres entre 1.127 y 1.238 gramos. El cerebro más ligero de los hombres superaba al más pesado de las mujeres. Se configuraba este hecho en un índice de capacidad mental y tenía la elegancia y la simplicidad científica que requería la nueva ciencia. Paul Broca (1824-1880) sentenciaba: «Podemos preguntarnos si el tamaño más pequeño del cerebro femenino depende del menor tamaño de su cuerpo. Pero no debemos olvidar que las mujeres son, de media, un poco menos inteligentes que los hombres, una diferencia que no debe exagerarse, pero que es real. Depende en parte de su inferioridad física y en parte de su inferioridad intelectual». Un estudio más detallado de estos enfoques puede encontrarse en Gómez (2004)

Estos trabajos estaban dando forma a la nueva ciencia de la psicología. La antropología física y la fisiología conformaban la base de la investigación sobre el cerebro y el sistema nervioso. Y pronto se sumó a los resultados de la revolución darwinista adoptando la perspectiva evolucionista. El propio Darwin (Fig. 8) estaba muy interesado en las continuidades intelectuales, morales y físicas entre los animales y los seres humanos. En 1871, casi veinte años después de *El origen de las especies* publica *El origen del hombre y la selección con relación al sexo*. Su autoridad científica fue suficiente para guiar las interpretaciones sobre las distinciones mentales entre los sexos. Las analogías con el mundo animal constituyen el hilo conductor que lleva a la descripción de las diferencias entre hombres y mujeres: las diferencias físicas y comportamentales, las de temperamentos y disposiciones son observadas en el comportamiento animal y trasladadas al ámbito de lo humano. Aunque Darwin en realidad recitaba una *familiar letanía victoriana*: «Los hombres son superiores en coraje, pugnacidad, energía y preeminentemente en las facultades intelectuales superiores como son la abstracción, razón e imaginación. Los poderes de las mujeres en intuición, rápida percepción y

quizás también las de imitación son mucho más vivas que en el hombre; pero algunas de estas facultades, al menos, son propias y características de razas inferiores, y por lo tanto corresponden a un estado de cultura pasado más bajo» (Martínez, 2003, 216).

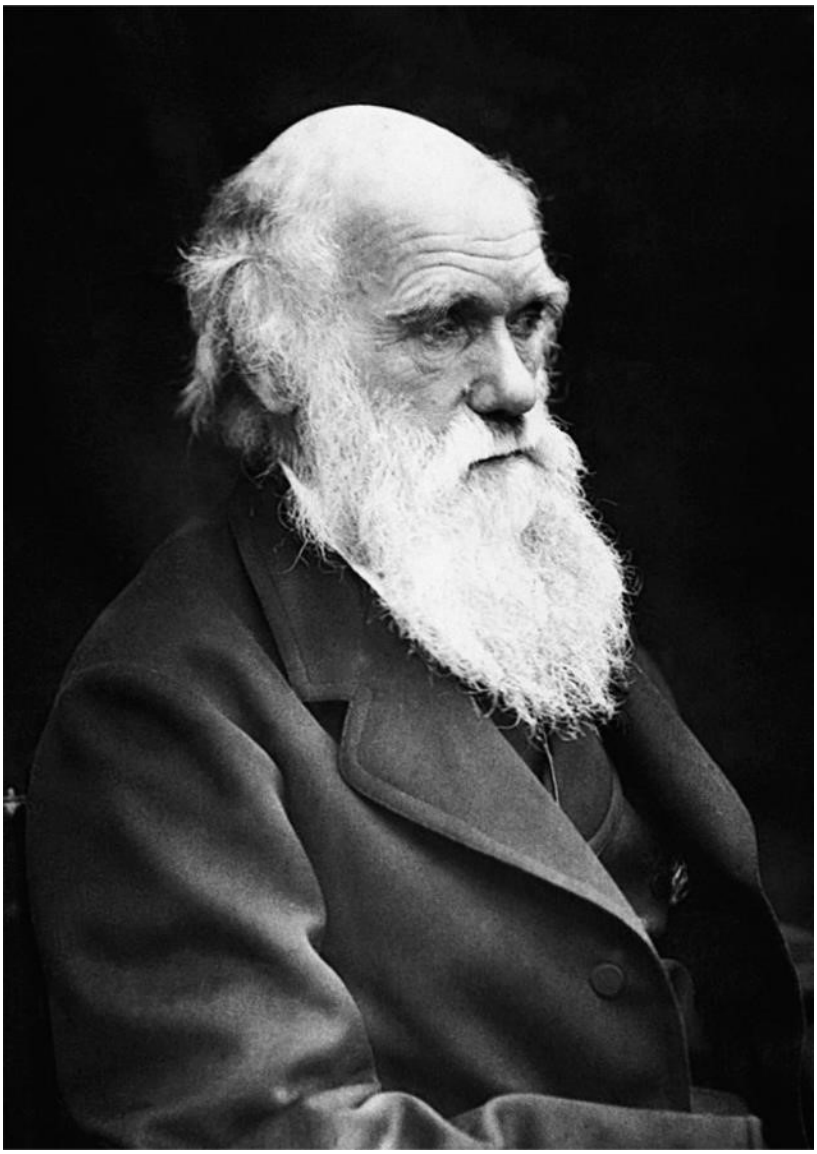


Fig. 8. Para Charles Darwin, que acepta los postulados culturales de la época victoriana, las características intelectuales de los hombres son superiores a las de las mujeres en cualquier materia que requiera pensamiento profundo, razón o imaginación.

Las analogías con los animales son descritas por Darwin en términos de «es probable» o las mujeres «parecen diferir de los hombres principalmente en…», o «es probable que», siempre en relación con las características de temperamento, sensibilidad… pero Darwin abandona el tono tentativo cuando habla de las características intelectuales. Aquí no tiene dudas: «los hombres tienen mayor eminencia en cualquier cosa que se propongan, si requiere pensamiento profundo, razón o imaginación, o simplemente el uso de los sentidos y las manos» (Darwin, 1871).

Establecida la psicología con bases darwinianas, los trabajos de Romanes, Spencer, Galton, Campbell, Stanley Hall y otros, configuraron el núcleo de las consideraciones científicas sobre las diferencias sexuales en psicología. Estos hombres construyeron una *psique* femenina de acuerdo con la visión cultural prevaleciente sobre la feminidad: amable, emocional, nutricia, débil de voluntad y dependiente. G. John Romanes en su obra de 1887, *Mental differences between Men and Women* emplea la división tripartita de la mente: intelecto, emociones y voluntad, y afirma que las mujeres sólo sobresalían en las segundas. La emoción era el elemento femenino por excelencia. Si los hombres piensan, las mujeres sienten. Y claro: «en las mujeres, en contraste con los hombres, las emociones están menos bajo el control de la voluntad, escapan a las restricciones de la razón, y llevan al carruaje de la mente al desastre». Llevado al extremo, el resultado es la histeria, pero incluso en un estado emocional normal, las mujeres están en una situación comparable a la niñez, infantiles por naturaleza, son también menos tenaces y tienden a la indecisión y la inconstancia. Tomado con un todo, las características mentales de las mujeres son «aquellas que nacen de la debilidad», las de los hombres «las que nacen de la fuerza». La debilidad mental de las mujeres surge directamente de su debilidad física y su conciencia de dependencia. Romanes concluye que los hombres deben ser generosos con las fragilidades de las mujeres y que es «un privilegio de la fortaleza ser tolerantes». En este contexto, la obra de la «reina de las ciencias» toma una inusitada relevancia.

Mary Somerville, la reina de la ciencia en el siglo XIX

Mary Somerville (Fig. 9), llamada «la reina de la ciencia en el siglo XIX» en el obituario publicado por The Morning Post, el 2 de diciembre de 1872, es conocida por ser la traductora de *Mécanique Céleste* de P. S. Laplace con el título *The Mechanism of the Heavens* (1831). En esta obra incluyó una *Disertación Preliminar* que contribuyó a la introducción de las matemáticas continentales entre los lectores ingleses ya que incluía las herramientas conceptuales necesarias para la comprensión del texto, así como una historia de los avances en astronomía y una contextualización, elucidación, e interpretación del trabajo de Laplace. Esta «traducción al

lenguaje común» hizo que el libro y la Disertación se convirtieran en los textos centrales en los cursos de matemáticas en Cambridge y que formaran parte del proyecto de creación de la *Library of Useful Knowledge* impulsada por Lord Brougham, si bien finalmente hubo de encontrarse otro editor ante la magnitud de la obra.

Fig. 9. Mary Somerville, fue denominada «la reina de la ciencia en el siglo XIX». Una científica brillante, apasionada por las matemáticas y los avances científicos, que dejó un impresionante legado científico.

Mary incorpora en su trabajo un esquema interpretativo que «suaviza» el esquema mecanicista y determinista de Laplace y presenta un universo vivo, lleno de luz y color. Esta obra la sitúa en la élite de la ciencia. En tal sentido, forma parte del círculo de la bióloga y química Jane Marcet, John Herschel, Charles Babbage y Ada Lovelace, de quien es instructora y amiga, Faraday o George Peacock, entre otros. Con este primer trabajo de 1831 obtiene una merecida reputación científica. Mary había presentado en 1826 en la *Royal Society* el estudio basado en experimentos realizados en su jardín «The Magnetic Properties of the Violet Rays of the Solar Spectrum», publicado en *Philosophical Transactions*. En 1834, publica *On the Connexion of the Physical Sciences*, un amplio tratado sobre la interdependencia de los fenómenos físicos y las conexiones entre las ciencias físicas. La obra trata sobre astronomía física, mecánica, magnetismo, electricidad, sobre la naturaleza del calor, el sonido y la óptica además de la meteorología y climatología. La comprensión de los cielos se unía así al deseo subsiguiente de comprender los fenómenos terrestres, pues estaba convencida, y este convencimiento es una constante en el conjunto de su obra, de la profunda unidad natural que subyace en todo el universo. Faraday revisó varias ediciones de la obra, que llegaron a diez, además de las traducciones al francés, alemán e italiano, y de la que se venden más de 15.000 ejemplares.

A través de sus reediciones en los cuarenta años siguientes se advierte la evolución de la ciencia en estos temas ya que la obra era escrupulosamente puesta al día. Un dato importante a considerar es que en la reseña de esta obra que realiza W. Whewell, Master del Trinity College de Cambridge, aparece el primer uso público del término «científico»: W. Whewell, «On the connexion of the physical sciences. By Mrs. Somerville», (*Quarterly Review,* 51, 1834, pp. 54-68). Whewell había propuesto el término en 1833 en una reunión de la *British Association for the Advancement of Science*. En la reseña establece dicho término como análogo a «artista» o «economista», y lo define de modo general como «un nombre con el cual podemos designar a los que estudian el conocimiento del mundo material colectivamente..., un término general con el que los miembros (de BAAS) pueden describirse a sí mismos con referencia a sus metas».

En 1848, ve la luz *Physical Geography*. La obra estaba lista para la imprenta cuando se publica el primer tomo del *Kosmos* de Humboldt, lo que estuvo a punto de hacer que Mary desistiera de su publicación y que destruyera la obra quemándola. Pero la envía a J. Herschel, quien recomienda su inmediata publicación. Se convierte también en el texto de referencia en las universidades inglesas durante los siguientes cincuenta años. La obra incluía una descripción de la estructura global de la tierra y otras características de la misma comenzando con las fuerzas que dieron lugar a los continentes. Estudia también los elementos más dinámicos del paisaje natural: las mareas, los ríos y los lagos, y las fuerzas que actúan en ellos,

incluyendo las que gobiernan la temperatura, la luz y el color, la electricidad, las tormentas, la aurora y el magnetismo. Incluye una descripción del mundo vegetal de acuerdo con su distribución geográfica; la descripción de los insectos, los peces y los reptiles de acuerdo con esa misma distribución y la descripción de los pájaros y de los mamíferos por continentes. Finalmente, muestra la distribución y condición de la raza humana: hace repaso a las teorías sobre sus orígenes, las costumbres, el lenguaje y las cotas de progreso alcanzadas por la humanidad. Una anciana pero lúcida Mary Somerville publica dos textos más, *Molecular and Microscopic Science*, en 1869, en los que incluye los más recientes descubrimientos en química y física y, finalmente, su propia correspondencia, recogida en *Personal Recollections*: Cartas y notas seleccionadas por su hija, Martha Somerville y publicadas en 1873 como *Personal Recollections, from Early Life to Old Age, of Mary* Somerville, John Murray, Londres.

La *Royal Society* situó su busto en el *Great Hall*. Fue miembro honorario de las más destacadas Sociedades Científicas y recibió una pensión del gobierno. Mary Somerville fue una eminente científica, su nivel de conocimiento de la ciencia fue muy alto, su participación en la comunidad científica de su época fue muy amplia, sus contribuciones al avance de la ciencia fueron fundamentales, el reconocimiento que recibió por parte de sus coetáneos y del gobierno en forma de pensión reflejan también su importancia como científica, y los criterios de cientificidad que se aplicaron a su trabajo fueron los mismos que se aplicaban a los trabajos de sus «colegas científicos». Formó parte de las mejores Sociedades Científicas de Europa y América, y vendió miles de ejemplares de sus obras.

Otros elementos pueden sumarse a la lista propuesta para ofrecer una imagen contextualizada e integrada de la significación de Mary Somerville, pero probablemente la mejor forma de mostrar tal reconocimiento sea ofrecer la voz a sus coetáneos. Como mencionamos anteriormente, W. Whewell redacta en 1834 la reseña de *On the Connexion of the Physical Sciences* para *The Quarterly Review*, forum de los debates científicos más avanzados de la época. En ella dedica gran número de reflexiones al problema de reconciliar las cualidades de la mente de Somerville con los prejuicios convencionales acerca de la inferioridad mental de las mujeres. Como sus contemporáneos, creyó que había un «sexo en las mentes». Pero tampoco estaba satisfecho con la idea de considerar a Mary como «una excepción a la regla de las limitaciones femeninas en lo referente a la empresa intelectual». Por lo tanto, crea una nueva categoría para incluirla: la *élite de las matemáticas eminentes*, entre las que cita a Hypatia, Maria Gaetana Agnesi y Mary Somerville, cuya cualidad mental es la de una «iluminación peculiar» que hace que tengan el mérito de ser profundas y la gran excelencia de lograr la claridad. Uno de los aspectos más notables que Whewell presenta es que esta iluminación, como sugiere Neeley (2001), no es una versión

inferior o diferente del intelecto masculino, sino que es en algunos aspectos superior a la mente filosófica masculina. La admiración que Whewell refleja en estas páginas por las mujeres filósofas capaces de alcanzar tal claridad es expresada poéticamente estableciendo la diferencia entre unos y otras. A diferencia de los hombres, afirma, perdidos en las nubes de las palabras, la mente femenina es capaz de elevarse sobre los conflictos que dejan perplejos a los hombres, y su tendencia a la complejidad; y el conflicto se contrapone a la característica que observa en el trabajo de Mary Somerville: la brillantez de su claridad, la lucidez con que advierte la interconexión entre todas las fuerzas de la naturaleza. Es tremendamente instructivo leer estas páginas de Whewell en el análisis propuesto por Neeley. Nos permite repensar y revisar las asunciones sobre las mujeres, el género y la ciencia, así como repensar las relaciones entre la eminencia lograda por Mary Somerville y las categorías y conceptualizaciones tradicionales sobre las mujeres y la ciencia.

La academización de la ciencia. La lucha por el reconocimiento

El comienzo del siglo XX verá la lenta pero progresiva incorporación de las mujeres a las universidades, acceso vetado hasta el momento y sólo de forma excepcional en algunos países. Es conocido el caso de Mileva Maric, única mujer matriculada en el Politécnico de Zúrich el mismo curso que Einstein, quien se convertirá en su ilustre marido. Aún se genera debate acerca de las contribuciones de Mileva al éxito que con el paso del tiempo logrará el autor de la teoría de la Relatividad. Menos contestada y más conocida es sin duda Marie Curie, la primera mujer en alcanzar no sólo uno sino dos Premios Nobel. Comentario aparte requiere la situación del escaso número de científicas que han obtenido reconocimiento en estos premios, al tiempo que lo logran sus jefes de laboratorio o directores de tesis, como es el caso de Lise Meitner o Jocelyn Bell. Pero si tuviese que elegir entre los episodios más tristes e injustos de la Historia de la Ciencia, sin duda alguna uno sería el de Rosalind Franklin y el episodio del desvelamiento de la estructura del ADN.

Rosalind Franklin y la estructura del ADN

Los sucesos que se producen entre 1951-1953 cuentan el episodio final de la historia de la investigación sobre la estructura del ADN, una historia de éxitos para la comunidad científica, pero también una historia de deslealtad y deshonor, y de filtración ilícita de información. Una historia de envidias, recelos y competitividad desbordada, una historia de una magnífica investigadora cuya vida quedo truncada por el cáncer y cuya gloria truncada por los vencedores. La ciencia, había afirmado Watson, la llevan a cabo gentes ambiciosas y competitivas. Escribo este texto releyendo la bibliografía

disponible y que estudié cuando realicé mi tesis doctoral, ya que este era un caso que me permitía ejemplificar las reconstrucciones de la historia de la ciencia, diferentes desde una perspectiva realista o empirista. A ello sumo la lectura del artículo de A. Gann y J. Witkowski, «The lost correspondence of Francis Crick», publicado en *Nature* en septiembre de 2010, que ofrece nuevos detalles sobre cómo se precipitaron los acontecimientos, y sobre las actitudes y el calado moral de los implicados. Un conjunto de treinta y cuatro cartas y tres postales escritas por Crick y Wilkins entre 1951 y 1964 y que habían quedado olvidadas en unas cajas junto a la colección Brenner y que fue localizada en los archivos de la biblioteca del Laboratorio de Cold Spring Harbor. De ellas, once fueron escritas entre 1951 y 1953, justo cuando se producen los acontecimientos y permiten valorar con mayor claridad aún el papel de Rosalind Franklin (Fig. 10) en este hito de la Historia de la Ciencia.

El 25 de abril de 1953 se publica en *Nature* el descubrimiento de la estructura del ADN (molécula en la que están contenidas la información y los planos de construcción de un ser vivo). Watson y Crick posaban felices ante la estructura de varillas de metal, alambres y cartón que representaba la molécula y sus componentes. La historia siempre ha sido contada así: Dos equipos de investigadores compiten en dos laboratorios diferentes: J. Watson y F. Crick en el Laboratorio Cavendish de la Universidad de Cambridge y M. Wilkins y Rosalind Franklin en el laboratorio del King's College en Londres. Usan metodologías de investigación y técnicas diferentes: los primeros usan modelización de estructuras siguiendo la técnica usada con éxito por Pauling y los segundos difracción por rayos X. Los primeros ganan la partida…y los tres varones el Nobel.

Rosalind murió en 1958 de cáncer a la edad de treinta y siete años y nunca supo realmente que, para lograr esta representación tridimensional de la estructura, su trabajo había sido más que determinante. Para ilustrarlo imaginemos que tenemos un número de piezas de distintas formas y tamaños y que hemos de organizar, a modo de un gran puzle, pero ninguna numeración ni dibujo que nos permita encajarlas; podríamos, en principio, organizarlas de muchas maneras diferentes y no sabríamos nunca cuál es la «correcta». Sólo si pudiésemos numerarlas siguiendo un criterio e incluso si pudiésemos plasmar en ellas un lienzo de colores, podríamos completar nuestro puzle y saber que es acertado. Esto es lo que les proporcionó Rosalind Franklin, los datos, la evidencia empírica (entre ellas la famosa fotografía 51) que permitió organizar las piezas correctamente y completar el modelo de la estructura del ADN. La estructura helicoidal, la situación de las bases, todos los elementos que permitieron fijar, de entre todas las posibilidades abiertas del modelo, aquella que era la empíricamente adecuada. Rosalind observó la estructura presentada y reescribió un texto que tenía preparado, ahora con la retórica oficial que permitía presentar sus investigaciones como soporte experimental de la hipótesis y el modelo de Watson y Crick. En *Nature* se

publica como el último texto del grupo, tras uno redactado por Wilkins y los de Watson y Crick. Rosalind siguió investigando en otro laboratorio, acudiendo a congresos y publicando, hasta que la enfermedad la venció.

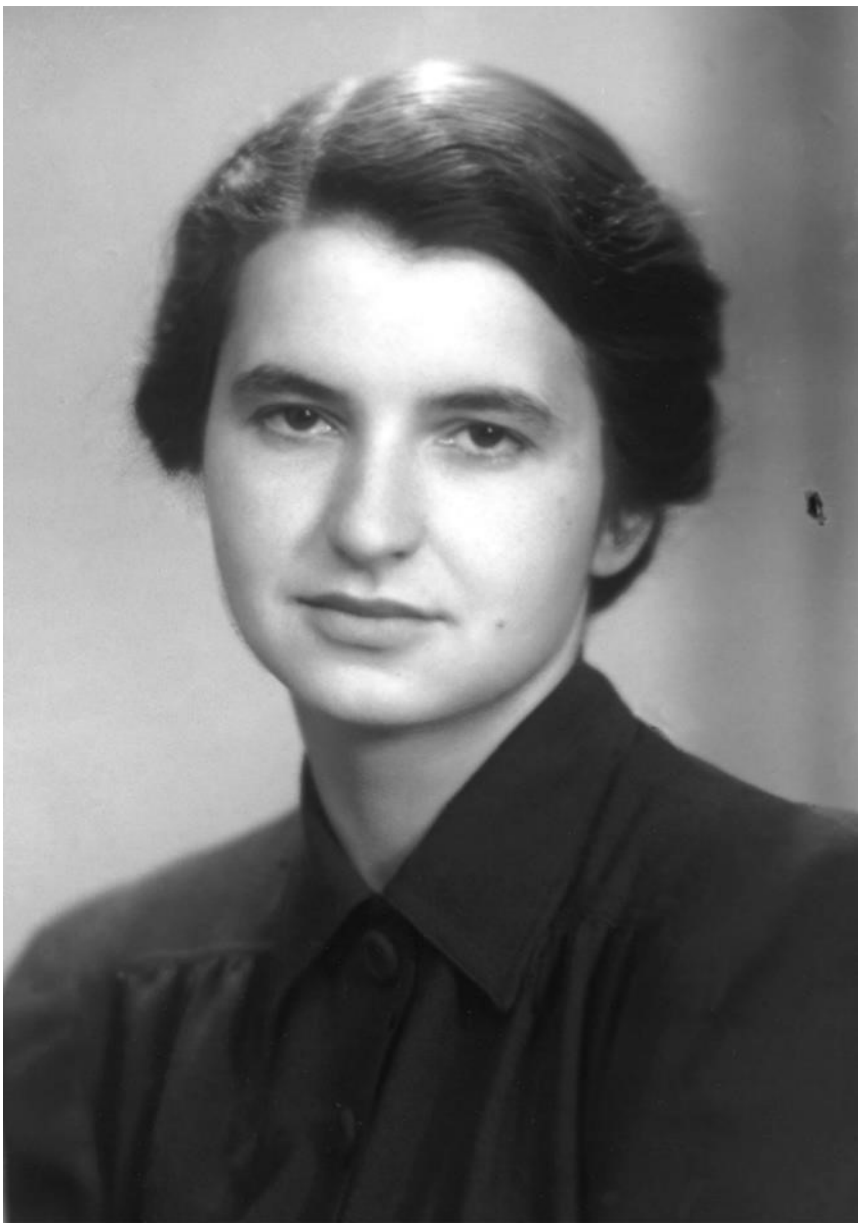


Fig. 10. Rosalyn Franklin, la olvidada científica que participó en el descubrimiento de la estructura del ADN, ilustra un lamentable episodio de desautorización que evidencia un claro sesgo sexista de la Historia oficial de la Ciencia.

Watson publica en 1968 *La doble hélice*, un ejercicio de desautorización de Rosalind Franklin, a quien llama «Rosy» y cuyo perfil dibujado en el libro ha sido descrito como la más perfecta caricaturización haciendo uso de todos los estereotipos androcéntricos contra ella. El libro, de haber vivido aún Rosalind, no hubiese sido escrito en esos términos. En él afirma que M. Wilkins dirigía el laboratorio en el que en 1951 trabajaba Rosalind. Una falsedad que tiene por objeto situarla como subordinada suya. Watson dice más: que Rosalind reivindicaba que el problema del ADN se lo habían adjudicado a ella, por lo que se negaba a aceptar que era la asistente de M. Wilkins. No era así, el King´s College estaba bajo la dirección de John Randall, ambos trabajaban al mismo nivel y cada uno supervisaba un grupo, Rosalind el que utilizaba los métodos de difracción de rayos X. De hecho, había sido contratada porque dominaba esta técnica y Wilkins prácticamente la desconocía, más especializado en estudios bioquímicos y biofísicos.

Watson describe a «Rosy» como una arpía, testaruda e inflexible, que se negaba a enfatizar su feminidad, mal vestida, sin pintar, con un peinado inadecuado y se pregunta cómo estaría sin sus gafas. Como expone Anne Sayre (1975), quien la conoció, Rosalind no era así, sí era apasionada con su trabajo, seria, y muy racional, y cuando llegó al King´s College desde el CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique de París) era ya una investigadora con gran destreza probada en difracción de rayos X o cristalografía química, se había centrado en el estudio de los carbonos y había publicado un buen número de trabajos, algunos de ellos muy relevantes. Ella no era una inexperta cuando se enfrentó al ADN, una sustancia difícil y recalcitrante desde el punto de vista de la cristalografía y, por ello, Randall le ofreció organizar una unidad de Rayos X para la investigación del ADN que en aquel momento no existía en su laboratorio. Los avances en su investigación desde 1951, eran expuestos en seminarios al grupo de investigación y ella redactó varios informes sobre sus avances al director.

El papel y la relevancia de la investigación de Franklin es relatada en conocidos textos sobre su figura, pero aún sigue pesando más el relato oficializado de Watson. Los textos de Anne Sayre, *Rosalind Franklin y el ADN* de 1975, el de B. Maddox, *Rosalind Franklin: The Dark Lady of DNA*, 2002, y la publicación en *Nature* en 2010 de las cartas perdidas de Crick a las que hemos hecho referencia, no parecen ser suficientes aún para que, en cualquier representación sobre este hito de la historia de la ciencia, la figura de Rosalind Franklin sea destacada. No se trata de un olvido menor o de la creencia de que su papel no fuera tan determinante, como algunos afirman, algo que no se ajusta a la verdad, no, se trata de un episodio de desautorización, de un claro sesgo sexista de la Historia oficial de la ciencia, y, probablemente también de un ejemplo de cómo la historia contextual de la ciencia al incorporar otros elementos contrarios al enfoque positivista nos

permite tener relatos más completos y ajustados a la realidad de estos episodios. La historia, pues, sigue necesitando ser contada.

En 1962 se otorga el Nobel de Medicina a los tres hombres. Se da la circunstancia de que el Nobel sólo puede darse a un máximo de tres personas; de todas formas, Rosalind Franklin había muerto en 1958 a la edad de 37 años debido al cáncer y otros problemas graves de salud, probablemente debidos a los años de experimentación con radiación. En los últimos años se viene produciendo un reconocimiento cada vez mayor de la relevancia del trabajo de Rosalind Franklin y el King´s College la reivindica como una de sus más excelentes científicas.

Incorporación de la dimensión de género en la investigación. Ellas investigan. Hacia una ciencia más democrática e igualitaria

Las mujeres acuden a las universidades de forma masiva en la segunda mitad del siglo XX. En nuestros días son casi el 60% en las aulas, pero con una distribución desigual en los diferentes ámbitos del conocimiento. Son mayoría en las disciplinas de Ciencias de la Salud, Ciencias Sociales, Educación y Humanidades, están a la par en muchas disciplinas de las Ciencias Formales y Naturales o experimentales, pero los porcentajes se desploman en las Ingenierías, especialmente la de Informática donde no llegan al 15%. En las carreras académicas e investigadoras se mantienen importantes brechas y en el nivel más alto, las cátedras, las ocupan sólo un 23%. Techos de cristal, cañerías que gotean o suelos pegajosos son algunos de los mecanismos que ilustran la persistente desigualdad.

El informe *Científicas en cifras*, presentado bianualmente por el gobierno muestra claramente la persistencia de las brechas y dificultades. Más allá de los datos, las dificultades de conciliación y la desautorización o no reconocimiento de la calidad de la investigación realizada por muchas mujeres en la academia y en los centros de investigación siguen estando presentes. Europa da pasos decididos para incorporar la dimensión de género en la investigación en todos los ámbitos del conocimiento, siendo esta una cuestión insoslayable para todas aquellas personas que solicitan financiación europea para sus investigaciones. Multitud de programas y actividades se diseñan para promover entre las chicas más vocaciones STEM [acrónimo de los términos en inglés *Science, Technology, Engineering and Mathematics* (ciencia, tecnología, ingeniería y matemáticas)], y se habla todos los días de la relevancia de la formación científico-tecnológica para poder optar a las profesiones del futuro. Pero los estereotipos siguen presentes, se refuerzan con nuevas narrativas y mecanismos de exclusión, no explícitos, pero igualmente efectivos. En tal contexto, reconociendo los importantes avances en igualdad, cabe preguntarse: ciencia ¿para quienes?, ¿cómo influye en

nuestro conocimiento el hecho de que haya colectivos excluidos de la ciencia?, ¿qué proyectos y metas son perseguidas y cuáles ignoradas?, ¿qué experiencias son consideradas válidas o adecuadas y cuáles no? Son precisamente este tipo de decisiones las que configuran en gran medida la práctica de la ciencia y las que en último término definen cuáles son los problemas relevantes y el tipo de soluciones aceptables.

Por lo tanto, la cuestión sobre la *ciencia democrática* constituye un nuevo núcleo temático de gran interés en la actual Filosofía de la Ciencia. A nuestro juicio, se plantea de forma transversal en la reflexión sobre la ciencia y permite dibujar tres ámbitos de interés: el análisis y la reflexión, desde la perspectiva de género, sobre los *contenidos de las teorías*, el análisis de la organización, estructura y los valores que guían la *práctica de la ciencia* y, el análisis de los procesos de decisión implicados en el diseño de las *metas y direcciones de la ciencia*. La participación igualitaria y autorizada de las mujeres en el proceso de construcción del conocimiento y en el diseño de una ciencia dirigida hacia el *bien común* sigue siendo una tarea pendiente.

Bibliografía

ALIC, MARGARET (1991). *El legado de Hipatia. Historia de las mujeres de ciencia desde la Antigüedad hasta fines del s. XIX.* Siglo XXI Editores, Madrid.

AMORÓS, CELIA (1994). Presentación. Lo femenino como "lo otro" en la objetivación conceptual de lo genérico humano. En E. Pérez Sedeño (coord.), *Conceptualización de lo femenino en la filosofía antigua.* Siglo XXI Editores, Madrid.

BECERRA, GLORIA & TERESA ORTIZ (coord.) (1996). *Mujeres de ciencias: mujer, feminismo y ciencias naturales, experimentales y tecnológicas.* Universidad de Granada, Servicio de Publicaciones.

BLEIER, RUTH (1984). *Science and Gender: A critique of Biology and its Theories on Women*. Pergamon Press, New York.

DZIELSKA, MARÍA (2003). *Hipatia de Alejandría.* Ediciones Siruela, Madrid.

FEHÉR, MARTHA (1995). *Changing Tools. Case Studies in the History of Scientific Methodology.* Budapest, Akadémiai Kiadó.

FREELAND, CYNTHIA A. (1998). *Feminist Interpretations of Aristotle*. University Park Pennsylvania, Pennsylvania State University Press.

GÓMEZ, AMPARO (2004). *La estirpe maldita*. *La construcción científica de lo femenino*. Minerva ediciones, Madrid.

GONZÁLEZ, AMALIA (2002). *Hipatia.* Ediciones del Orto. Madrid.

KELLER, EVELYN FOX (1984). *Seducida por lo vivo. Vida y obra de Barbara McClintock.* Ed. Fontalba, Barcelona.

LACQUEUR, THOMAS (1994). *La construcción del sexo. Cuerpo y género desde los griegos hasta Freud*. Colección feminismos. Ed. Cátedra, Madrid.

LAWLOR, ROBERT (1996). *Geometría Sagrada*. Ed. Debate, Barcelona.

LONGINO, HELEN (1990). *Science as Social Knowledge. Values and Objectivity in Scientific Inquiry.* Princeton University Press, Princeton.

MARCOS, ALFREDO & ROSANA BARTOLOMÉ (2010). (trad. del griego), *Aristóteles. Estudios Biológicos*. Luarna Ediciones, Madrid.

MARTÍNEZ, CAROLINA (2003). *El papel de la mujer en la evolución humana.* Biblioteca Nueva, Madrid.

MERCHANT, CAROLYN (1980). *The Death of Nature. Women, Ecology, and the Scientific Revolution.* Harper & Row, New York.

NEELEY, KATHRYN A. (2001). *Mary Somerville. Science, Illumination and the Female Mind*. Cambridge University Press. Cambridge.

OGILVIE, MARILYN B. (1986). *Women in Science. Antiquity through the Nineteenth Century: A biographical dictionary with annotated bibliography*. The MIT Press, Massachusetts.

PERDOMO, INMACULADA (2000). Mujer, Naturaleza y Ciencia, pp. 107-124. En *Naturaleza, Filosofía y Sociedad. I Congreso de Humanidades.* Ateneo de La Laguna. La Laguna.

PERDOMO, INMACULADA (2005). Método, valores y transmisión de la ciencia. La actualidad del pensamiento de Francis Bacon. *Laguna. Revista de Filosofía* 16: 29-44.

PERDOMO, INMACULADA (2019). Las mujeres en los textos biológicos de Aristóteles, pp. 247-263. En I. Marieta (ed.), *Aristóteles. El deseo de saber*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de La Laguna.

POTTER, ELIZABETH (1989). Modeling the gender politics in Science. En N. Tuana (ed.), *Feminism and Science.* Indiana University Press, Bloomington.

SCHIEBINGER, LONDA (1990). Cuando la ciencia era mujer, pp. 71-112. En J. Ordóñez & A. Elena (eds.), *La ciencia y su público.* CSIC, Madrid.

SCHIEBINGER, LONDA (2004). *¿Tiene sexo la mente?* Colección feminismos. Ed. Cátedra, Universitat de Valencia.

WAITHE, M. ELLEN (ed.) (1987). *A History of Women Philosophers.* 4 Vols. Kluwer Academic Publ.

2. Expansión de zonas dominadas por zoantídeos en Canarias: causas y efectos de un nuevo hábitat en ecosistemas bentónicos someros

Sabrina Clemente, Sergio Moreno-Borges, Sonia Fernández-Martín, María Elisa Lambre, Eulalia Peraza, Nuba Zamora & Cataixa López

Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Laguna

El aumento de CO_2, derivado de las actividades humanas, produce cambios globales que son irreversibles a escalas de tiempo ecológicas. La acumulación de este gas de efecto invernadero causa un progresivo incremento de la temperatura oceánica, lo que a día de hoy está provocando una reorganización de las comunidades marinas por cambios en los rangos de distribución de las especies. En Canarias, los efectos del calentamiento oceánico se han hecho evidentes en las últimas décadas con la llegada de nuevas especies de origen tropical, así como con la proliferación de especies nativas de afinidad por aguas cálidas. Es en este último aspecto en el que se centra el presente trabajo, tras constatar que cada vez son más frecuentes en los fondos someros iluminados las poblaciones de un tipo de cnidarios o corales blandos del grupo de los zoantídeos.

Estas especies nativas de Canarias de apetencia por aguas cálidas parecen encontrar en las actuales condiciones de calentamiento oceánico las condiciones óptimas para proliferar y, de hecho, sus poblaciones han experimentado fenómenos de reciente expansión en nuestros fondos. A fin de profundizar en los procesos de transición de los sistemas típicamente dominados por macroalgas a comunidades dominadas por estos corales blandos, durante los últimos cuatro años hemos realizado un seguimiento exhaustivo de las zonas del intermareal y submareal canario

dominadas por zoantídeos, en concreto por las especies Zoanthus pulchellus *y* Palythoa caribaeorum. *Se han abordado las posibles causas y consecuencias de la proliferación de este tipo de organismos para otros elementos del ecosistema, combinando el estudio en los ecosistemas naturales con la experimentación en laboratorio. La gran capacidad transformadora del hábitat de dichos organismos y las consecuencias para otros elementos clave en el ecosistema, como son las comunidades de algas fotófilas, de invertebrados y de peces queda constatada, a la vez que se prevé que estos efectos puedan intensificarse en el futuro en un contexto de cambio climático.*

Introducción

El cambio climático global, resultado del desarrollo industrial en los últimos siglos, es uno de los principales retos ambientales a los que se enfrenta nuestra sociedad ya que afecta a la supervivencia de las diferentes formas de vida en el planeta. Entre los principales efectos de dicho cambio se encuentran la profunda modificación de la distribución de los recursos biológicos, la pérdida de biodiversidad y la alteración de la función de los ecosistemas. Los resultados de investigación que aquí se presentan profundizan en algunos de los cambios que están ocurriendo en los ecosistemas marinos de Canarias asociados a las tendencias actuales de calentamiento oceánico por el proceso de cambio climático global.

Desde el año 2013, el grupo de investigación en Biodiversidad, Ecología Marina y Conservación de la Universidad de La Laguna comenzó a prestar atención a los fenómenos de proliferación de zoantídeos en Canarias. Bajo la hipótesis general de que existe un efecto positivo entre el aumento de la temperatura, en conjunción con otras variables de origen antrópico como la disminución del pH, y el incremento en nutrientes asociados a procesos de eutrofización, en la aparición y persistencia de zonas dominadas por zoantídeos en los ecosistemas rocosos iluminados, iniciamos el estudio de la distribución de sus poblaciones en Canarias, para posteriormente profundizar en los efectos ecosistémicos de estos cambios en el hábitat. A fin de valorar si la proliferación de zoantídeos termófilos y su ocupación del sustrato rocoso en ambientes someros de Canarias afecta a la estructura de los hábitats y a otros organismos que forman parte del ecosistema, se han llevado estudios específicos, combinando tanto el seguimiento de los diferentes componentes de estos ecosistemas bentónicos, así como otros experimentos en el laboratorio, muchos de ellos aún en curso, que ayudarán a entender los efectos.

En esta contribución analizaremos y sintetizaremos lo que conocemos hasta el momento del fenómeno de proliferación reciente de zoantídeos en

Canarias: la distribución y principales características de los hábitats dominados por zoantídeos, incluyendo las especies formadoras de estos hábitats, los factores ambientales que parecen estar asociados a esta explosión poblacional, así como las principales consecuencias para otros elementos de la biodiversidad de los ecosistemas bentónicos de fondos rocosos. La recopilación de estos datos será de utilidad para programas de seguimiento de estos nuevos hábitats y la evaluación de su progresión ante un futuro escenario de cambio climático.

El cambio climático en los océanos

El cambio climático es uno de los principales desafíos ambientales a los que se enfrenta la sociedad actual y representa una de las mayores amenazas al funcionamiento de los ecosistemas del planeta, ya que muchos recursos naturales dependen de la estabilidad climática (Wernberg *et al*., 2012). El aumento de las emisiones de gases de efecto invernadero, mayoritariamente CO_2, ha originado importantes modificaciones en la dinámica climática del planeta (IPCC, 2022). El CO_2 es un gas atmosférico que atrapa la energía solar dentro de la atmósfera, de forma que, en exceso, evita que los rayos solares puedan salir de la atmósfera, provocando un aumento de la temperatura planetaria global. Este proceso de calentamiento global ha resultado en un aumento de la temperatura terrestre, pero también en un incremento de la temperatura superficial del mar, en el rango de 1ºC en los últimos 100 años. De hecho, se prevé un aumento aún mayor de la temperatura, de unos 1,5ºC adicionales en las próximas dos décadas, si las tendencias en las emisiones de CO_2 se mantienen (IPCC, 2012).

Los océanos, que recubren aproximadamente el 71% de la superficie del planeta, tienen, además, la capacidad de actuar como grandes sumideros de CO_2, reteniendo parte de las emisiones antropogénicas de este gas, lo que resulta fundamental en la regulación del clima para evitar su acumulación excesiva en la atmósfera. Sin embargo, la absorción de CO_2 por los océanos provoca cambios adicionales en sus características físico-químicas. El CO_2 se disuelve en el agua, ocasionando una disminución del pH y de la concentración del carbonato (CO_3^{-2}), de forma que provoca la acidificación de los océanos y dificulta la obtención de carbonato para todos aquellos organismos con esqueletos carbonatados (Fig. 1).

Los cambios que están experimentando en la actualidad los parámetros fisicoquímicos del agua de mar están ocasionando grandes impactos en la supervivencia y distribución de multitud de organismos y en el funcionamiento de los ecosistemas marinos (Orr *et al*., 2005; Kroeker *et al*., 2013). Existe consenso científico de que estos efectos incluso se intensificarán en el futuro (Harley *et al*., 2006), generando nuevas condiciones ambientales no experimentadas con anterioridad en la historia

evolutiva de la mayoría de especies marinas (Hoegh-Guldberg *et al*., 2007). El ritmo al que están cambiando los parámetros físico-químicos de los océanos, provocando la acidificación de los mares y el progresivo aumento de la temperatura oceánica, no tiene precedentes en la historia de nuestro planeta y constituye una de las mayores preocupaciones para la salud de los océanos del mundo (Rau *et al*., 2012). El calentamiento oceánico es el proceso de cambio climático que genera en la actualidad mayores efectos sobre la biota marina, si bien se espera que, para finales de siglo, con descensos del pH del mar de unas 0,4 unidades, los efectos de la acidificación oceánica comiencen a ser también evidentes (IPCC, 2022).

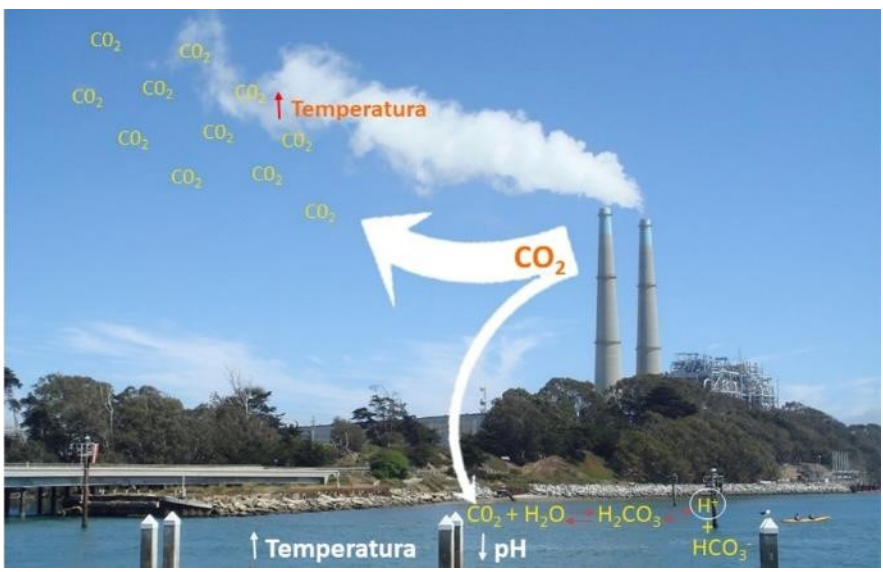


Fig. 1. Esquema que representa el efecto de las emisiones de gases invernadero sobre el medio marino. El CO_2 proveniente de las actividades humanas se acumula en la atmósfera, reteniendo el calor y produciendo un aumento de la temperatura tanto atmosférica como oceánica. Parte de este exceso de CO_2 se disuelve en la superficie del océano, donde comienza una serie de reacciones químicas que forma ácido carbónico (H_2CO_3), que a su vez se disocia en bicarbonato (HCO_3^-) y protones (H^+). La acumulación de H^+ en el agua produce una disminución del pH o el proceso conocido como acidificación de los océanos.

Las consecuencias del calentamiento en la biota marina son numerosas y variadas, destacando impactos directos en la supervivencia de los organismos y la aparición de cambios en los rangos de distribución de las especies para adaptar sus procesos fisiológicos de tolerancia a los rangos de temperatura (Harley *et al*., 2006). Así, ante el incremento de las temperaturas oceánicas muchas especies se desplazan más allá de sus límites actuales de distribución, pudiendo afectar a la estabilidad de las poblaciones nativas

(Durante *et al*., 2018). Por otra parte, especies que se encuentran en su límite de tolerancia térmica tienden a enrarecerse e incluso desaparecer (Brierley *et al*., 2009), mientras que aquéllas que toleran las aguas más cálidas proliferan. A su vez, y no menos importante, la redistribución de especies a consecuencia del calentamiento provoca nuevas interacciones entre especies, principalmente por procesos de competencia por el espacio y depredación que alteran la organización y el funcionamiento de los ecosistemas locales (Koch *et al*., 2013). Dado que muchos eventos del ciclo de vida de las especies se desencadenan a consecuencia de cambios en la temperatura, el calentamiento supondrá importantes cambios fenológicos y alteraciones en muchos sucesos poblacionales tales como migraciones, reproducción, crecimiento, etc. Asimismo, se esperan incluso cambios en la morfología y comportamiento de los individuos para adaptarse a las nuevas condiciones ambientales, que empiezan a ser evidentes en ciertas regiones (Root *et al*., 2003).

El cambio climático en el medio marino de Canarias

Las islas Canarias, en la región subtropical del sector noreste del Atlántico, constituyen un archipiélago con unas características oceanográficas peculiares que condicionan su biota marina. Localizado en el curso de la rama oriental descendente del giro subtropical del Atlántico Norte, en una latitud entre 27º 30´N y 29º 30´N y a una distancia de 90 km de la costa africana, en el archipiélago convergen diferentes fenómenos oceanográficos que se manifiestan en unas temperaturas con notables diferencias entre islas y sus distintas vertientes (Arístegui *et al*., 1994; Barton *et al*., 1998). La predominancia de la corriente fría de Canarias proveniente del noreste, y la proximidad al afloramiento de aguas frías y ricas en nutrientes de la costa noroccidental africana determinan el contexto oceanográfico de las islas, que registra un marcado gradiente térmico longitudinal en el entorno de las islas donde la temperatura superficial del mar se incrementa de este a oeste (Fig. 2), con diferencias de hasta 2ºC (Barton *et al*., 1998) y una serie de fenómenos oceanográficos mesoescalares (Hernández-León, 1988) que alteran los regímenes térmicos y la productividad a nivel insular por procesos de afloramiento locales y estelas de aguas cálidas a sotavento de las islas (Fig. 2). Esta heterogeneidad térmica permite el asentamiento en Canarias de una biota marina muy variada, incluyendo especies de carácter tropical, subtropical y templado (Brito, 2008). Estas especies se distribuyen siguiendo los patrones de variación de la temperatura oceánica en el archipiélago, de forma que las especies de afinidades por aguas más cálidas predominan en las islas occidentales y las de aguas templadas en las islas orientales (Falcón *et al.,* 1996). Canarias constituye, así, una zona experimental única para valorar los efectos del

calentamiento de las aguas sobre la biodiversidad marina, puesto que tenemos componentes de nuestra biota con afinidad por aguas cálidas que tienden a proliferar ante el calentamiento y otras de carácter más templado que tendrán cada vez más difícil prosperar en estas condiciones de cambio climático.

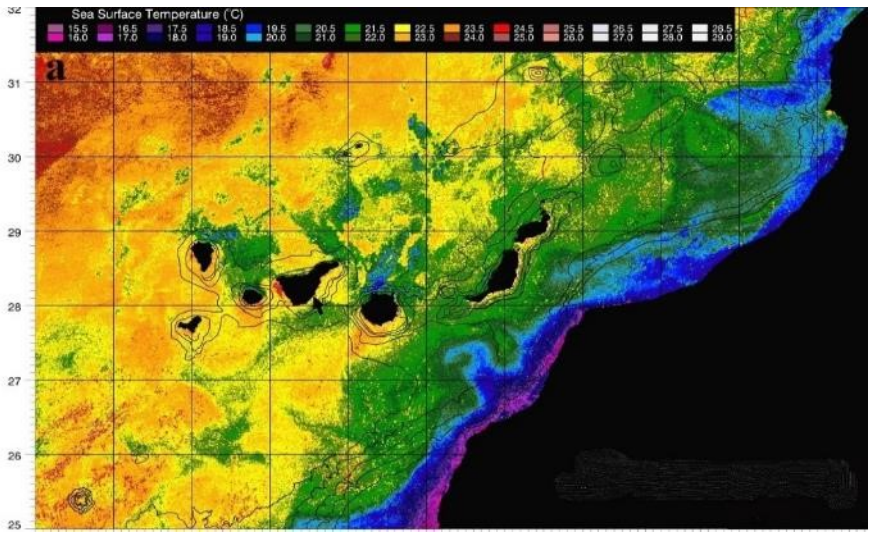


Fig. 2. Imagen de la temperatura superficial del mar (°C) en la región de Canarias, generada por los satélites AVHRR/NOAA, que muestra el gradiente típico de incremento de la temperatura del este al oeste del Archipiélago, así como la heterogeneidad térmica a escala de las diferentes vertientes insulares, especialmente en las islas occidentales y centrales. Imagen tomada de Clemente *et al*. (2011).

En Canarias, al igual que en otras regiones del mundo, el rápido aumento de la temperatura superficial del mar, de unos 0,3ºC por década (López, 2019) (Fig. 3), está desencadenando importantes alteraciones en la distribución y abundancia de las comunidades biológicas. Así, se habla de un proceso de tropicalización de la biota marina de Canarias, referido a la aparición de nuevas especies no nativas de origen tropical (Brito *et al*., 2005; Clemente *et al*., 2011; Riera *et al*., 2014), y de la meridionalización de la biota, ya que se ha constatado un éxito o aumento de aquellas especies nativas de afinidades tropicales y apetencias por aguas cálidas (Brito *et al*., 2005). Las alteraciones en la abundancia y composición de especies marinas durante las últimas décadas en relación a los procesos de cambio climático se han manifestado más intensamente en las islas occidentales, donde se registran las máximas temperaturas oceánicas del archipiélago. Además, se ha constatado un desplazamiento gradual en dirección hacia las islas orientales

de especies nativas termófilas, cuyas poblaciones se han visto favorecidas con el progresivo calentamiento en la región (Brito *et al*., 2005). Este tipo de cambios está recibiendo una gran atención por la comunidad científica, tanto nacional como internacional, y adquieren especial relevancia en zonas como Canarias donde los ecosistemas marinos costeros generan el 47% de los recursos y servicios del océano (Costanza *et al*., 1997). Ante este escenario de alteraciones severas en los ambientes marinos, es especialmente importante entender cómo determinadas especies clave, formadoras de hábitats e importantes para el funcionamiento de los ecosistemas marinos, se verán afectadas por el cambio climático.

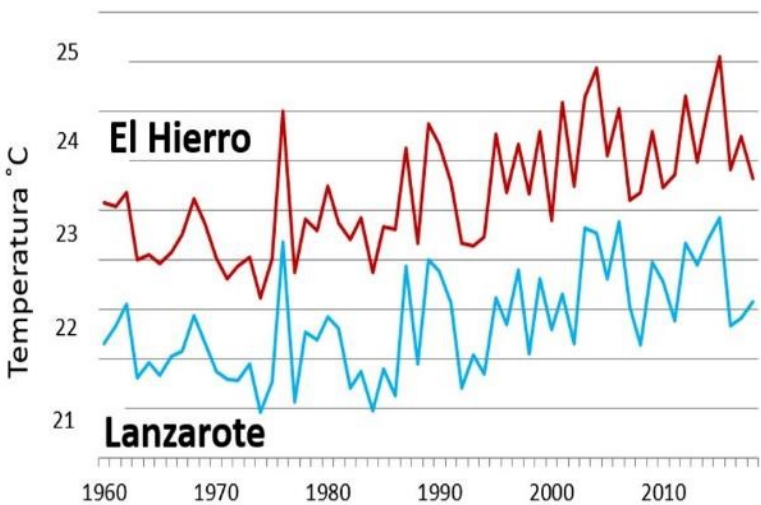


Fig. 3. Variación de la temperatura superficial del mar registrada en los meses de verano desde el año 1960 a 2018, en los dos extremos del gradiente térmico de Canarias: El Hierro (línea roja) y La Graciosa (línea azul). Datos procedentes de Kalnay *et al*. (1996). Imagen modificada de López *et al*. (2020).

Poblaciones de zoantídeos: *Zoanthus pulchellus* y *Palythoa caribaeorum*

Los zoantídeos, denominados comúnmente anémonas coloniales o corales blandos, son cnidarios antozoos hexacoralarios del orden Zoantharia, que al contrario que los corales duros (clase Anthozoa, orden Scleractinia) no generan un esqueleto de carbonato cálcico, por lo que no son constructores de arrecifes coralinos. Se distribuyen en regiones tropicales y subtropicales de todo el mundo, en aguas poco profundas debido a su dependencia de la

luz para la realización de la fotosíntesis por parte de microalgas que tienen en simbiosis, llamadas zooxantelas. Las zooxantelas son capaces de cubrir hasta el 90% de las necesidades energéticas de los zoantídeos por fotosíntesis (Costa *et al*., 2013). Sin embargo, estos animales también se alimentan heterotróficamente filtrando partículas en suspensión de la columna de agua, por lo que se denominan organismos mixotróficos. Como miembros de la clase de los antozoos, son cnidarios que presentan exclusivamente fase pólipo en su ciclo vital, es decir, viven fijos al sustrato, y, además, son coloniales, presentando una serie de pólipos individuales conectados por un retículo basal o cenénquima (Brito & Ocaña, 2004; Reimer *et al*., 2008a). Son especies que se caracterizan por presentar mecanismos de defensa muy efectivos, ya que además de tener las células urticantes típicas de los cnidarios, muchas especies contienen sustancias químicas tóxicas, como la palitoxina, que les confieren protección frente a depredadores y ventajas frente a competidores por el sustrato (Moore & Scheuer, 1971; Wiles *et al*., 1974; Karlson, 1983). Los zoantídeos tienen una etapa larvaria planctónica excepcionalmente larga (Polak *et al*., 2011), además de capacidad de reproducción de forma asexual (Cooke, 1976, Acosta *et al*., 2005), lo que sugiere una alta capacidad de dispersión y de proliferación de las especies. Todas estas características biológicas de los zoantídeos, su afinidad por aguas cálidas y su capacidad de tolerancia a las fluctuaciones ambientales (Sebens, 1982; Sorokin, 1991; Kemp *et al*., 2006), los convierten en organismos muy exitosos en la colonización de los sustratos duros (Karlson, 1983). De hecho, ante el actual calentamiento oceánico, en varias regiones del mundo ya se ha constatado una proliferación de este tipo de organismos, afectando a otros elementos de la biodiversidad local (González-Delgado, 2018; Moreno-Borges *et al*., 2022), y se espera una expansión aún mayor de sus poblaciones si continúa el aumento de las temperaturas (Reimer *et al.,* 2008b).

En Canarias los zoantídeos conforman un ejemplo del proceso de meridionalización de la biota marina, ya que, como especies nativas de las Islas con afinidades tropicales, sus poblaciones están en aumento favorecido por el progresivo calentamiento oceánico. En los últimos años ha llamado la atención de los especialistas las altas concentraciones de colonias en diversas localizaciones de Canarias, concretamente de las especies *Zoanthus pulchellus* y *Palythoa caribaeorum* (González-Delgado *et al.,* 2018; López *et al*., 2020) (Fig. 4).

Zonas dominadas por zoantídeos: nuevos hábitats en fondos someros de Canarias

Los arrecifes de coral en todo el mundo sufren actualmente el efecto sinérgico de la presión antropogénica y el cambio climático y, sin embargo, las comunidades dominadas por zoantídeos parecen ser cada vez más

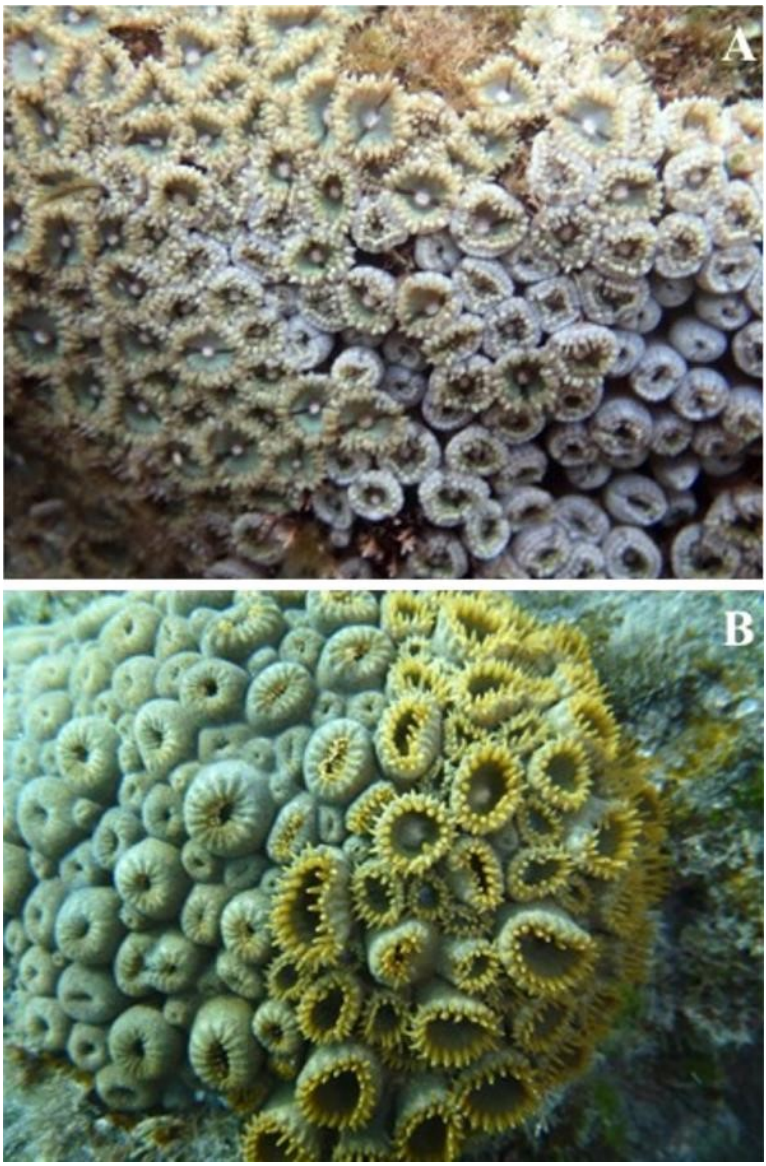


Fig. 4. Imágenes de las dos especies de zoantídeos estudiadas: A: *Zoanthus pulchellus*, B: *Palythoa caribaeorum*.

frecuentes (Cruz *et al*., 2015), al ser especies más adaptables y resilientes a la dinámica actual del cambio climático (Durante *et al*., 2018). La gran eficiencia competidora por el espacio de los zoantídeos y su rápido crecimiento tapizante rellenando oquedades, reduce sustancialmente la rugosidad y complejidad del sustrato donde habitan (Bastidas & Bone, 1996).

Esta simplificación estructural del hábitat influye en la biodiversidad asociada y cambia la estructura trófica local, tal y como demuestran estudios previos en diversas regiones (Cruz *et al*., 2015). En Canarias se han identificado recientemente procesos similares de sustitución de especies estructurantes y modificación de los hábitats, principalmente de comunidades de macroalgas, a consecuencia de las nuevas condiciones ambientales. Uno de los escenarios de cambio más radicales que ha empezado a registrarse es el establecimiento de corales duros (escleractinias e hidrocorales) y blandos, principalmente especies del género *Palythoa* y *Zoanthus*, que dominan el sustrato y sustituyen a las comunidades algales del sublitoral somero, generando un nuevo modelo de ecosistema antes ausente en el Archipiélago y que hasta ahora no había sido reportado para sistemas templados o subtropicales del mundo.

Zoanthus pulchellus y *Palythoa caribaeorum* son especies termófilas capaces de monopolizar el sustrato con su modo de crecimiento tapizante, llegando a transformar los ambientes intermareales y submareales someros donde habitan (Simón-Otegui, 2015; Villanova, 2019; López *et al*., 2020; Moreno-Borges *et al*., 2022). La proliferación de colonias de estas especies y su dominancia en zonas iluminadas de fondos rocosos de Canarias disminuye drásticamente el espacio libre y el sustrato disponible para el resto de organismos sésiles. Las colonias se adhieren al sustrato rocoso a modo de tapete, recubriendo incluso grietas y oquedades (Varela *et al*., 2002), conformando así un nuevo tipo de hábitat cada vez más frecuente en el archipiélago, bien diferenciado ecológica y paisajísticamente (Fig. 5). A pesar de que los estudios sobre estos organismos son todavía escasos, hace unas décadas solo se conocían colonias dispersas de zoantídeos en todo el Archipiélago (López Pérez, 2014; Riera *et al*., 2014). En cambio, los estudios más recientes demuestran que se trata de organismos cada vez más frecuentes en el intermareal y submareal de Canarias (Simón Otegui, 2015; Fernández-Martín, 2019; López *et al*., 2020).

En determinadas localizaciones de Canarias, los zoantídeos alcanzan coberturas medias del sustrato superiores al 25%, modificando el hábitat antes dominado por macroalgas y conformando las denominadas zonas dominadas por zoantídeos (Reimer *et al*., 2021) (Fig. 5). Estos hábitats presentan ciertas peculiaridades dependiendo de si están generados por las especies *Z. pulchellus* o *P. caribaeorum*. Las colonias de *Z. pulchellus* generalmente son más pequeñas que las de *P. caribaeorum*. Sus pólipos aparecen más aislados (López *et al*., 2019), lo que hace posible un cierto crecimiento de macroalgas entre ellos (Fig. 6A). En cambio, el género *Palythoa* incluye especies que presentan pólipos prácticamente inmersos en un cenénquima bien desarrollado, como en el caso de *P. caribaeorum*, que dejan muy poco espacio disponible e impide el crecimiento algal entre pólipos, provocando una sustitución casi completa de la cobertura de

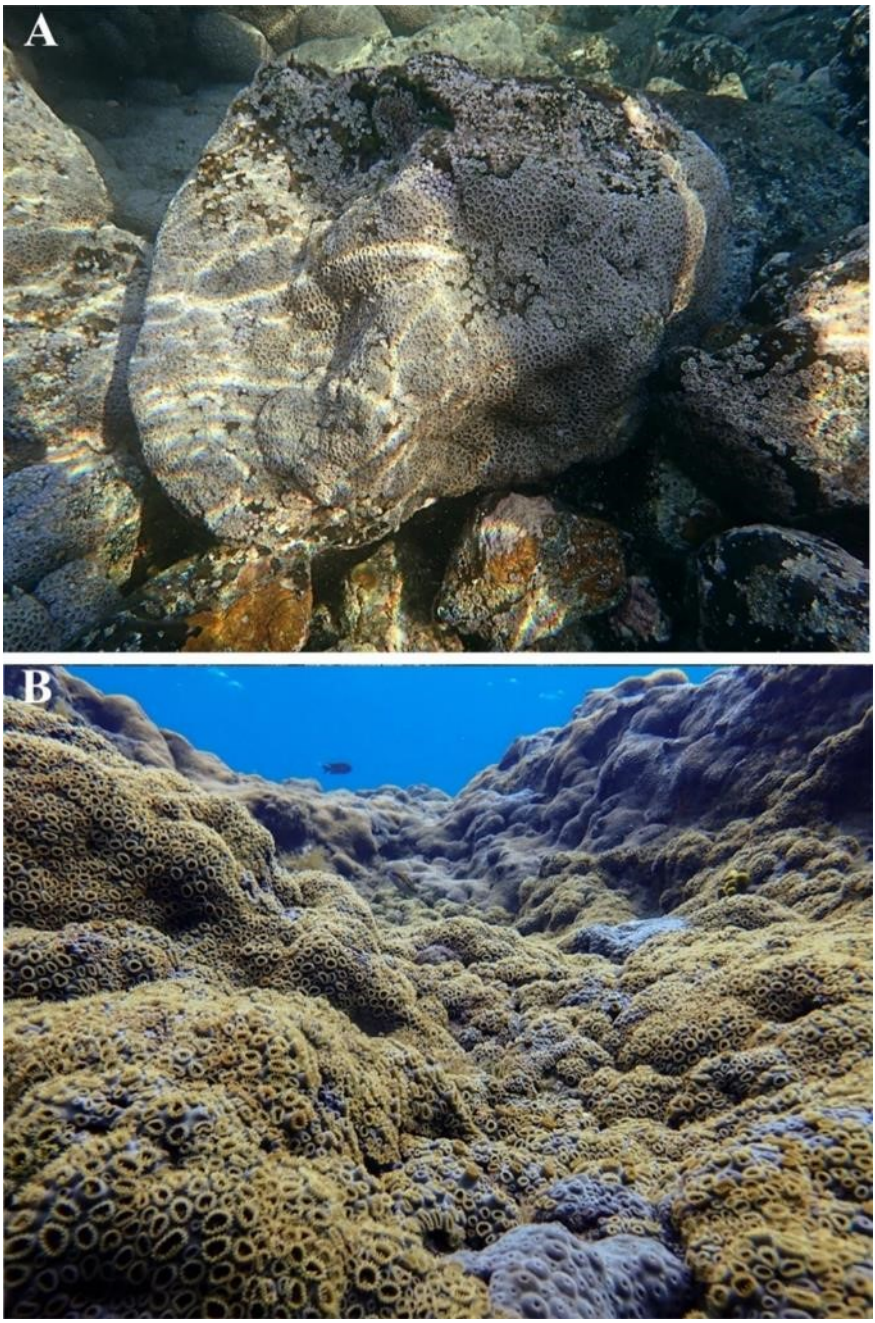


Fig. 5. Fotografías de fondos rocosos de Canarias donde se observa la dominancia de los zoantídeos (A) *Zoanthus pulchellus* y (B) *Palythoa caribaeorum* en hábitats de charcos intermareales y sublitorales poco profundos, respectivamente. Las colonias de ambas especies crecen fuertemente adheridas al sustrato rocoso, tapizándolo y recubriendo grietas y oquedades.

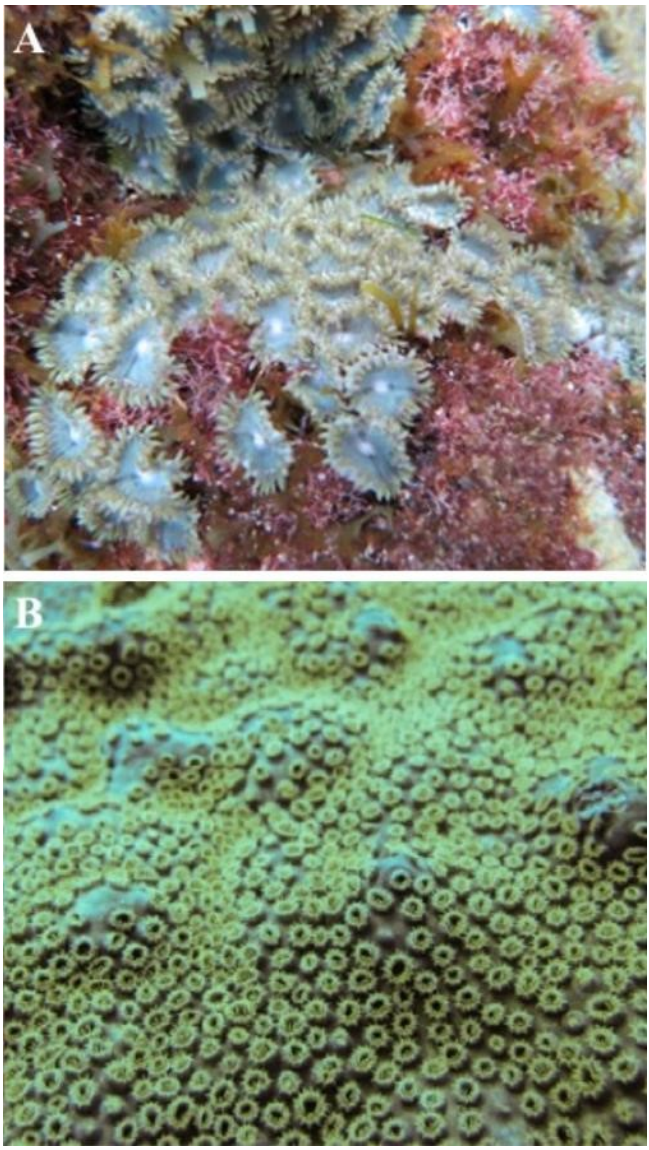


Fig. 6. Detalle de (A) una colonia de *Zoanthus pulchellus* con pólipos que permiten un cierto crecimiento de macroalgas entre ellos, y de (B) de una colonia de *Palythoa caribaeorum* donde se observa que los pólipos están conectados a través de un cenénquima o tejido común muy desarrollado que impide el crecimiento de macroalgas entre pólipos.

macroalgas (Fig. 6B). Todas estas características hacen de esta especie un fuerte competidor frente a otros organismos sésiles, influyendo en su crecimiento y reclutamiento (Suchanek & Green, 1981), efectos que

repercuten en cambios en la estructura de las comunidades acompañantes. La alta plasticidad morfológica de muchos zoantídeos parece facilitar la colonización y adaptación a una amplia gama de hábitats, a la vez que permitir la supervivencia en condiciones de cambios ambientales (Ong *et al*., 2013). La especie *P. caribaeorum* se ve favorecida por el incremento de las temperaturas y sus poblaciones se extienden por los hábitats submareales y algunas plataformas intermareales expuestas a altas temperaturas ambientales, especialmente en las zonas de temperaturas más cálidas (López *et al.,* 2020). En cambio, *Z. pulchellus* es una especie más tolerante a temperaturas más bajas, y se localiza en la zona intermareal de la costa norte de Tenerife en relación con la existencia de grandes plataformas rocosas, así como en el submareal de varias islas (López *et al*., 2020).

Muchas de las especies de zoantídeos de Canarias tienen su límite de distribución norte en el Archipiélago, lo que indica su clara sensibilidad a las oscilaciones de temperatura en esta región (González *et al*., 2018), como es el caso de *P. caribaeorum*. Estudios sobre la distribución actual y modelización futura de esta especie muestran una redistribución en función del aumento de la temperatura y posibles cambios asociados en las comunidades bentónicas (Durante *et al.*, 2018; Reimer *et al*., 2021). Se espera que bajo impactos antropogénicos moderados *P. caribaeorum* se extienda hacia el norte, con una disminución de las poblaciones en su rango de distribución más meridional. Estos escenarios futuros plantean una situación de incertidumbre para los ecosistemas marinos de Canarias, ya que, dada su particular situación biogeográfica, la dominancia de esta especie puede ser cada vez más frecuente ocupando potencialmente el lugar para el establecimiento y persistencia de las comunidades de macroalgas, elementos clave en el mantenimiento de la producción de los sistemas litorales. Por todo lo anterior, es necesario profundizar en el conocimiento de estos hábitats dominados por zoantídeos que están apareciendo cada vez con más frecuencia en las islas, así como en las interacciones bióticas más relevantes en estos nuevos ecosistemas, incluyendo interacciones directas algas-zoantídeos y su influencia en interacciones con otros niveles de la cadena trófica.

La extensión, estabilidad, persistencia y muchos de los efectos de estos nuevos hábitats en Canarias no se han estudiado hasta el momento de forma adecuada. Sin embargo, su éxito en la competencia por el sustrato de los fondos rocosos iluminados sigue en aumento, especialmente en los enclaves de temperaturas más cálidas. La comprensión del funcionamiento y la regulación de estas comunidades es crucial para prever futuros cambios y adoptar medidas que puedan mitigarlos. Es necesario profundizar en la ecología y en los patrones de distribución y colonización espacial de los zoantídeos para ayudar a la conservación y gestión ambiental de los ecosistemas costeros en relación a los impactos del cambio climático.

Zonas de dominancia de *Zoanthus* y *Palythoa* en Canarias

En Canarias los datos de las poblaciones de *Zoanthus pulchellus* y *Palythoa caribaeorum*, apoyan la hipótesis de una proliferación reciente de estos organismos en relación con el proceso de progresivo calentamiento oceánico (Simón Otegui, 2015; Fernández-Martín, 2019; López *et al*., 2020). A pesar de ser organismos que se registran cada vez con más frecuencia tanto en el intermareal como en el submareal, se ha comprobado que la densidad de ambas especies varía entre las islas (Fig. 7). En el caso de *P. caribaeorum* se encontró un efecto combinado de la isla y el tamaño de las plataformas intermareales, apareciendo las máximas densidades poblacionales de la especie en las grandes extensiones intermareales de Lanzarote (Órzola) (López *et al*., 2020). Por su parte, en el ambiente submareal la especie solo se ha encontrado en las islas más occidentales, El Hierro, La Palma, La Gomera y Tenerife, siempre en las vertientes sureste y suroeste más cálidas de las islas y excluyendo las orientaciones al norte con aguas ligeramente más frías (Fig. 7). En la costa sureste de Tenerife, la especie cubre largas extensiones del sustrato (>100 m^2) en fondos someros de 2-7 m de profundidad, constituyendo las poblaciones submareales más grandes conocidas hasta el momento en Canarias. Sin embargo, a pesar de la mayor ocurrencia de colonias grandes de *P. caribaeorum* en Tenerife, en El Hierro las colonias de menor tamaño son más frecuentes y aparecen más diseminadas en el sustrato, llegando hasta cerca de los 20 m de profundidad (López, 2019).

En el caso de *Z. pulchellus*, se han descrito grandes proliferaciones de colonias de la especie en zonas del intermareal anteriormente dominadas por macroalgas, por ejemplo, en la costa norte de Tenerife, modificando enormemente el hábitat y el paisaje intermareal en localidades como Punta del Hidalgo y Los Silos (González-Delgado, 2018; López *et al.,* 2020) (Fig. 7), donde el hábitat dominado por el zoantídeo abarca unos 2600 m^2 y 300 m^2, respectivamente. Se trata, por tanto, de extensiones significativas, donde la estructura del ecosistema está enormemente modificada por las altas coberturas del zoantídeo. Grandes extensiones de *Z. pulchellus* también se han localizado en diferentes puntos del submareal de las islas, con colonias grandes que dominan el sustrato con coberturas de más del 30%, como en ciertos emplazamientos en El Hierro, La Gomera, Tenerife, Gran Canaria y Fuerteventura (Fig. 7). Además de en Canarias, las proliferaciones de especies del género *Zoanthus* han sido documentadas en diversas partes del mundo y se han denominado como «*Zona Zoanthus*» (del inglés «Zoanthus Zone») en referencia al hábitat conformado mayoritariamente por diferentes especies del género (Karlson, 1980; López *et al.,* 2018; Reimer *et al*., 2021), apuntándose a múltiples causas de esta expansión, tales como condiciones ambientales, contaminación o incremento de temperatura.

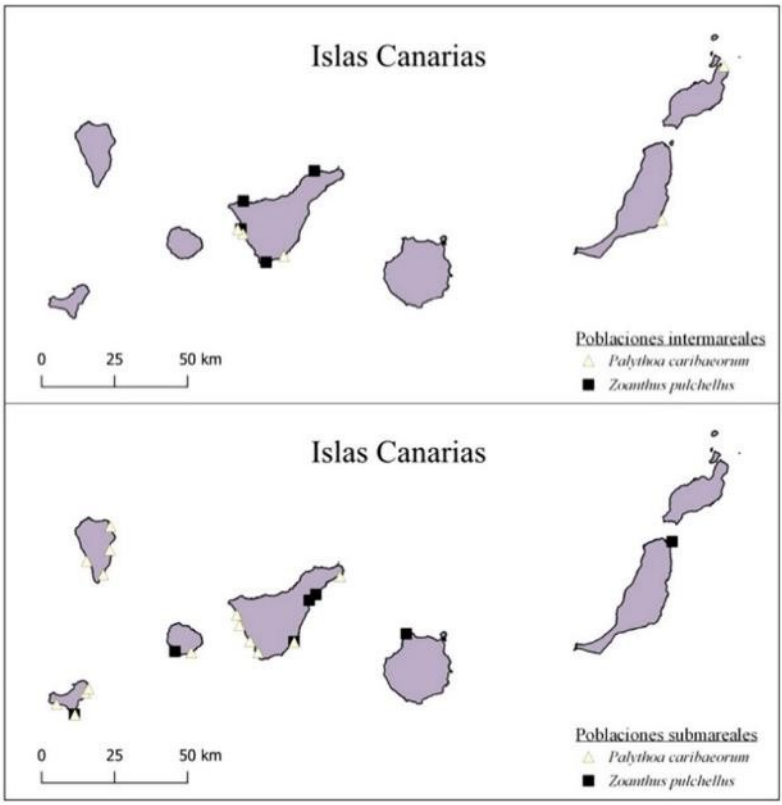


Fig. 7. Mapa de distribución de los zoantídeos *Palythoa caribaeorum* y *Zoanthus pulchellus* en el hábitat intermareal (arriba) y submareal (abajo) de las islas Canarias.

Características ambientales de las zonas dominancia de zoantídeos

A la hora de interpretar correctamente las causas del aumento reciente de zoantídeos en Canarias, resulta esencial identificar y profundizar sobre las condiciones que favorecen la proliferación de sus poblaciones. Estudios previos en otras regiones han demostrado que las colonias de zoantídeos se ven favorecidas en su crecimiento no solo ante aumentos de temperatura, sino cuando el medio se encuentra enriquecido y hay un mayor aporte de nutrientes y materia orgánica (Huang *et al*., 2011; Kumari *et al*., 2015). De esta forma, desde el año 2019 hemos realizado un seguimiento ambiental de algunas de las zonas dominadas por *Zoanthus pulchellus* y por *Palythoa caribaeorum* en Canarias, en comparación con zonas cercanas que presentan comunidades dominadas por macroalgas típicas de las islas. Con el uso de sensores de recolección continua de datos de temperatura y pH, fondeados en

las comunidades bentónicas (Fig. 8), se han registrado las variaciones en temperatura y pH del agua de mar desde el año 2019 hasta el 2021, con algunos vacíos de datos debido a dificultades logísticas en el mar. A estos datos sumamos la toma de muestras de forma periódica para el análisis de concentración en nutrientes, de contenido en clorofila-A como una aproximación a los cambios en productividad, y en materia orgánica particulada en el agua.

Fig. 8. Estructura fondeada en una de las localidades de estudio con los sensores de registro continuo de temperatura y pH del agua de mar (HOBO MX2501), protegidos en el interior de tubos de PVC.

En general podemos caracterizar ambientalmente las zonas dominadas por zoantídeos como significativamente más cálidas que las zonas control de macroalgas (Fig. 9). Los resultados de las zonas dominadas por *P. caribaeorum* son claros, mostrando que las temperaturas medias anuales de estas zonas son significativamente más altas (+0,3ºC) que zonas cercanas dominadas por macroalgas (Fig. 9A). Si tomamos como ejemplo la localidad de estudio de Tajao, en el sureste de Tenerife, donde se registra una de las mayores extensiones de *Palythoa* conocidas, vemos que las diferencias en temperaturas entre ambos tipos de hábitats se mantienen durante todo el ciclo estacional de oscilaciones térmicas a lo largo de la anualidad 2020-2021 (Fig. 10).

Para el caso de las poblaciones intermareales de *Z. pulchellus,* las diferencias en temperaturas del agua se dan específicamente en las temperaturas veraniegas, que son también unos 0,3ºC más altas de media que las de zonas intermareales de macroalgas cercanas (Fig. 9B). Sin embargo, durante la estación invernal esta especie de zoantídeo soporta temperaturas medias más bajas, habiéndose registrado incluso mínimas de unos 14ºC en charcos intermareales de la Punta del Hidalgo (López, 2019). Esta mayor tolerancia de *Zoanthus* a las temperaturas bajas en comparación con otros zoantídeos concuerda con lo descrito para la especie en la literatura (Reimer *et al*., 2008b).

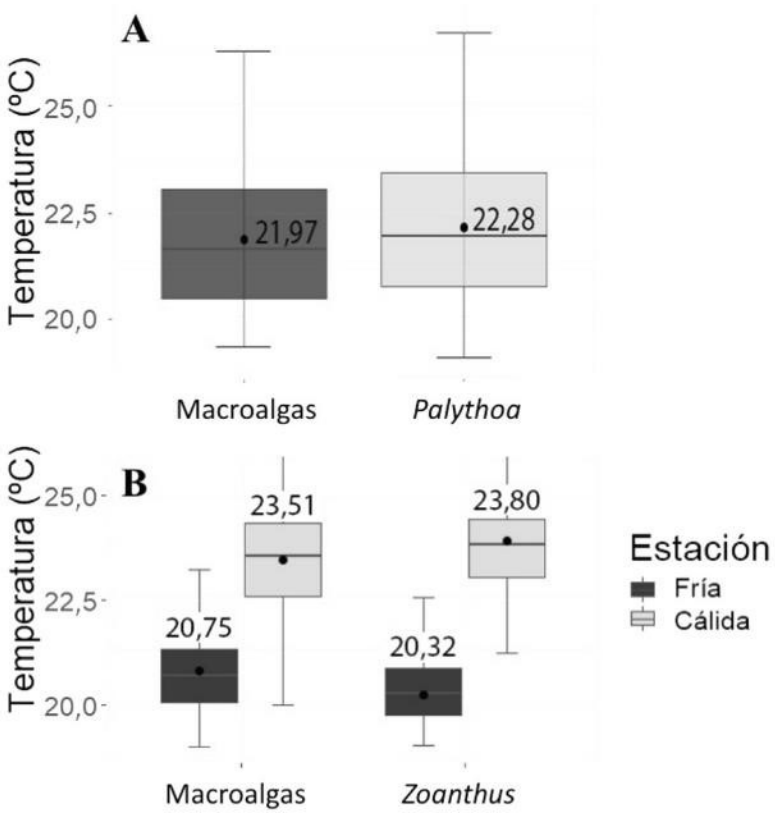


Fig. 9. Valores de temperatura superficial del mar registrados con los sensores de registro continuo (HOBO MX2501) en las localidades de estudio. Datos registrados en (A) las zonas submareales dominadas por el zoantídeo *Palythoa caribaeorum* y en zonas de referencia dominadas por comunidades de macroalgas, y en (B) zonas de *Zoanthus pulchellus* y de macroalgas durante la estación fría (diciembre-junio) y cálida (julio-noviembre). Se indican los valores medios de temperatura registrados.

Fig. 10. Variación de la temperatura superficial del mar en la localidad submareal de Tajao durante un ciclo anual, de octubre del 2020 a octubre de 2021. Se representan los datos registrados con los sensores de registro continuo (HOBO MX2501) en la zona de dominancia del zoantídeo *Palythoa caribaeorum* y en una zona cercana dominada por las comunidades de macroalgas.

En cuanto a la caracterización de los cambios de pH del agua en las zonas de estudio del submareal, no se encontró una relación de este parámetro con las poblaciones de *P. caribaeorum*. Tanto las zonas dominadas por el zoantídeo como las dominadas por macroalgas presentaron valores medios de pH similares (8,104 ± 0,025 y 8,106 ± 0,023, respectivamente). Lo que sí se observaron fueron los cambios estacionales típicos de este parámetro del agua de mar, influido por la capacidad de absorción de CO_2 por parte de los organismos fotosintéticos, resultando en que las tasas fotosintéticas son más altas en la estación fría del mar en ambos tipos de hábitats y, por tanto, los niveles de pH ligeramente más altos (Fig. 11A). Estos resultados se corroboran parcialmente en las zonas de dominancia de *Zoanthus* en el intermareal, donde además de mantenerse las diferencias estacionales del pH, con niveles más altos en la estación fría, se observa que, en general, los valores medios de pH a lo largo del año tienden a ser menores que en zonas de macroalgas (8,126 ± 0,103 y 8,197 ± 0,119, respectivamente) (Fig. 11B). Sorprendentemente, en las comunidades de macroalgas intermareales estudiadas se registraron los máximos valores de pH en la estación cálida (Fig. 11B). Estos resultados pueden estar relacionados con la sucesión estacional de diferentes especies de algas que ocurren en este hábitat a lo largo del año y en relación con las distintas formas de absorción del CO_2 de dichas especies.

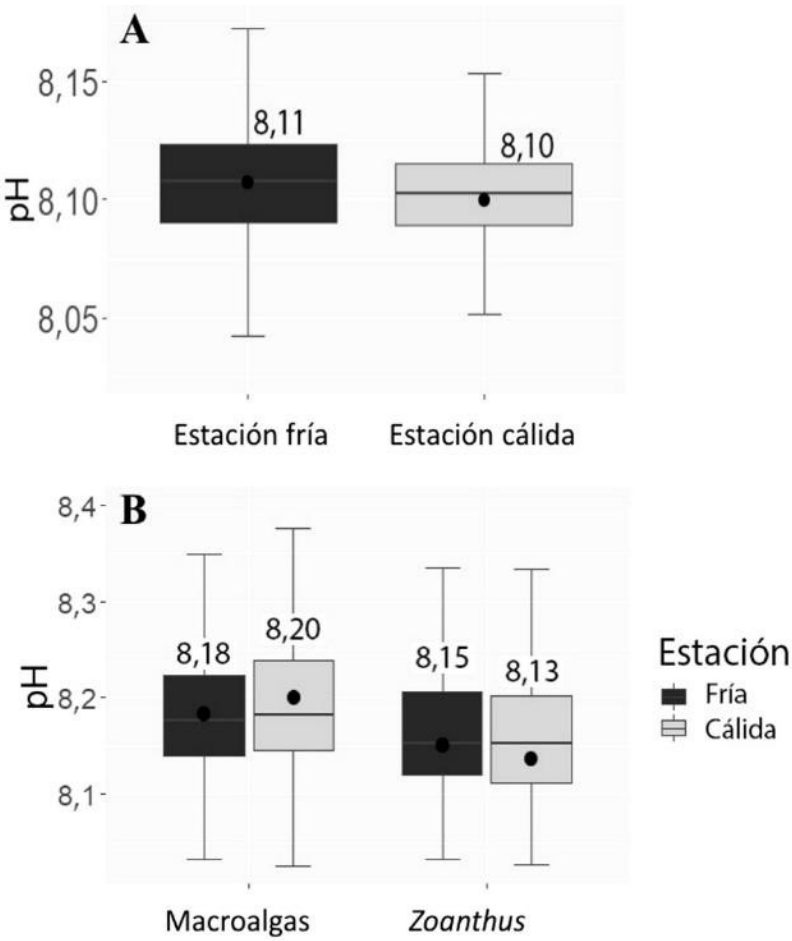


Fig. 11. Valores de pH del agua de mar registrados con los sensores de registro continuo (HOBO MX2501) en las localidades de estudio. Datos registrados en (A) las zonas submareales dominadas por el zoantídeo *Palythoa caribaeorum* y en zonas de referencia dominadas por comunidades de macroalgas, y en (B) zonas de *Zoanthus pulchellus* y de macroalgas durante la estación fría (diciembre-junio) y cálida (julio-noviembre). Se indican los valores medios de pH registrados.

Los análisis de la concentración de nutrientes en muestras de agua de mar tomadas de forma periódica, tanto en hábitats de zoantídeos como de macroalgas, no evidenciaron un proceso claro de mayor aporte de nutrientes o eutrofización característico de las zonas de dominancia de zoantídeos descritas en otras regiones del mundo (Huang *et al*., 2011; Kumari *et al*.,

2015). Tampoco se encontraron diferencias en el contenido en materia orgánica particulada (MOP) que pudieran explicar una proliferación de las poblaciones de zoantídeos al actuar como recurso energético de gran importancia para organismos filtradores (Tamarís-Turizo, 2009). No obstante, los resultados fueron diferentes entre los ambientes submareales e intermareales, lo cual era de esperar dado el mayor aislamiento que experimentan las aguas en los charcos intermareales y su mayor conexión con el medio terrestre. En los hábitats submareales de *Palythoa* se detectaron las mayores concentraciones de nutrientes (NH_4^+, NO_2^-, NO_3^{2-} y PO_4^{2-}) asociadas a la estación fría del mar, patrones consistentes con lo observado en las zonas de macroalgas y con el ciclo anual de disponibilidad de nutrientes en el agua en zonas templadas y subtropicales. En el caso de las zonas intermareales de *Zoanthus*, sí que se encontraron unos niveles de concentración de nitratos (NO_3^{2-}) superiores que en zonas dominadas por macroalgas, sin embargo los niveles medios de 34,11± 50,17 µg/l de nitratos y la ausencia de niveles de fosfatos elevados no parecen ser indicativos de un fenómeno claro de eutrofización por aporte de residuos procedentes de la actividad humana. Es posible que en los charcos intermareales de *Zoanthus* los niveles de pH más bajos y las concentraciones más altas de nitratos resulten de una actividad fotosintética más baja por parte de estos animales con microalgas en simbiosis. Además, la concentración en clorofila-A en las muestras de agua de mar fue significativamente menor en las zonas dominadas por zoantídeos en comparación con las zonas de macroalgas, tanto en hábitats dominados por *P. caribaeorum* como por *Z. pulchellus.* Los resultados sugieren que la comunidad de fitoplancton es menos abundante en sitios con zoantídeos, al alimentarse estos organismos de estos componentes fitoplanctónicos, principalmente de diatomeas (de Santana *et al.*, 2015). Una concentración más baja de clorofila-A puede estar indicando que los zoantídeos consumen una fracción considerable de organismos de fitoplancton, mientras que los rangos de pH y nutrientes encontrados, especialmente en charcos dominados por *Zoanthus*, podrían ser indicativos de que la productividad primaria bentónica está disminuida al sustituirse las comunidades de macroalgas por esta especie de zoantídeo mixotrófico.

Por lo tanto, y a pesar del que los parámetros del agua registrados hasta el momento no parecen determinar el estado de las comunidades inter y submareales estudiadas, la caracterización de estos parámetros ambientales a más largo plazo puede resultar de utilidad para entender cómo los factores ambientales pueden estar favoreciendo la proliferación y expansión de los zoantídeos. Los programas de seguimiento ambiental como el que hemos puesto en marcha en estos últimos años resultan esenciales para interpretar posibles tendencias futuras de las poblaciones que se ven favorecidas por los procesos de cambio climático, a fin de interpretar correctamente las trayectorias de cambio en los ecosistemas locales.

Efectos de los zoantídeos sobre el ecosistema

A fin de valorar adecuadamente si la proliferación de zoantídeos termófilos y su ocupación del sustrato rocoso en ambientes someros de Canarias afecta a la estructura de los hábitats y al resto de organismos que forman parte del ecosistema, se han llevado estudios específicos sobre los diferentes componentes de estos ecosistemas bentónicos. Así, gran parte de nuestros esfuerzos se han centrado en caracterizar las comunidades de macroalgas, de pequeños invertebrados o mesofauna, de macroinvertebrados y de peces, asociadas tanto a zonas de dominancia de zoantídeos como a zonas comparables donde se mantiene un predominio de las comunidades de macroalgas típicas de Canarias. Resumiremos los principales resultados de estos estudios en los siguientes apartados, diferenciando entre los efectos encontrados en zonas del intermareal y del submareal de Canarias.

Sobre las comunidades de macroalgas

Los estudios recientes en zonas de dominancia del *Zoanthus pulchellus* y *Palythoa caribaeorum* evidencian una competencia por el sustrato entre las comunidades de macroalgas bentónicas y estas poblaciones de zoantídeos con alta capacidad tapizante. Así, en los lugares donde las macroalgas se encuentran en buen estado ocupando un porcentaje alto de cobertura del sustrato, las poblaciones de zoantídeos están limitadas. Al contrario, cuando las comunidades de macroalgas presentan bajas coberturas del sustrato, las poblaciones de zoantídeos aumentan considerablemente.

Por ejemplo, en los hábitats intermareales de Tenerife, los muestreos realizados en diversas localidades de estudio demuestran una relación entre los valores de cobertura de *Z. pulchellus* y de macroalgas erectas, de forma que al disminuir la cobertura de macroalgas en el sustrato, aumenta proporcionalmente la cobertura de las colonias del zoantídeo (Fig. 12). Si atendemos a los valores de coberturas que representan ambos tipos de organismos, en la mayoría de los muestreos realizados en los que la ocupación algal del sustrato superaba el 80%, las coberturas de zoantídeos fueron muy bajas, con valores cercanos al 0% de cobertura (Fig. 12). A mayor grado de desarrollo de las colonias del zoantídeo, con valores de cobertura del sustrato superiores al 40%, la cobertura de macroalgas erectas se mantiene siempre por debajo del 50% (Fig. 12), lo que muestra la importante competencia por el sustrato que se da entre estos dos tipos de comunidades.

El hábitat dominado por *Z. pulchellus* estudiado en el intermareal de Tenerife se caracterizó por una cobertura media de zoantídeos en torno al 30% en el sustrato rocoso, mientras que las macroalgas erectas representaron un porcentaje de cobertura medio de aproximadamente el 50% (Fig. 13). En cambio, en el hábitat intermareal dominado por macroalgas sin presencia de zoantídeo, las coberturas medias de macroalgas fueron de más del 80% (Fig. 13).

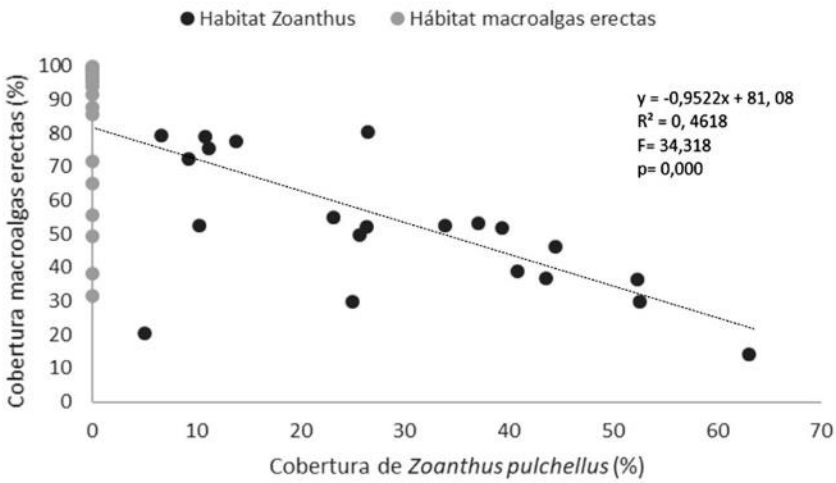


Fig. 12. Relación lineal entre el porcentaje de cobertura del sustrato del zoantídeo *Zoanthus pulchellus* y de las comunidades de macroalgas erectas en los muestreos realizados en los dos tipos de hábitats intermareales de Tenerife.

En cuanto a las zonas submareales dominadas por *P. caribaeorum* presentaron coberturas medias del zoantídeo mayores, de más del 60% del sustrato, mientras que el recubrimiento de macroalgas se limitó a un porcentaje en torno al 25%, en comparación con el 75% que se da en zonas submareales de comunidades de macroalgas en ausencia del zoantídeo (Fig. 13). Al emplear análisis estadísticos, se obtiene que las diferencias en la cobertura de total de macroalgas erectas entre las diferentes zonas estudiadas, de proliferación de zoantídeos y zonas de macroalgas, son significativas, confirmándose que en las zonas dominadas por *Zoanthus* y *Palythoa* la cobertura de las comunidades de macroalgas erectas se encuentra disminuida.

La monopolización del sustrato por zoantídeos fotófilos resulta en una gran modificación del hábitat por eliminación o disminución drástica de la cubierta vegetal de los fondos rocosos. La biodiversidad de los ecosistemas bentónicos donde localmente ocurren las proliferaciones poblacionales de este cnidario se ve afectada por la pérdida de la complejidad estructural antes marcada por las comunidades de macroalgas que, además, constituyen la base de la cadena trófica como principal fuente de producción primaria bentónica.

Sobre la mesofauna

Gran parte de nuestros estudios actuales se centran en descifrar los efectos que tiene la transformación del hábitat generada por la proliferación de las

poblaciones de zoantídeos termófilos sobre otros elementos de la fauna bentónica. En esta serie de estudios comenzamos a evaluar si, en una escala espacial pequeña, la presencia de colonias de las dos principales especies de zoantídeos formadores de hábitats altera la composición de la mesofauna asociada, incluyendo a todos aquellos animales que conforman las comunidades de pequeños animales invertebrados, con tamaños comprendidos entre 0,062 y 0,5 mm. Los resultados tras la identificación taxonómica de los organismos presentes en raspados del sustrato (10 x10 cm) en hábitats dominados por zoantídeos y por macroalgas demuestran que la presencia de colonias de zoantídeos altera la composición de la pequeña fauna asociada, con algunas peculiaridades según la especie de la que se trate, como veremos a continuación.

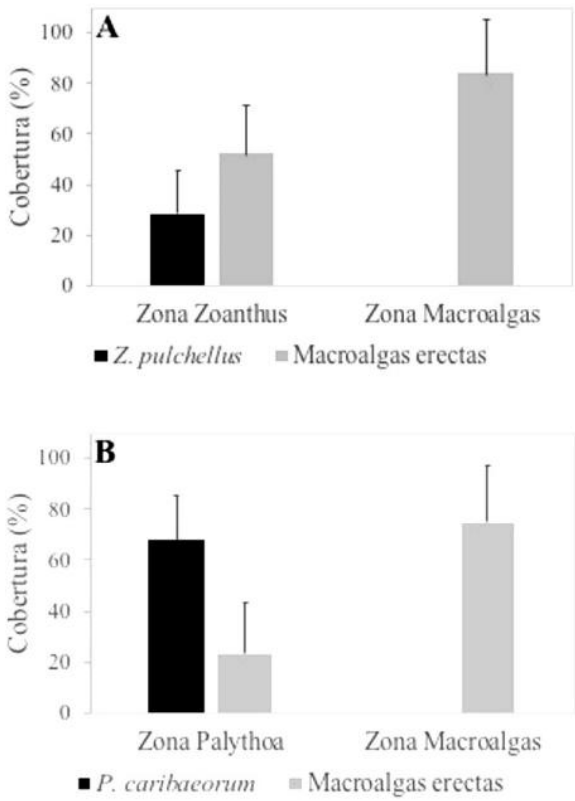


Fig. 13. (A) Porcentajes de cobertura de *Zoanthus pulchellus* y de macroalgas erectas (media ± DE) registrados en la zona dominada por el zoantídeo y por comunidades de macroalgas en el intermareal. (B) Porcentajes de cobertura de *Palythoa caribaeorum* y de macroalgas (media ± DE) registrados en la zona de dominancia del zoantídeo y en zonas dominadas por macroalgas erectas en el submareal.

La abundancia y composición de la pequeña fauna asociada a las colonias intermareales de *Zoanthus pulchellus* difiere de la de zonas de macroalgas erectas. La fauna asociada que dominó y caracterizó los hábitats del zoantídeo en el intermareal fueron principalmente los anélidos *Linopherus canariensis* (Familia Amphinomidae), *Lysidice unicornis* (Familia Eunicidae), *Syllis armillaris* (Familia Syllidae), el sipuncúlido *Phascolosoma* (*Phascolosoma*) *stephensoni* y el molusco *Cardita calyculata* (Clase Bivalva) (Fig. 14). En cambio, las especies que diferenciaron en mayor medida los hábitats dominados por macroalgas fueron el artrópodo *Tanais* cf. *dulongii* (Orden Tanaidacea), el molusco *Barleeia unifasciata* (Familia Barleeiidae) y el anélido *Amphiglena mediterranea* (Familia Sabellidae) (Fig. 15) (González-Delgado, 2016; González-Delgado *et al*., 2018).

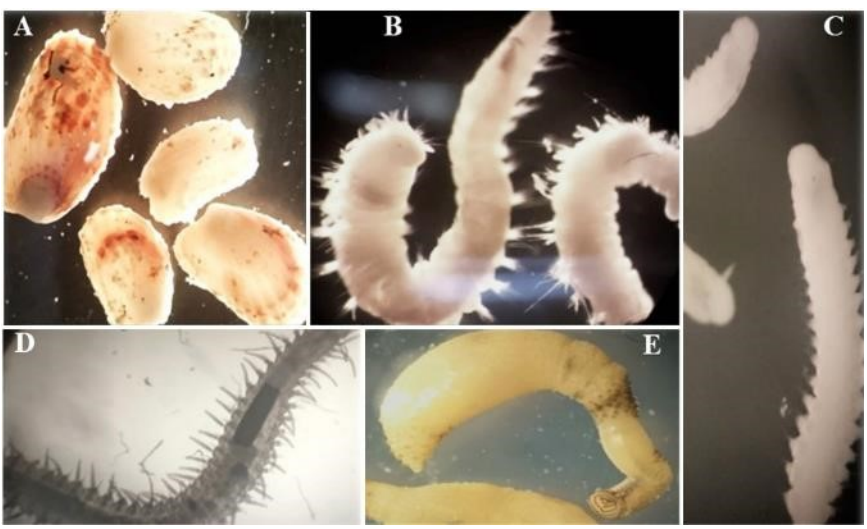


Fig. 14. Principales especies de la mesofauna encontradas en el hábitat intermareal dominado por colonias de *Zoanthus pulchellus,* incluyendo al molusco (A) *Cardita calyculata*, a los anélidos (B) *Linopherus canariensis*, (C) *Lysidice unicornis*, (D) *Syllis armillaris* y al sipuncúlido (E) *Phascolosoma* (*Phascolosoma*) *stephensoni.* Imágenes tomadas de González-Delgado (2016).

Estos cambios en las comunidades de la mesofauna se reflejan en una mayor riqueza específica (número de especies) en los hábitats dominados por *Zoanthus* en comparación con zonas de macroalgas, de forma consistente entre las localidades de estudio. En general, el grupo de los gusanos anélidos y los moluscos fueron más abundantes en la zona *Zoanthus* de los charcos intermareales, mientras que los artrópodos fueron más abundantes en hábitats de macroalgas. Con estos resultados se pone de manifiesto la capacidad de

Zoanthus, de modificar el hábitat, esta vez a pequeña escala, alterando no solo la diversidad sino también la abundancia de la pequeña fauna asociada. Sin embargo, los efectos transformadores del zoantídeo varían según los grupos de mesoinvertebrados considerados, principalmente en relación a sus diferentes modos de vida y las diferentes funciones que realizan en el ecosistema. Así, por ejemplo, el incremento de la abundancia de diversas especies de moluscos se puede asociar al aumento de la superficie de las colonias de zoantídeos en los charcos que, probablemente, favorece una mayor presencia de diferentes especies de este grupo de organismos. De forma similar, Martínez *et al*. (2012), demostraron la existencia de una relación positiva entre la distribución de ciertos moluscos y otras especies coloniales tapizantes del sustrato, como es el caso de diversas especies de corales.

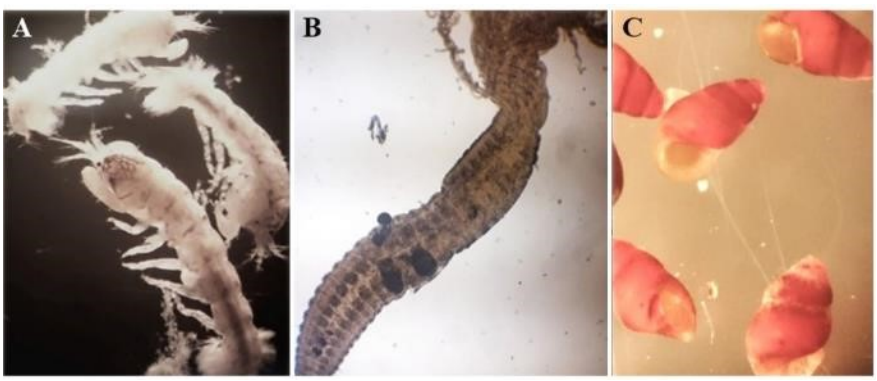


Fig. 15. Principales organismos de la mesofauna identificados en el hábitat intermareal dominado por macroalgas: (A) el artrópodo *Tanais* cf. *dulongii*, (B) el anélido *Amphiglena mediterranea* (Familia Sabellidae) y (C) el molusco *Barleeia unifasciata* (Familia Barleeiidae). Imágenes tomadas de González-Delgado (2016).

Los hábitats dominados por colonias de *Z. pulchellus* se caracterizaron también por una alta presencia de especies de anélidos poliquetos, pero, a diferencia de los dominados por macroalgas, las especies típicas de estos hábitats pertenecen al grupo de los poliquetos errantes. Entre ellos destaca *Syllis armillaris,* de la familia Syllidae de poliquetos cosmopolitas capaces de colonizar sustratos muy variados, especialmente abundantes entre corales vivos y muertos (Fauchald & Jumars, 1979). Algunos autores incluso afirman que su alimentación carnívora se podría basar en hidroideos, briozoos y otros invertebrados coloniales (Fauchald & Jumars, 1979), por lo que los charcos dominados por *Z. pulchellus* podrían constituir un ambiente idóneo para el éxito de sus poblaciones. Otros poliquetos errantes registrados con frecuencia entre las colonias fueron *Linopherus canariensis* y *Lysidice unicornis*. El primero pertenece a la familia Amphinomidae, que incluye a especies

habitualmente asociadas a cnidarios (Ebbs, 1966), como *Hermodice carunculata*, conocida por alimentarse activamente de corales, anémonas y zoantídeos, específicamente de especies del género *Zoanthus* (Ott & Lewis, 1972; Suchanek & Green, 1981; Sebens, 1982; Francini-Filho & Moura, 2010; Wolf, 2012). Nuestros resultados, por lo tanto, señalan una posible asociación entre *L. canariensis* y las colonias de *Z. pulchellus*, probablemente favorecida por el tipo alimentación del poliqueto. En cuanto a *L. unicornis* (familia Eunicidae), se ha constatado que especies del mismo género se encuentran frecuentemente asociados a arrecifes de coral, con hábitos excavadores que llegan incluso a causar daños en las concreciones del coral (Gardiner, 1903; Fauchald & Jumars, 1979).

Aparte de los poliquetos, otras especies de mesoinvertebrados resultaron importantes en la caracterización de los hábitats dominados por *Z. pulchellus*, como el bivalvo *Cardita calyculata* y el sipuncúlido *Phascolosoma (Phascolosoma) stephensoni*. El primero vive típicamente dentro de sustratos rocosos, adheridos a piedras o en el interior de grietas (Hernández *et al*., 2011) y su presencia en asociación al zoantídeo podría ser una adaptación a la gran abundancia de colonias en las zonas de estudio. *P. stephensoni* tiene una alimentación muy heterogénea y detritívora, alimentándose tanto de algas como de corales, en zonas arenosas o rocosas (Edmonds, 2000), por lo que podría ser un posible consumidor del zoantídeo, o al menos una especie comensal.

Aunque nuestros resultados evidencian de forma clara la magnitud de los cambios en diversidad y abundancia de los hábitats intermareales cuando prolifera *Z. pulchellus*, se necesitan más estudios para profundizar en la naturaleza de las interacciones de las especies que han destacado en presencia del zoantídeo. De esta forma se podría discernir si se trata únicamente de organismos que aprovechan la protección que ofrece el zoantídeo o si es una asociación más profunda, hasta el punto de ser capaces de depredar o alimentarse de sus colonias.

El estudio análogo realizado con raspados de las comunidades bentónicas en zonas de proliferación de *Palythoa caribaeorum* en comparación con zonas de macroalgas en el submareal somero de Canarias, aunque se encuentra aún en una fase más preliminar, evidencia también un efecto transformador de la pequeña fauna invertebrada. La separación e identificación en grandes grupos taxonómicos de la mesofauna que aparece en asociación a las colonias del zoantídeo muestra ya algunos patrones de diferenciación con las comunidades típicas de macroalgas. De nuevo vuelve a destacar la mayor presencia y diversidad de distintos grupos de artrópodos en hábitats de macroalgas (Paguridae y Pleocyemata, ver tabla 1) y de juveniles del erizo de mar *Paracentrotus lividus* (Herrera-Cáceres, 2021). Este erizo herbívoro probablemente encuentre mayores recursos tróficos para sus estadios iniciales de vida en los fondos con macroalgas, estando su

alimentación muy dificultada cuando la *Palythoa* tapiza casi por completo el sustrato. Resulta remarcable la presencia del cangrejo arlequín (*Platypodiella picta*) únicamente en asociación con las colonias de *P. caribaeorum* (Fig. 16). Este cangrejo llega a aparecer en abundancias considerables dentro de la matriz de las colonias del zoantídeo, y más ocasionalmente también lo hemos observado en colonias de *Z. pulchellus*, resultado que está en relación con los hábitos de alimentación de la especie. El cangrejo arlequín es un depredador especializado en zoantídeos (López *et al*., 2021), que previamente se ha reportado en otras regiones en asociación con colonias de *P. caribeorum* (Den Hartog & Holthuis, 1984), con lo cual no nos sorprenden sus altas poblaciones en las zonas de proliferación de *P. caribeorum*, a la vez que es un animal muy difícil de observar en otros hábitats de Canarias.

Fig. 16. Ejemplar del cangrejo arlequín, *Platypodiella picta*, en una colonia de *Palythoa caribaeorum*.

Sobre las comunidades de macrofauna

Finalmente, para evaluar los efectos transformadores sobre el ecosistema, estudiamos cómo la dominancia de zoantídeos en el sustrato afecta a la macrofauna asociada, considerando a todos aquellos organismos de más 0,5 mm de tamaño e incluyendo a las comunidades de macroinvertebrados y peces. A pesar de las diferencias intrínsecas entre las zonas intermareales y submareales, se encontraron efectos importantes de la proliferación tanto de *Zoanthus pulchellus* como de *Palythoa caribaeorum*, respectivamente.

Tabla 1. Listado de grupos taxonómicos y su presencia o ausencia en los hábitats de macroalgas y de *Palythoa caribaeorum* en localidades del submareal de Tenerife.

Especies / Grupos taxonómicos	**Hábitat**	
	Macroalgas	***P. caribaeorum***
Prosobranchia (Milne Edwards, 1848)	✓	✓
Majidae (Samouelle, 1819)	✓	✓
Ophioderma longicauda (Bruzelius, 1805)	✓	✓
Amphipoda (Latreille, 1816)	✓	✓
Diadema africanum (Rodríguez *et al*., 2013)	✓	✓
Porifera (Grant, 1836)	✓	✓
Isopoda (Latreille, 1817)	✓	✓
Annelida (Lamarck, 1802)	✓	✓
Eucarida (Calman, 1904)	✓	✓
Urochordata (Haecker, 1874)	✓	✓
Platypodiella picta (A. Milne-Edwards, 1869)	X	✓
Sipunculidos (Rafinesque, 1814)	✓	✓
Paguridae (Latreille, 1802)	✓	X
Pleocyemata (Burkenroad, 1963)	✓	X
Caridea (Dana, 1852)	✓	✓
Bivalvia (Linnaeus, 1758)	✓	X
Paracentrotus lividus (Lamarck, 1816)	✓	X

Con los datos registrados en los últimos años en los hábitats de *Zoanthus pullchellus* y de macroalgas del intermareal se observan diferencias en las comunidades de ambos hábitats. Las zonas de *Z. pulchellus* presentaron, en general, mayor abundancia total de organismos y riqueza específica, siendo los erizos *Paracentrotus lividus* y *Arbacia lixula*, y los peces *Liza aurata* y *Thalassoma pavo* los que presentan mayores abundancias en los charcos dominados por *Z. pulchellus* (Benítez, 2019; Moreno-Borges *et al*., 2022). En cambio, en la zona de dominancia de macroalgas se registraron menor número de especies diferentes y de abundancia total de organismos, y las especies *Balanophyllia regia*, *A. lixula y T. pavo* fueron las más abundantes. Entre los organismos macroinvertebrados más frecuentes en el intermareal, el erizo de mar *Paracentrotus lividus* fue el más abundante en las zonas dominados por el zoantídeo y la especie que mejor discriminó entre los dos tipos de hábitats estudiados. Así mismo, las especies *Liza aurata, Arbacia*

lixula y *Aiptasia mutabilis* también fueron representativas del lugar. Por el contrario, en el intermareal dominado por macroalgas erectas, aparecieron mayores abundancias y ocurrencia de los peces *Thalassoma pavo* y *Parablennius parvicornis* y los invertebrados *Coscinasterias tenuispina, A. lixula* y *B. regia*.

La abundancia total de equinoideos en los hábitats dominados por *Zoanthus pulchellus* se diferenció de la que aparece en las zonas ocupadas por comunidades de macroalgas erectas, donde las densidades de los erizos fueron más bajas, incluso para las dos especies típicamente más abundantes en ambientes intermareales de Canarias, *Arbacia lixula* y *Paracentrotus lividus* (Tuya *et al*., 2007). De hecho, esta última especie de erizo resultó muy importante para explicar las diferencias en la estructura y composición de las comunidades entre la zona de *Z. pulchellus* y zona de macroalgas. Los erizos de mar, con su forma de alimentarse ramoneando el sustrato, ejercen un papel fundamental en la estructuración de los ecosistemas bentónicos. Su actividad ramoneadora los convierte en herbívoros muy eficaces y voraces (Boudouresque & Verlaque, 2007) que llegan a producir, en densidades poblacionales altas, una importante eliminación de la cobertura vegetal en los fondos rocosos (Hernández *et al.*, 2008). El desarrollo de las colonias de *Z. pulchellus* y su colonización del sustrato han podido verse favorecidos por la presencia de parches del sustrato rocoso desprovistos de macroalgas por acción de los erizos, como bien se ha visto durante el estudio. De hecho, se observó que las coberturas del zoantídeo disminuyeron considerablemente específicamente en aquellas zonas donde las macroalgas dominaban. De esta forma, parece que la disponibilidad de espacio libre en el sustrato puede ser determinante para el crecimiento de las colonias del zoantídeo. En este sentido, estudios realizados en otras regiones han demostrado que la competencia por el espacio que experimentan los zoantídeos aumenta con la presencia de otros organismos sésiles capaces de cubrir extensas áreas (Rabelo *et al*., 2007) como son las macroalgas y que, por el contrario, la ausencia de zoantídeos permite un mayor crecimiento de macroalgas (Mendoça-Neto *et al*., 2008).

Específicamente en la comunidad de peces intermareales se observó que la abundancia total de peces fue mayor en los charcos con dominancia de *Zoanthus pulchellus* (17,63±12,28 peces / charco) en comparación con aquellos que presentaban únicamente macroalgas (10,38±5,29 peces / charco) (Simal, 2021). En concreto, las especies *Liza aurata* y *Thalassoma pavo* presentaron una mayor abundancia en presencia del zoantídeo. Esto puede ser debido a los hábitos alimenticios de dichas especies que suelen consumir meiofauna bentónica. *L. aurata* se alimenta en gran medida de nemátodos o poliquetos (Carpentier *et al*., 2013), mientras que *T. pavo* prefiere crustáceos y bivalvos (Shannonhouse-Wilde *et al*., 2012). Según vimos en el apartado anterior, este tipo de meiofauna compuesta por

poliquetos, moluscos y artrópodos son más abundantes en hábitats dominados por zoantídeos (González-Delgado *et al*., 2018), lo que puede favorecer el aumento de las especies que lo utilizan como recurso alimenticio. Al alterarse la disponibilidad y tipología de recursos alimenticios, la estructura trófica de las comunidades de peces cambia con el tipo de hábitat, y esto se ha corroborado con los datos recogidos a lo largo de nuestros estudios que muestran que la abundancia del grupo de los peces omnívoros es mayor en la zona *Zoanthus* (7,88±6,26 individuos / charco) en comparación con los charcos dominados exclusivamente por macroalgas (2,88±2,70 individuos / charco), probablemente en relación a las comunidades más diversas de pequeños invertebrados asociadas a las colonias de zoantídeos (Simal, 2021).

En las zonas de estudio del submareal de diversas localidades de Canarias encontramos, en términos generales, reducciones significativas en la abundancia total de peces y su riqueza de especies en hábitats dominados por *Palythoa caribaeorum* en comparación con hábitats de macroalgas cercanos (Moreno-Borges *et al*., 2022). Los cambios en términos de la estructura trófica fueron también llamativos, pero en este caso no sólo los peces herbívoros, sino también los que se alimentan de pequeños invertebrados (microinvertívoros) y omnívoros fueron más abundantes en zonas de macroalgas, probablemente porque su actividad alimenticia se ve limitada por la estrategia de crecimiento tan agresiva que presenta *Palythoa*. Este zoantídeo llega a cubrir grandes extensiones de fondos rocosos, de hasta cientos de m^2 (Sammarco *et al*., 1985; López *et al*., 2020), sin dejar prácticamente sustrato libre y tapizando incluso grietas y oquedades. De esta forma, bajo la influencia de la monopolización del sustrato por el zoantídeo las abundancias disminuyeron aproximadamente en un 45% para los peces herbívoros y microinvertívoros y un 25% en los peces omnívoros. En relación a estos cambios, la abundancia total de peces y la riqueza de especies fueron mayores en hábitats de macroalgas (183,6±97,8 individuos / 25 m^2 y 5,1±1,9 especies / 25 m^2) que en los hábitats de proliferación *P. caribaeorum* (117,7±75,8 individuos / 25 m^2 y 4,4±1,5 especies / 25 m^2). Todos estos resultados ponen de manifiesto un importante efecto de reestructuración de las comunidades de peces nativos de las islas, asociado a la reciente expansión y monopolización del sustrato por las dos especies de zoantídeos estudiadas.

Consideraciones finales

Los datos obtenidos en los últimos años apuntan a que el creciente predominio de los zoantídeos en todo el archipiélago canario modifica y reestructura los ecosistemas bentónicos de fondos rocosos. Las repercusiones de la dominancia en el sustrato de colonias tanto de *Zoanthus pulchellus*

como de *Palythoa caribaeorum* se dan a todos los niveles, afectando a las comunidades de macroalgas como competidoras directas por la disponibilidad de sustrato, a las comunidades de pequeños invertebrados, así como a otros organismos de mayor tamaño, tanto macroinvertebrados como peces. La proliferación de zonas dominadas por zoantídeos está ocurriendo tanto en zonas del submareal como del intermareal de las islas, alcanzando en varias localizaciones áreas ya considerables (de unos 270 m^2 hasta más de 13000 m^2, en algunas zonas) donde el crecimiento de las comunidades de macroalgas está localmente muy limitado. En el archipiélago canario las comunidades de macroalgas son de gran importancia para el funcionamiento de los ecosistemas marinos, no solo porque constituyen la base de la cadena trófica y proporcionan alimento a multitud de organismos, sino porque son buenos estructurantes de los sistemas naturales, proporcionando hábitat y cobijo a multitud de especies de las que depende el resto de niveles tróficos. La competencia por el sustrato disponible con unos competidores tan exitosos como los zoantídeos, que se ven favorecidos por las condiciones ambientales cambiantes en los últimos años, puede tener grandes repercusiones ecológicas en los ecosistemas locales. Sin embargo, los resultados obtenidos de este estudio plantean muchas otras preguntas sobre la magnitud de los próximos cambios y sus efectos. Teniendo en cuenta el ritmo actual del cambio climático y los aumentos desmedidos de temperatura en el mar canario, así como la alta capacidad de expansión de estos zoantídeos termófilos, se espera que puedan llegar a provocar cambios aún mayores que los que ya estamos observando en los ecosistemas someros de Canarias.

AGRADECIMIENTOS.- Los estudios aquí presentados han sido posibles gracias a la financiación del proyecto «Sistemas bentónicos dominados por zoantídeos: nuevas fases de cambio en hábitats subtropicales costeros bajo condiciones de cambio climático» (RTI2018-093943-A-I00) por parte del Ministerio de Ciencia e Innovación bajo el programa «Proyectos de I + D + i Retos Investigación 2018». Un especial agradecimiento al Dr. Alberto Brito Hernández, quien con sus siempre oportunas observaciones dirigió nuestra atención a los zoantídeos. Son muchos los alumnos que durante sus trabajos de fin de grado y de fin de máster han colaborado con la consecución de los objetivos de este proyecto: David Simón Otegui, Sara González Delgado, Cristina Villanova Solano, Esperanza Macarena Benítez Ballesteros, Andrea Simal Rodríguez, Álvaro Herrera Cáceres. A todos ellos nuestro especial agradecimiento.

Bibliografía

ACOSTA, A., P.W. SAMMARCO & L.F. DUARTE (2005). New fission processes in the zoanthid *Palythoa caribaeorum*: description and quantitative aspects. *Bull. Mar. Sci.* 76 (1): 1-26.

ARÍSTEGUI, J., P. SANGRA, S. HERNÁNDEZ-LEÓN *et al.* (1994). Island-induced eddies in the Canary Islands. *Deep-Sea Res. I*. 41: 1509-1525.

BARTON, E.D., J. ARÍSTEGUI, P. TETT *et al.* (1998). The transition zone of the Canary Current upwelling region. *Prog. Oceanogr.* 41: 455–504.

BASTIDAS, C. & D. BONE (1996). Competitive strategies between *Palythoa caribaeorum* and *Zoanthus sociatus* (Cnidaria: Anthozoa) at a reef flat environment in Venezuela. *Bull. Mar. Sci.* 59 (3): 543-555.

BENÍTEZ, M. (2019). Efectos de la proliferación de *Zoanthus pulchellus* (Cnidaria; Zoantharia) sobre las comunidades del intermareal de Tenerife. Trabajo de Fin de Grado, Universidad de La Laguna, 24pp.

BOUDOURESQUE, C.F. & M. VERLAQUE (2007). Ecology of *Paracentrotus lividus*. *Dev. Aquac. Fish. Sci.* 37: 243-285.

BRIERLEY, A.S. & M.J. KINGSFORD (2009). Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems. *Curr. Biol.* 19 (14): R602-R614.

BRITO, A. (2008). Influencia del calentamiento global sobre la biodiversidad marina de las islas Canarias, pp. 141-161. En Afonso-Carrillo, J. (Ed.) *Naturaleza amenazada por los cambios en el clima. Actas III Semana Científica Telesforo Bravo.* Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias, Puerto de la Cruz.

BRITO, A. & O. OCAÑA (2004). *Corales de las Islas Canarias*. Lemus (Ed.) La Laguna, 477 pp.

BRITO, A., J.M. FALCÓN & R. HERRERA (2005). Sobre la tropicalización reciente de la ictiofauna litoral de las islas Canarias y su relación con los cambios ambientales y actividades antrópicas. *Vieraea* 33: 515-525.

CARPENTIER, A., S. COMO, C. DUPUY, C. LEFRANCOIS & E. FEUNTEUN (2013). Feeding ecology of *Liza* spp. in a tidal flat: Evidence of the importance of primary production (biofilm) and associated meiofauna. *J. Sea Res.* 92: 86-91.

CLEMENTE, S., A. RODRÍGUEZ, A. BRITO, A. RAMOS, Ó. MONTERROSO & J.C. HERNÁNDEZ (2011). On the occurrence of the hydrocoral *Millepora* (Hydrozoa: Milleporidae) in the subtropical eastern Atlantic (Canary Islands): is the colonization related to climatic events? *Coral Reefs* 30: 237-240.

COOKE, W.J. (1976). Reproduction, growth, and some tolerances of *Zoanthus pacificus* and *Palythoa vestitus* in Kaneohe Bay, Hawaii, pp.281-288. In Mackie Go (Ed.), *Coelenterate Ecology and Behavior*, Plenum, New York.

COSTA, C.F, R. SASSI, K. GORLACH-LIRA, T.C. LAJEUNESSE & W.K. FITT (2013). Seasonal changes in zooxanthellae harbored by zoanthids (Cnidaria, Zoanthidea) from coastal reefs in northeastern Brazil. *Pan-Am J. Aquat. Sci.* 8: 253-264.

COSTANZA, R., R. D´ARGE, R. DE GROOT *et al.* (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.

CRUZ, I.C.S., M. LOIOLA, T. ALBURQUERQUE *et al.* (2015). Effect of phase shift from coral to zoantharia on reef fish assemblages. *PLoS One* 10: e0116944.

DE SANTANA, E., A. ALVES, A. SANTOS, M. CUNHA, C. PEREZ & P. GOMEZ (2015). Trophic ecology of the zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Cnidaria: Anthozoa) on tropical reefs. *J. Mar. Biolog. Assoc. U. K.* 95 (2): 301-309.

DEN HARTOG, J.C. & M. TÜRKAY (1991). *Platypodiella georgei* spec. nov. (Brachyura: Xanthidae), a new crab from the island of St. Helena, South Atlantic Ocean, with notes on the genus *Platypodiella* Guinot, 1967. *Zool. Meded.* 65: 209-220.

DURANTE, L.M., I.C.S. CRUZ & T.M.C. LOTUFO (2018). The effect of climate change on the distribution of a tropical zoanthid (*Palythoa caribaeorum*) and its ecological implications. *PeerJ* 6: e4777.

EBBS, JR. N.K. (1966). The coral-inhabiting polychaetes of the northern Florida reef tract. Part I. Aphroditidae, Polynoidae, Amphinomidae, Eunicidae, and Lysaretidae. *Bull. Mar. Sci.* 16 (3): 485-555.

EDMONDS, S. J. (2000). Phylum Sipuncula, pp: 375-401. En: Beesley, P.L., Ross, G. J.B. & Glasby, C.J. (Eds) Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis, Fauna of Australia. Vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne.

FALCÓN, J.M., S.A. BORTONE, A. BRITO & C.M. BUNDRICK (1996). Structure and relationships within and between the littoral rock substrate fish communities off four islands in the Canarian Archipelago. *Mar. Biol.* 125: 215-231.

FAUCHALD, K. & P.A JUMARS (1979). The diet of worms: A study of polychaetes feeding guides. *Oceanogr. Mar. Biol.* 17: 193-284.

FRANCINI-FILHO, R.B. & R.L.D. MOURA (2010). Predation on the toxic zoanthid *Palythoa caribaeorum* by reef fishes in the Abrolhos Bank, eastern Brazil. *Braz. J. Oceanogr.* 58 (1): 77-79.

FERNÁNDEZ-MARTÍN, S. (2019). Distribución de zoantídeos (Cnidaria: Anthozoa) y su uso del espacio en plataformas rocosas intermareales de las Islas Canarias. Trabajo de Fin de Máster, Universidad de La Laguna, 48pp.

GARDINER, J.S. (1903). The Fauna and geography of the Maldives and Laccadive Archipelagoes. *Cambridge University Press* 1: 314-346.

GONZÁLEZ-DELGADO, S. (2016) Efectos de dos zoantídeos en las comunidades de hábitats intermareales rocosos de la isla de Tenerife. Trabajo de Fin de Máster, Universidad de La Laguna, 45pp.

GONZÁLEZ-DELGADO, S., C. LÓPEZ, A. BRITO & S. CLEMENTE (2018). Marine community effects of two colonial zoanthids in intertidal habitats of the Canary Islands. *Reg. Stud. Reg. Sci.* 23: 23-31.

HARLEY, C.D, A.R. HUGHES, A. HULTGREN *et al.,* (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecol. Let.* 9: 228-241.

HERNÁNDEZ, J.C., S. CLEMENTE, C. SANGIL & A. BRITO (2008). The key role of the sea urchin *Diadema* aff. *antillarum* in controlling macroalgae assemblages throughout the Canary Islands (easter subtropical Atlantic): an spatio-temporal approach. *Mar. Environ. Res*. 66(2): 259-270.

HERNÁNDEZ, J.M., E. ROLÁN, F. SWINNEN, R. GÓMEZ & J. M. PÉREZ (2011). *Moluscos y conchas marinas de Canarias*. Conchbooks, Hackenheim.

HERNÁNDEZ-LEÓN, S. (1988). Gradients of mesozooplankton biomass and ETS activity in the wind shear area as evidence of an island mass effect in the Canary Island waters. *J. Plankton Res.* 10 (6): 1141-1154.

HERRERA-CÁCERES, A. (2021). Colonización del sustrato por un zoantídeo en actual expansión en Canarias, *Palythoa caribaeorum*: efectos sobre otros organismos de los fondos rocosos someros. Trabajo de Fin de Máster, Universidad de La Laguna, 32pp.

HOEGH-GULDBERG, O., P.J. MUMBY, A.J. HOOTEN *et al.* (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318: 1737-1742.

HUANG, Y.C.A., H.J. HSIEH, S.C. HUANG *et al.* (2011). Nutrient enrichment caused by marine cage culture and its influence on subtropical coral communities in turbid waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser*. 423: 83-93.

IPCC (2022). Climate change 2022. Impacts, adaptations and vulnerability. Summary for policymakers. Working Group II contribution to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.

KALNAY, E., M. KANAMITSU, R. KIRTLER *et al.* (1996) The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project. *Bull. Am. Meteorol. Soc*. 77: 437-471.

KARLSON, R.H. (1980). Alternative competitive strategies in a periodically disturbed habitat. *Bull. Mar. Sci.* 30: 894-900.

KARLSON, R.H. (1983) Disturbance and monopolization of a spatial resource by *Zoanthus sociatus* (Coelenterata, Anthozoa). *B. Mar. Sci.* 33: 118-131.

KEMP, D.W., C.B. COOK, T.C. LAJEUNESSE & W.R. BROOKS (2006). A comparison of the thermal bleaching responses of the zoanthid *Palythoa caribaeorum* from three geographically different regions in south Florida. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 335: 266-276.

KOCH, M., G. BOWES, C. ROSS *et al.* (2013). Climate change and ocean acidification effects on seagrasses and marina macroalgae. *Glob. Chang. Biol.* 19: 103-132.

KROEKER, K.J., R.L. KORDAS, R. CRIM *et al.* (2013). Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming. *Glob. Chang. Biol.* 19: 1884-1896.

KUMARI, S., P.U. ZACHARIA, V. KRIPA, K.R. SREENATH & G. GEORGE (2016). Distribution pattern and community structure of zoanthids (Zoantharia) along the coast of Saurashtra, Gujarat, India. *J. Mar. Biolog. Assoc. U.K.* 96(8): 1577-1584.

LÓPEZ, C. (2019). Diversity and ecology of zoantharians in the Canary Islands, and their potential to proliferate in a climate change context. Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna, 144 pp.

LÓPEZ, C, R. FREITAS, E. MAGILEVICIUTE, S.S. RATÃO & J.D. REIMER (2018). Report of a Zoanthus zone from the Cape Verde Islands (Central Eastern Atlantic). *Thalassas* 34 (2): 409-413.

LÓPEZ, C., J.D. REIMER, A. BRITO, D. SIMÓN, S. CLEMENTE & M. HERNÁNDEZ (2019). Diversity of zoantharian species and their symbionts from the Macaronesian and Cape Verde ecoregions demonstrates their widespread distribution in the Atlantic Ocean. *Coral Reefs* 38: 269-283.

LÓPEZ, C., S. MORENO, A. BRITO & S. CLEMENTE (2020). Distribution of zooxanthellate zoantharians in the Canary Islands: potential indicators of ocean warming. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 233: 106519.

LÓPEZ, C., M. BAS-SILVESTRE, A. RODRÍGUEZ, A. BRITO & S. CLEMENTE (2021). Effects of low pH and high temperature on two *Palythoa* spp. and predator-prey interactions in the subtropical eastern Atlantic. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 31: 748-763.

LÓPEZ-PÉREZ, Y. (2014). *Palythoa canariensis*: ecología, ensayos preliminares de cultivo y detección de palitoxina. Trabajo Fin de Máster, Instituto Agronómico Mediterráneo de Zaragoza (Spain), 84pp.

MARTÍNEZ, A.S., L.F. MENDES & T.S. LEITE (2012). Spatial distribution of epibenthic molluscs on a sandstone reef in the Northeast of Brazil. *Braz. J. Biol.* 72 (2): 287-298.

MENDOÇA-NETO, J.P., C.E. FERREIRA, L.C. CHAVES & R.C. PEREIRA (2008). Influence of *Palythoa caribaeorum* (Anthozoa, Cnidaria) zonation on site-attached reef fishes. *An. Acad. Bras. Cienc.* 80 (3): 495-513.

MOORE, R.E. & P.J. SCHEUER (1971). Palytoxin: A new marine toxin from coelenterate. *Science* 172: 495-498.

MORENO-BORGES, S., C. LÓPEZ & S. CLEMENTE (2022). Reef fish assemblages associated to new mat-forming zoantharian communities in the Canary Islands. *Mar. Environ. Res.* 177: 105623.

OCAÑA, O. & A. BRITO (2004). A review of Gerardiidae (Anthozoa: Zoantharia) from the Macaronesian islands and the Mediterranean Sea with the description of a new species. *Rev. Acad. Canar. Cienc.* 15(3-4): 159-189.

ONG, C.W., J.D. REIMER & P.A. TODD (2013). Morphologically plastic responses to shading in the zoanthids *Zoanthus sansibaricus* and *Palythoa tuberculosa. Mar Biol* 160: 1053-1064.

ORR, J.C., V.J. FABRY, O. AUMONT *et al.* (2005). Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impacts on calcifying organisms. *Nature* 437: 618-686.

OTT, B. & J.B. LEWIS (1972). The importance of the gastropod *Coralliophila abbreviata* (Lamarck) and the polychaete *Hermodice carunculata* (Pallas) as coral reef predators. *Can. J. Zool.* 50 (12): 1651-1656.

POLAK, O., Y. LOYA, I. BRICKNER, E. KRAMARSKI-WINTER & Y. BENAYAHU (2011). The widely-distributed Indo-Pacific zoanthid *Palythoa tuberculosa*: a sexually conservative strategist. *Bull. Mar. Sci.* 87: 605-621.

RABELO, E.F. (2007). Distribução espacial e interações competitivas em zoantídeos (Cnidaria: Zoanthidae) em um ambiente de recifes de arenito no nordeste do Brasil. Mestrado em Ciências Marinhas Tropicais, Universidade Federal do Ceará, 117pp.

RAU, G.H., E. MCLEOD & O. HOEGH-GULDBERG (2012). The need for new conservation strategies and policies in a high CO_2 world. *Nat. Clim. Change*. 2(10): 720-724.

REIMER, J.D., O. SHUSUKE, J. TSUKAHARA & I. FUMIHITO (2008a). Molecular characterization of the zoanthid genus *Isaurus* (Anthozoa: Hexacorallia) and associated zooxanthellae (*Symbiodinium* spp.) from Japan. *Mar Biol* 153: 351–363.

REIMER, J.D., S. ONO, F. SINNIGER & J. TSUKAHARA (2008b). Distribution of zooxanthellate zoanthid species (Zoantharia: Anthozoa: Hexacorallia) in southern Japan limited by cold temperatures. *Galaxea J. Coral Reef Stud.* 10: 57-67.

REIMER, J.D., H.B. WEE, C. LÓPEZ, M. BEGER & I.C.S. CRUZ (2021). Widespread *Zoanthus* and *Palythoa* dominance, barrens, and phase shifts in shallow water subtropical and tropical marine ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol.* 533-557.

RIERA, R., M.A. BECERRO, R.D.S. STUART-SMITH, J.D. DELGADO & J.E. GRAHAM (2014). Out of sight, out of mind: Threats to the marine biodiversity of the Canary Islands (NE Atlantic Ocean). *Mar. Pollut. Bull.* 15: 9-18.

ROOT, T.L., J.T. PRICE, K.R. HALL, S.H. SCHNEIDER, C. ROSENZWEIG & J.A. POUNDS (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421 (6918): 57-60.

SAMMARCO, P.W., J.C. COLL & S. LA BARRE (1985). Competitive strategies of soft corals (Coelenterata: Octocorallia). II. Variable defensive responses and susceptibility to scleractinian corals. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 91(3): 199-215.

SHANNONHOUSE-WILDE, D., L. WYNKOOP, K. RODRIGUEZ & G. BERRYMAN (2012). Preliminary assessment of competition between two labrid species as a model system for Mediterranean invasions driven by global climate change. *Mar. Ecol.* Field Quarter BIOE159, UC Santa Cruz.

SEBENS, K.P. (1982). Intertidal distribution of zoanthids on the Caribbean coast of Panama: effects of predation and desiccation. *Bull. Mar. Sci.* 32: 316-335.

SIMAL, A. (2021). Estudio de la comunidad de peces del intermareal de Tenerife y su relación con la proliferación de *Zoanthus pullchelus* (Cnidaria, Zoantharia). Trabajo de Fin de Máster, Universidad de La Laguna, 34pp.

SIMÓN OTEGUI, D. (2015). Datos para el estudio del proceso de tropicalización en Canarias: evaluación de las poblaciones de antozoos indicadores en las principales plataformas intermareales de Tenerife. Trabajo de Fin de Máster, Universidad de La Laguna, 47pp.

SUCHANEK, T.H. & D.J. GREEN (1981). Interspecific competition between *Palythoa caribaeorum* and other sessile invertebrates on St. Croix reefs, U.S. Virgin Islands. In Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium, Manila Vol. 2: 679-684.

SOROKIN, Y.I. (1991). Biomass, metabolic rates and feeding of some common reef zoantharians and octocorals. *Aus. J. Mar. Freshwat. Res.* 42: 729-741.

TAMARÍS-TURIZO, C. (2009). Transporte de materia orgánica y deriva de macroinvertebrados acuáticos a lo largo de un río tropical. Tesis de Maestría, Universidad del Magdalena, 71pp.

TUYA, F., J. CISNEROS-AGUIRRE, L. ORTEGA-BORGES & R.J. HAROUN (2007). Bathymetric segregation of sea urchins on reefs of the Canarian Archipelago: role of flow-induced forces. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 73 (3-4): 481-488.

VARELA, C., B. GUITART, M. ORTIZ & R. LALANA (2002). Los Zoantídeos (Cnidaria, Anthozoa, Zoanthiniaria), de la región occidental de Cuba. *Rev. Investig. Mar.* 23 (3): 179-184.

VILLANOVA, C. (2019). Comunidades de peces litorales de fondos rocosos del Archipiélago Canario en hábitats dominados por zoantídeos estructurantes. Trabajo de Fin de Máster, Universidad de La Laguna, 40pp.

WERNBERG, T., D.A. SMALE & M.S. THOMSEN (2012). A decade of climate change experiments on marine organisms: procedures, patterns and problems. *Global Change Biol.* 18: 1491-1498.

WILES, J.S., J.A. VICK & M.K. CHRISTENSEN (1974). Toxicological evaluation of palytoxin in several animal species. *Toxicon* 12: 427-433.

WOLF, A. (2012). The role of macroalgae and the corallivorous fireworm *Hermodice carunculata* on coral reef resilience in the Caribbean. Tesis Doctoral, Leibniz Center for Tropical Marine Ecology.

3. A los pies del volcán Teide. Ecofisiología de la flora de alta montaña

Águeda M. González-Rodríguez

Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal.
Universidad de La Laguna

Mas allá de la majestuosidad del Teide y del paisaje único a los pies del volcán, las especies vegetales que rodean el Teide aportan un colorido único y unos aromas que atraen al visitante desde todas las partes del Planeta. Sin embargo, estas especies tienen que ser capaces de sobrevivir en un ambiente severo donde las condiciones ambientales y edáficas no favorecen el desarrollo de muchas especies. La activación de diversos mecanismos de respuesta hace posible que las especies de alta montaña sobrevivan en este ambiente tan hostil. Alta radiación solar y amplitud térmica son los principales factores ambientales que limitan el desarrollo de las especies en la alta montaña, sin embargo, en Canarias, se suma otro factor limitante adicional, la sequía, la cual está siendo en la actualidad la principal fuerza conductora del paisaje.

Estudiar la respuesta de las especies endémicas del retamar de cumbre a estos factores limitantes es de vital importancia de cara a conocer los cambios de vegetación que tendrán lugar en un futuro cercano. La ecofisiología es una ciencia integradora que intenta explicar la distribución y abundancia de las especies vegetales por medio del conocimiento de su fisiología. El uso de diferentes técnicas experimentales permite evaluar la respuesta de las especies de alta montaña canaria in situ. *Los estudios ecofisiológicos reflejan cómo estas especies son capaces de responder a los principales factores ambientales que modulan el*

paisaje de montaña: la alta radiación, las bajas temperaturas y la sequía. Diferentes estrategias son activadas de manera diferente en las especies de alta montaña canaria. Su conocimiento permitirá dilucidar y aventurar el futuro a corto/largo plazo de estas especies en el contexto del cambio climático y en el cambio del paisaje actual.

Introducción

El Teide

El majestuoso Teide se eleva hasta 3715 m de altitud sobre el nivel del mar en el centro de la isla de Tenerife, siendo una de las estructuras volcánicas más altas y de mayor volumen del planeta. Además de unas características geomorfológicas únicas y singulares, a los pies del Teide se encuentra un paisaje de alta montaña único, de una belleza extraordinaria, formado por una gran riqueza de especies y un alto número de endemismos que añade un valor adicional al entorno. Todas estas características singulares y su necesidad de conservación promovieron la declaración de este espacio como Parque Nacional en 1954 (Figs 1 y 2).

La belleza del lugar atrae a más de 14 millones de turistas al año atraídos no sólo por el paisaje volcánico sino por un paisaje único lleno de color y de aromas sobre todo en la época primaveral. Mas de 168 especies de plantas vasculares, de las cuales 58 son endémicas de las islas Canarias, de ellas 33 están presentes solo en Tenerife y 12 únicamente en el Parque Nacional del Teide (www. parquesnacionalesdecanarias.com). El paisaje está dominado por una leguminosa, la retama del Teide [*Spartocytisus supranubius* (Lf.) Christ *ex* G. Kunkel] (Fig. 3), dando nombre a la comunidad «el retamar de cumbre». Acompañando a la retama se encuentran otras especies como: el tajinaste rojo (*Echium wildpretii* Pearson ex Hook. f.), el alhelí del Teide [*Erysimum scoparium* (Brouss. ex Willd.) Wettst.], el rosalillo de cumbre (*Pterocephalus lasiospermus* Link ex Buch), el codeso de cumbre (*Adenocarpus viscosus* (Willd.) Webb & Berthel.), la hierba pajonera [*Descurainia bourgeauana* (E. Fourn.) O. E. Schulz] y la fistulera (*Scrophularia glabrata* Aiton), todas ellas especies endémicas de Canarias (Figs 4-9).

Las condiciones climáticas que definen la alta montaña no son las mismas a lo largo del Planeta, existiendo una gran variabilidad según la latitud en donde nos encontremos. En general, las características comunes en todos ellos, claramente relacionada con la altitud, son:

(1) Un descenso en la presión atmosférica a medida que se aumenta en altitud, lo que produce una disminución de la presión parcial de gases (CO_2 y H_2O) a medida que ascendemos,

Fig. 1. El paisaje de alta montaña que se encuentra a los pies del Teide es único. Además de una belleza extraordinaria acoge una gran riqueza de especies con un alto número de endemismos.

Fig. 2. El paisaje del Parque Nacional del Teide está dominado por una leguminosa, la retama del Teide, que da nombre a la comunidad «el retamar de cumbre», en el que intervienen otras muchas especies acompañantes.

(2) un aumento de la velocidad del viento,

(3) un aumento de la radiación solar y de la radiación ultravioleta, y

(4) una disminución de la temperatura a medida que subimos en altitud.

En la mayoría de los ecosistemas de alta montaña continentales de las zonas templadas y mediterráneas, la precipitación aumenta a medida que se aumenta en altitud (Poyatos *et al*. 2005). Esto no ocurre en Tenerife donde las lluvias disminuyen por encima de los 2000 m. Este fenómeno inusual se debe a la existencia de una capa de nubes, sobre los 1200 m de altitud, causada por la inversión en temperatura y humedad provocada por los vientos alisios, lo que resulta en un ecosistema de montaña extremadamente árido.

Según datos recogidos en el observatorio de Izaña (https//izana.aemet.es/) localizado a 2371 m de altitud, la temperatura media anual es de 10,2ºC, con temperaturas medias máximas de 30ºC en los meses de julio y agosto, y mínimas de 1ºC los meses de enero y febrero. A partir de los registros climáticos recogidos en esta estación desde 1920 la temperatura mínima absoluta más extrema registrada en el Parque Nacional ha sido -9,8ºC en febrero de 1971, mientras que la temperatura máxima absoluta ha sido 30,4ºC en julio de 1995. Las oscilaciones térmicas día/noche son muy marcadas con diferencias entre las temperaturas mínimas y las máximas medias que pueden alcanzar los 10ºC.

La insolación es extremadamente alta con 3473 horas de sol al año, siendo los meses de verano los de mayor insolación, con 382 horas de sol al mes. La radiación UV es la más alta de España, siendo los meses de junio a agosto los de mayor radiación.

En cuanto a la precipitación, el valor medio es de 392 mm, pero existen fuertes oscilaciones interanuales, con años tremendamente secos en donde solo se han registrado 50 mm/año como sucedió en 2012, y años muy húmedos con precipitaciones por encima de 960 mm como ocurrió en 1979.

Por todo ello, a la hora de clasificar las condiciones climáticas del Parque Nacional del Teide, nos encontramos con diferentes clasificaciones, que en muchos casos podrían parecer contradictorias. Así podemos clasificarlo como clima *continental* debido a las diferencias de temperaturas entre el verano y el invierno, y entre el día y la noche, a pesar de ser una isla, *templado* como resultado de una temperatura media anual suave, en contraste con otras áreas de alta montaña, *mediterráneo* debido a que las lluvias están concentradas en invierno y el verano es seco, o *desértico* debido a la gran oscilación térmica a lo largo del año.

Todas estas características climáticas particulares hacen del ecosistema de alta montaña en el Parque Nacional del Teide, un laboratorio único en el mundo y el conocimiento del funcionamiento de las especies que allí habitan se convierta en un punto de investigación de enorme interés.

Fig. 3. La retama del Teide (*Spartocytisus supranubius*) en plena floración que ocurre habitualmente entre finales de primavera y principios de verano.

Fig. 4. Espectacular aspecto del tajinaste rojo (*Echium wildpretii*) durante su floración primaveral.

La ecofisiología vegetal una ciencia integradora

La **ecofisiología vegetal** es una ciencia experimental cuyo objetivo principal es estudiar las adaptaciones fisiológicas de los organismos al hábitat. Muchos autores prefieren denominarla **Ecología fisiológica** e incluso algunos, prefieren llamarla **Fisiología ambiental**, lo que está claro, sea cual sea su denominación, es que esta disciplina intenta explicar la distribución y abundancia de las especies vegetales en su medio natural por medio del conocimiento de su fisiología. Se escapa así de la **Ecología Vegetal** en sentido estricto, ya que ésta se centra en el estudio de las relaciones e interacciones de las especies vegetales dentro de una comunidad y de cómo estas especies interaccionan en un rango característico de ambientes. Por otro lado, se aleja también de la **Fisiología Vegetal** en la que se estudia la respuesta a factores ambientales del individuo aislado, en un tubo de ensayo o bajo condiciones controladas. La ecofisiología une ambas disciplinas, intentando explicar cuáles son los mecanismos fisiológicos que están detrás de las observaciones ecológicas que vemos en la naturaleza (Reigosa *et al*., 2003).

Cuando se comparan los óptimos ecológicos de una especie, es decir los óptimos ambientales en base a su distribución real, con los óptimos fisiológicos -aquellos calculados en experiencias controladas de laboratorio- estos no coinciden. Esto significa que las especies que observamos en un lugar están soportando unas condiciones ambientales que limitan el potencial máximo que podría alcanzar esa especie en condiciones óptimas. Aparece entonces un concepto inherente al medio natural, el concepto de **estrés** en plantas. Al igual que en los seres humanos, el estrés provoca una alteración en el funcionamiento del organismo por lo que deben activarse mecanismos de defensa que permitan al organismo sobrepasar esta limitación y sobrevivir.

Sea cual sea el lugar donde se desarrollen, las plantas están sujetas a una gran variedad de factores naturales que limitan su crecimiento y desarrollo. Así podemos diferenciar entre factores bióticos -causados por otros organismos-, o factores abióticos -causados por cambios físicos o químicos. Entre los factores abióticos cabe destacar la radiación, la temperatura, la disponibilidad de agua y el viento. Así, la supervivencia de las plantas en condiciones naturales pasa por la activación de mecanismos que *eviten* la aparición del estrés o que *toleren* la presencia del estrés. La activación de estos mecanismos de respuesta no es específica para cada tipo de estrés, esto sería altamente costoso para la planta, por lo que la planta desarrolla una resistencia al estrés múltiple, ya que en la naturaleza se enfrentan normalmente a varios factores estresantes actuando a la vez. Por ejemplo, las especies que habitan en lugares con alta radiación normalmente están mejor adaptadas a las altas temperaturas, o las especies que son resistentes a la congelación (temperaturas por debajo de cero grados) normalmente son

Fig. 5. El alhelí del Teide (*Erysimum scoparium*) durante su época de floración en primavera.

Fig. 6. El rosalillo de cumbre (*Pterocephalus lasiospermus*) en floración a principios de verano, algo más tardía que las demás especies del matorral de cumbre.

resistentes a la sequía, ya que durante las heladas el agua en el suelo está congelada por lo que no está disponible para la planta y esto es semejante a una sequía por falta de agua en el suelo.

Estudios de factores estresantes múltiples son escasos debido a la complejidad del diseño experimental para llevar a cabo estos trabajos. Sin embargo, se convierten actualmente en una línea prioritaria ya que es la respuesta a estos estreses combinados lo que finalmente decidirá la supervivencia o no de esa especie en su hábitat natural.

Como se ha mencionado, la ecofisiología es una ciencia experimental, cuyo objetivo es explicar mediante evidencias cuantitativas los que subyace tras las observaciones cualitativas detectadas en la naturaleza, intentado dar respuesta al porqué de esas observaciones. Así, el ecofisiólogo necesita de técnicas experimentales que le permitan cuantificar esos procesos funcionales. Técnicas altamente cualificadas y de gran precisión pero que además, deben cumplir dos condiciones. Deben ser *portátiles*, ya que las mediciones deben realizarse en el medio natural (no en un laboratorio o invernadero) y deben ser, en la medida de lo posible, *no destructivas*, ya que en muchas ocasiones se ha de trabajar con especies en peligro de extinción o bajo amenaza, con lo que su conservación tiene carácter prioritario. En la actualidad, existe un gran número de técnicas muy diversas que el ecofisiólogo puede aplicar en campo, dependiendo de la pregunta que se quiera contestar. A lo largo del texto se irán explicando alguna de ellas.

Ecofisiología y cambio climático en alta montaña

En la actualidad, los estudios ecofisiológicos en ecosistemas de alta montaña han adquirido gran importancia en el contexto del cambio climático. Se espera que ligeros cambios en las condiciones ambientales en estos ecosistemas tendrán una enorme importancia a nivel ecológico, estando incluidos entre los ecosistemas más vulnerables al cambio climático.

Entre los componentes ambientales asociados a este cambio climático se encuentra un aumento de temperaturas y cambios en los patrones de precipitación en las diferentes partes del planeta. Para Canarias, por su latitud, se espera un descenso de las precipitaciones que podría llegar hasta un 10-20% a final de siglo (IPCC 2013). En Tenerife, ya se ha producido una reducción del 9% con respecto al siglo pasado y esto se ha agudizado por encima de los 2000 m de altitud. Según registros de las estaciones meteorológicas de Izaña, las sequias son cada vez más recurrentes en la cumbre (Martín & Pérez, 2019).

En cuanto a la temperatura, el calentamiento en las zonas de cumbre se estima será superior al resto de la isla, con un incremento de 1,4 ± 0,7 décimas de grado por década. Las últimas décadas en el Parque Nacional del Teide

Fig. 7. Detalle de un arbusto densamente ramificado y en plena floración primaveral de codeso de cumbre (*Adenocarpus viscosus*).

Fig. 8. La hierba pajonera (*Descurainia bourgeauana*) florece densamente también durante la primavera.

han sido las más calientes desde que hay registros (Martín-Esquivel *et al*., 2021).

La disminución de la precipitación y el aumento de la temperatura serán los principales factores ambientales que modulen el paisaje en la alta montaña en un futuro a corto plazo. Las especies ahora presentes tendrán que ajustar su funcionamiento a estos cambios ambientales de cara a sobrevivir y crecer en el nuevo escenario climático.

A continuación, se muestran los principales resultados obtenidos por el grupo de investigación de Ecofisiología Vegetal de la Universidad de La Laguna, en las principales especies que componen el retamar de cumbre.

Respuesta a la alta radiación

La luz es la fuente de energía para la vida en la Tierra y algunos organismos, a lo largo de la evolución, han sido capaces de utilizar esa energía del sol para convertirla en energía útil para su desarrollo y crecimiento. Este proceso de conversión de energía recibe el nombre de fotosíntesis (síntesis de materia a partir de la luz) y los organismos capaces de realizarlo, organismos fotosintéticos. Dentro de ellos se encuentran tanto árboles, como herbáceas, musgos, algas, entre otros.

Lo primero que deben hacer estos organismos es captar la luz y por eso, todos ellos, poseen unos pigmentos verdes, las clorofilas, que hacen posible la absorción de esa energía. Sin embargo, las plantas son paneles solares altamente eficientes y además de las clorofilas poseen otros pigmentos, los carotenoides, que les permiten ser aún más eficientes en la captación de la radiación más energética dentro de la luz visible. Su color varía desde amarillo pálido, pasando por anaranjado, hasta rojo oscuro, aunque rara vez se hacen visible en las hojas enmascarado por el color verde de las clorofilas. La presencia de estos carotenoides en las plantas es crucial, de hecho, no existe ningún organismo fotosintético que no posea carotenoides. Esto es así porque los carotenoides tienen dos funciones en la naturaleza, que *a priori* podrían resultar contradictorias. Por un lado, son capaces de absorber más eficientemente radiación altamente energética ayudando a las clorofilas, lo cual es extremadamente útil y necesario en lugares con poca luz, pero, por otro lado, los carotenoides son capaces de absorber el exceso de luz que llega a la planta para evitar que le haga daño.

Y esto es así, porque a pesar de lo altamente eficiente del proceso fotosintético las plantas no son capaces de utilizar/convertir toda la energía que les llega del sol y al ser organismos fijos al suelo no pueden evitar ese exceso de radiación que finalmente resulta perjudicial para su desarrollo. Y aquí entran en juego los carotenoides, protegiéndolas de ese exceso de luz. Por eso no existe ningún organismo fotosintético en la Tierra que no tengan carotenoides.

Fig. 9. Aspecto de la fistulera (*Scrophularia glabrata*) poco antes de la floración.

En ambientes de alta radiación, la cantidad de energía que no puede utilizar la planta es aún mayor, de manera que los carotenoides por si solos no pueden hacer frente a este estrés, la situación empeora y la planta tiene que buscar otras estrategias para solucionar este problema. Existen diferentes estrategias que las plantas pueden activar para hacer frente a este estrés, y normalmente no se activa una única estrategia sino varias a la vez. La primera barrera para protegerse del exceso de radiación es la barrera morfológica: cambios a nivel de hoja para evitar que llegue tanta luz a las clorofilas (hojas más pequeñas, densidad de pelos, presencia de ceras, depósito de sales). Estudios en las principales especies del retamar de cumbre han reflejado que una de las primeras barreras en las especies de alta montaña es la presencia de pelos en sus hojas, lo que aumenta la reflexión de la luz y por tanto reduce la luz que llega a las clorofilas evitando que se dañen (Fig. 10). En el caso de la retama, las hojas son muy pequeñas y solo están presentes durante un mes, luego se caen y es el tallo el que adquiere esa función (Fig. 11).

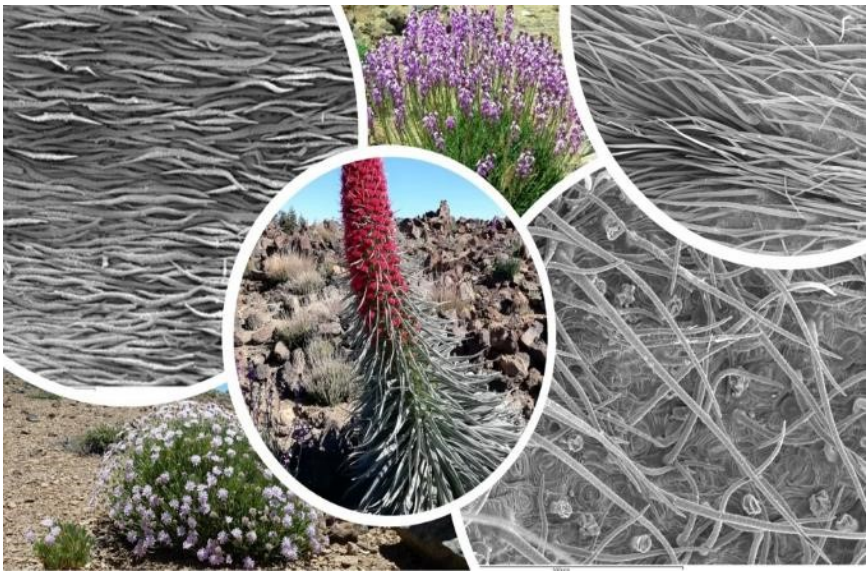


Fig. 10. Densidad de pelos en la superficie de las hojas de tres especies representativas del retamar del Teide: rosalillo (*Pterocephalus lasiospermus*), tajinaste (*Echium wildpretii*) y alhelí (*Erysimum scoparium*). La alta densidad de pelos presentes en las hojas de estas especies aporta una barrera para evitar la llegada del exceso de radiación presente en la alta montaña canaria al interior de la hoja. Imágenes tomadas con microscopio electrónico de barrido.

La bibliografía documenta que, en general, las plantas son capaces de absorber un 84% de la luz incidente, se habla de un valor de absortividad del 0,84. En las especies de la alta montaña canaria este valor es inferior en

Fig. 11. Las pequeñas hojas presentes en la retama del Teide (*Spartocytisus supranubius*), sólo durante los meses de primavera, disminuyen la captación de radiación en esta especie. Sus tallos verdes adquieren esa función de absorción de radiación todo el año y su disposición vertical minimiza la incidencia de la luz solar.

muchas especies (Fig. 12), lo que refleja el papel tan importante de los pelos en algunas de estas especies. Así, la retama, la fistulera y el codeso no activan esta respuesta para hacer frente al exceso de radiación, mientras que el tajinaste, el alhelí y el rosalillo lo usan para disipar el exceso de radiación (Perera-Castro *et al*., 2017). El rosalillo además manifiesta cambios morfológicos a nivel de planta entera. Así, un estudio en el que se comparaba la respuesta del rosalillo y el alhelí en dos ambientes luminosos diferentes -un lugar abierto o bajo el dosel del pinar-, mostró que las plantas de rosalillo situadas en el pinar eran más altas y tenían hojas más grandes y delgadas, mientras que plantas y hojas de alhelí no mostraron ningún cambio (González-Rodríguez *et al*., 2020).

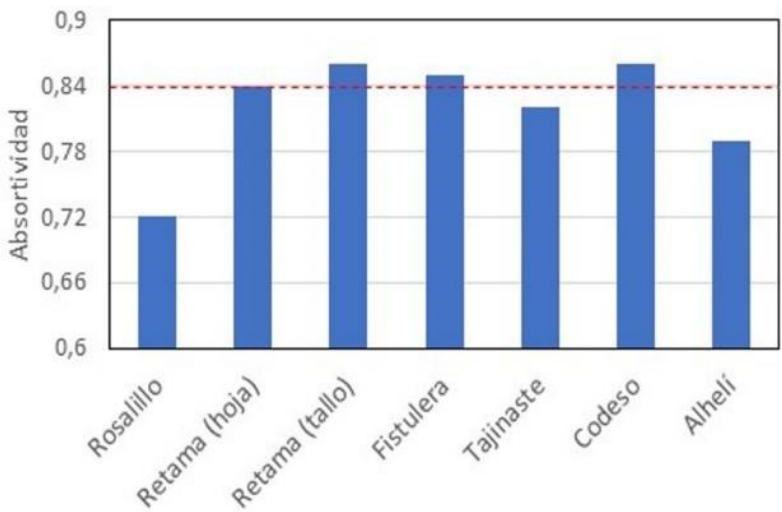


Fig. 12. Valores de absortividad en las hojas de seis especies representativas del retamar del Teide: rosalillo, retama, fistulera, tajinaste, codeso y alhelí. La línea roja discontinua marca el valor de referencia de absortividad. Véase como el rosalillo, el tajinaste y el alhelí tienen valores por debajo del 0,84, lo que indica que estas especies presentan estructuras en sus hojas que disminuyen la absorción de la luz (Datos tomados de Perera-Castro *et al*., 2017).

Si la luz atraviesa esta primera barrera morfológica, entonces otras adaptaciones fisiológicas tienen que activarse en la planta, entre ellas, un cambio en las proporciones de clorofilas y carotenoides para defenderse del exceso de radiación. En general, la principal respuesta en la planta es una disminución en la concentración de clorofilas (no es necesario ser tan eficientes en captar luz) y un aumento de carotenoides (necesario para disipar el exceso de radiación). Un estudio llevado a cabo a lo largo del año con

algunas especies del retamar mostró que no todas las especies modulan sus pigmentos a lo largo del año. La retama, el alhelí y la fistulera no presentaron cambios en los pigmentos en respuesta a los cambios ambientales de las estaciones, mientras que el rosalillo y el codeso disminuyeron la concentración de clorofilas y aumentaron la concentración de carotenoides durante el invierno. Esto se correlacionó con otro parámetro fisiológico analizado -la eficiencia fotoquímica-, mostrando que el alhelí y la retama mantienen un buen estado a lo largo del año, mientras que el rosalillo, la fistulera y el codeso sufren daño solo durante el invierno, mientras que la hierba pajonera sufre daños fotoquímicos desde el verano perdiendo sus hojas (Fig. 13). Así, estas especies, según su estrategia de fotoprotección, se pueden agrupar en tres grupos (González-Rodríguez *et al*., 2020):

(1) especies que responden a las altas temperaturas y la sequía del verano, perdiendo sus hojas como la hierba pajonera,

(2) especies que sufren daño cuando se combinan la alta radiación y la sequía con las bajas temperaturas del invierno (el rosalillo, la fistulera y el codeso), y

(3) especies que presentan un comportamiento constante a lo largo del año, lo que refleja una mejor adaptación fotoquímica a todos los estreses ambientales que se desarrollan en el hábitat de alta montaña canario (retama y alhelí).

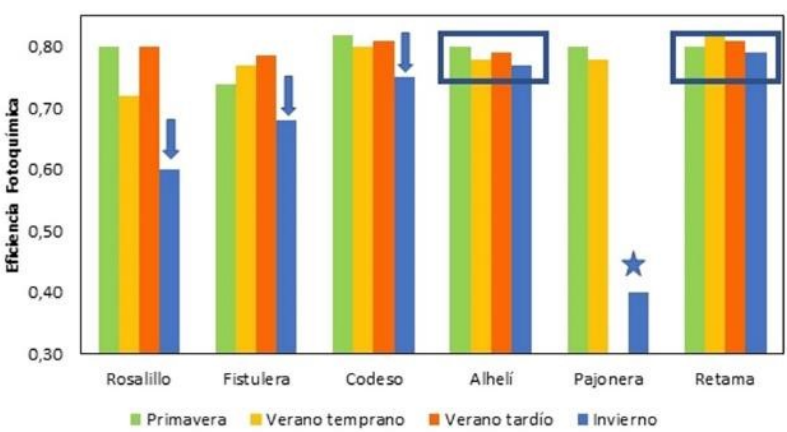


Fig. 13. Variación en la eficiencia fotoquímica de seis especies representativas del retamar de cumbre a lo largo del año. Se observan diferentes estrategias de protección frente al exceso de radiación. Los rectángulos indican especies que no cambian y mantienen su alta eficiencia a lo largo del año (alhelí y retama). Las flechas indican especies que disminuyen su eficiencia y son dañadas en invierno (rosalillo, fistulera y codeso). El asterisco indica una especie que pierde sus hojas en verano como estrategia para evitar daño (hierba pajonera) (Datos tomados de González-Rodríguez *et al*., 2020).

Limites térmicos

Como ya se ha comentado, las temperaturas extremas son uno de los principales factores ambientales que limitan la distribución de las especies en alta montaña. Las heladas constituyen uno de los estreses más importantes a los que se tienen que enfrentar estas especies, y el efecto en la planta va a depender no solo de la intensidad y duración, sino también del momento en el que ocurran. Por otro lado, las altas temperaturas son otro factor que puede limitar el crecimiento de la planta, aunque en los ecosistemas de alta montaña las temperaturas máximas no suelen ser muy altas, está confirmado que el cambio climático está provocando un aumento de temperatura que a corto/largo plazo tendrá una repercusión en el funcionamiento de la planta. Además, en Canarias, debido a la proximidad con el continente africano, se añaden las olas de calor, que cada vez son más recurrentes, ocurriendo a veces en estaciones no esperables como el invierno.

Las plantas pueden presentar diferentes patrones de repuesta a las temperaturas extremas. Existen especies cuyo límite de resistencia a las altas y bajas temperaturas se mantiene constante a lo largo de todo el año, pero existen otras especies cuya resistencia sigue un ciclo anual que está coordinado con los procesos de desarrollo y con la temperatura del aire. Esto supone que para estas especies eventos de congelación u olas de calor en épocas inusuales serán altamente perjudiciales ¿Cómo se comportan las especies de alta montaña canaria?

Hasta el momento solo se ha abordado el estudio en dos especies representativas del retamar de cumbre -el alhelí y el rosalillo-. Ambos estudios se han realizado a lo largo del año con la finalidad de conocer si la resistencia a las altas y bajas temperaturas presenta una estacionalidad en estas especies, y determinar la sensibilidad a eventos térmicos anómalos, fuera de la estación usual. La técnica que se ha utilizado en este estudio es la imagen de la fluorescencia de la clorofila. De manera general, se basa en el hecho de que cuando la clorofila no absorbe toda la energía del sol, esta se reemite en forma de fluorescencia (reemisión de luz). Es decir, si existe algún problema en el funcionamiento de la planta por algún tipo de estrés, la planta no es tan eficaz en absorber la luz por las clorofilas, y por tanto, hay una mayor cantidad de energía no utilizada que se reemite (mayor fluorescencia). Esta fluorescencia se relativiza en base a una escala de color, de manera que si la planta se está desarrollando bien y es capaz de absorber toda la radiación, la emisión de fluorescencia es baja, presentando colores azules-violetas en la escala de color. A medida que las plantas sufren estrés la emisión de fluorescencia aumenta y se observan colores verde-anaranjados-rojos. A continuación, se muestran, como ejemplo, los cambios de fluorescencia debido al estrés por altas temperaturas en el alhelí (Fig. 14), donde se

distinguen cambios de color a diferentes temperaturas y en diferentes momentos del año.

Haciendo uso de esta técnica para el estudio de los límites térmicos en el rosalillo y el alhelí, se demostró que el alhelí es una especie resistente al frio, pero sensible a la congelación, sufriendo daños por debajo de cero grados. Esta sensibilidad a la congelación cambia con las estaciones. En otoño e invierno los daños letales aparecen alrededor de -9ºC, mientras que en primavera la especie es muy sensible a la congelación dañándose a -6ºC. Esto indica que una helada en primavera tendrá fuertes consecuencias para la supervivencia de la planta. Curiosamente la respuesta cambia dentro del individuo y se ha visto que en primavera cuando coexisten en la planta hojas jóvenes en desarrollo con hojas adultas, las hojas nuevas presentan una resistencia a la congelación mucho mayor que las hojas adultas, casi 5ºC de diferencia (González-Rodríguez *et al*., 2021). En el rosalillo, el daño irreversible ha sido observado a -9,9ºC en invierno y al contario que el alhelí, esta resistencia se mantuvo en verano (Perera-Castro *et al*., 2018).

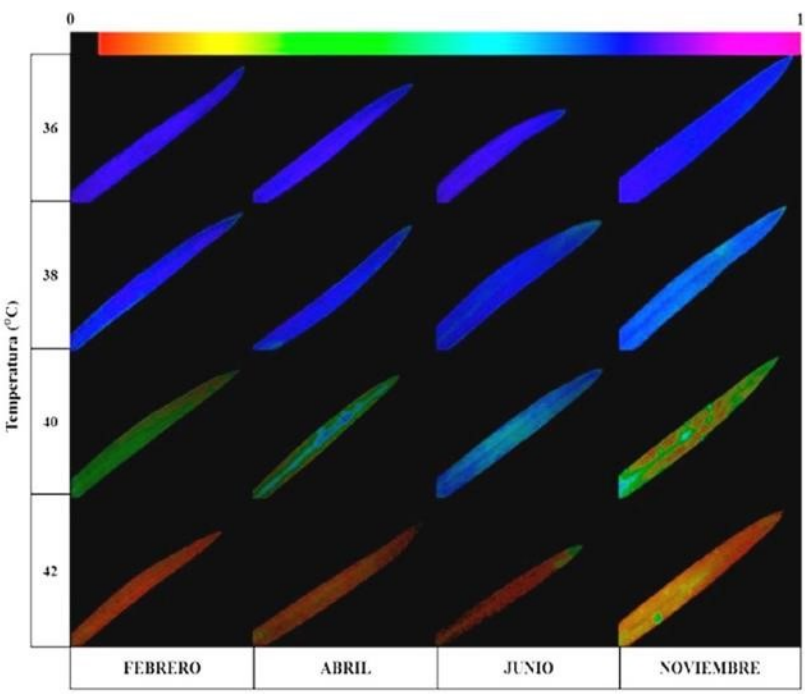


Fig. 14. Efecto de la respuesta a las altas temperaturas en el alhelí del Teide (*Erysimum scoparium*) en diferentes meses a lo largo del año a partir del análisis de imagen de la fluorescencia de la clorofila. Escala de color: violeta-azul, hoja sin daño; naranja-rojo, hoja muy dañada. La imagen refleja daño en esta especie a partir de los 40ºC (Imagen tomada de González-Rodríguez *et al*., 2021).

En cuanto a la respuesta a altas temperaturas, se observaron diferencias entre el alhelí y el rosalillo. El rosalillo mostró mayor resistencia a las altas temperaturas que el alhelí. Así el rosalillo sufre daño a 43,5ºC mientras que el alhelí puede ser afectado desde los 40ºC. Esta resistencia se mantiene a lo largo del año en el caso del rosalillo, sin embargo, en el alhelí la resistencia a las altas temperaturas disminuye en invierno (González-Rodríguez *et al*., 2021).

Como resultado del estudio se puede concluir que ambas especies se verán favorecidas con la disminución de las heladas y el aumento de las temperaturas mínimas que se están registrando en el Parque Nacional del Teide en las últimas décadas y, aunque ambas especies son sensibles a las altas temperaturas, el alhelí será más vulnerable que el rosalillo frente al aumento de las temperaturas en el contexto del cambio climático.

Escasez de precipitación

Como ya se ha mencionado, la alta montaña canaria tiene una singularidad con respecto a otros ecosistemas de montaña continentales en zonas templadas del planeta, y es, que la precipitación desciende por encima de los 2000 m de altitud, lo que convierte a la alta montaña canaria en un ecosistema semiárido. Además, debido a su naturaleza volcánica, el suelo, formado principalmente por lava y pumita, es altamente permeable lo que produce un rápido drenaje hacia capas más profundas. Este rápido drenaje hace que la disponibilidad de agua en las capas superficiales del suelo caiga por debajo de su punto de marchitez durante varios meses, principalmente en la época de verano (Brito *et al.*, 2013).

La retama, principal especie estructurante de este ecosistema, es una especie, *a priori* bien adaptada a los ambientes secos. Pero, cómo regula la planta el contenido de agua en su interior. De manera general, el agua abandona la planta a través de unas estructuras denominadas estomas. Los estomas son las aperturas por donde tiene lugar el intercambio de gases en las plantas, es decir es por donde tiene lugar la toma de CO_2 por parte de la planta, pero es también por donde la planta pierde agua. Estos estomas se encuentran principalmente en las hojas, así las hojas muy grandes, en general, pierden una mayor cantidad de agua que las hojas pequeñas. Como primera adaptación, la retama evita perder grandes cantidades de agua presentando hojas muy pequeñas que se mantienen en la planta un corto periodo de tiempo, durante la floración, en los meses de abril y mayo donde la disponibilidad de agua en el suelo es mayor (Fig. 1). Durante todo el año la retama presenta un tallo verde activo con estomas hundidos localizados a lo largo del tallo como estrategia de control de pérdida de agua (Fig. 15). En términos generales, aquellas plantas que poseen estomas prominentes y muy expuestos se encuentran más afectadas por factores ambientales como la

radiación, la temperatura o el viento y así, la pérdida de agua en estas especies aumenta, sin embargo, en la retama al estar los estomas profundamente hundidos en el tallo se genera un microclima alrededor del estoma que retiene la humedad y hace que la demanda evaporativa disminuya (Fig. 15).

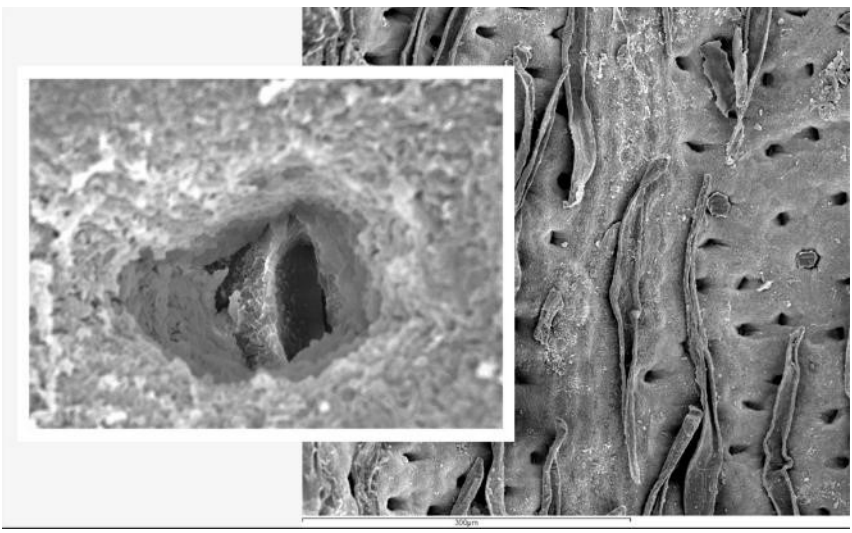


Fig. 15. Vista en detalle y disposición de los estomas a lo largo del tallo de la retama del Teide (*Spartocytisus supranubius*). Nótese el estoma profundamente insertado en el tallo como estrategia adaptativa para evitar perder agua. Imágenes tomadas con microscopio electrónico de barrido.

Por otro lado, se han llevado a cabo estudios para conocer como la retama regula la pérdida de agua a lo largo del año y cuál es su patrón de crecimiento (González-Rodríguez *et al.*, 2017). La pérdida de agua a través de la planta se conoce como transpiración y tiene lugar, como hemos visto anteriormente, a través de los estomas. El agua es la principal fuente limitante del crecimiento en las plantas y cerca del 97% del agua tomada por la planta es perdida a la atmósfera por la transpiración. Así, el control de la pérdida de agua en la planta es vital para su supervivencia, y esto se agudiza aún más, cuando la planta se desarrolla en climas áridos. La adaptación de las plantas en estos ambientes de escasez de agua puede ser de dos tipos:

(1) especies que son capaces de tolerar el estrés hídrico de la planta, es decir, la deshidratación en sus tejidos, o

(2) especies que activan mecanismos para evitar el estrés hídrico en su interior, es decir, activan mecanismos para mantener un estado hídrico favorable en los tejidos, a pesar de que exista una escasez de agua disponible en el suelo.

Por otro lado, se han llevado a cabo estudios para conocer como la retama regula la pérdida de agua a lo largo del año y cuál es su patrón de crecimiento (Fig. 16) (González-Rodríguez *et al*., 2017).

Fig. 16. Estación meteorológica en el Parque Nacional del Teide para el registro continuo de las variables ambientales (arriba); sensores de flujo de savia instalados en retama para la cuantificación de la tasa transpiratoria (en medio); y dendrómetros de banda automáticos para el registro continuo del crecimiento de la retama del Teide (abajo).

En general, la mayoría de las especies activan mecanismos para evitar el estrés hídrico y una de las respuestas inmediatas al déficit hídrico es el cierre de estomas. ¿Qué mecanismo se activa en la retama para hacer frente a la sequía de la alta montaña canaria? El estudio de la tasa transpiratoria a lo largo de dos años (González-Rodríguez *et al.*, 2017) reveló que la retama aumenta sus tasas de transpiración en los meses de verano, cuando la temperatura es alta y existe poca agua en el suelo (Fig. 17). ¿Cómo es esto posible? ¿Por qué no cierra los estomas para evitar perder agua? La respuesta es simple, la retama posee raíces profundas que le permite acceder a zonas

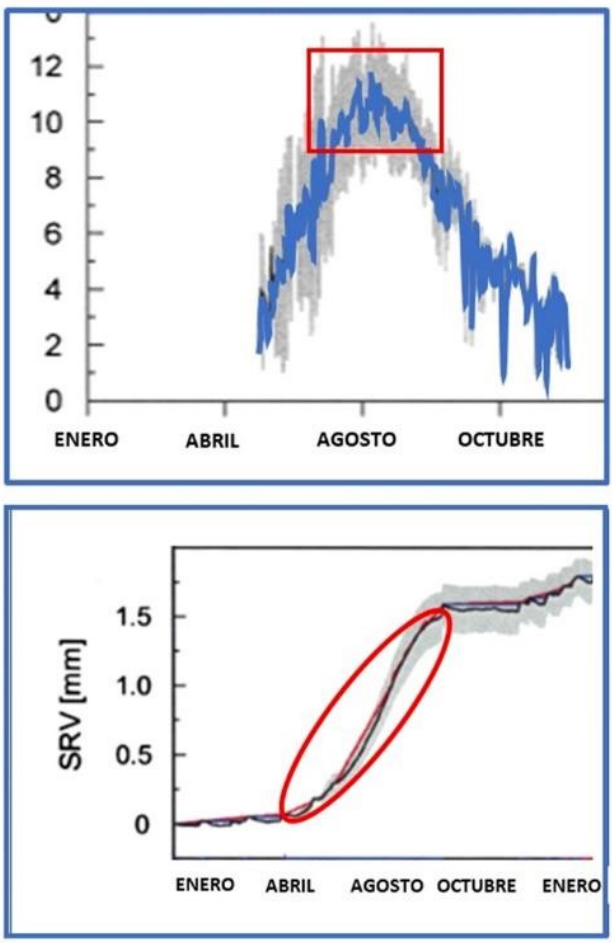


Fig. 17. Variación en la tasa transpiratoria (arriba) y crecimiento (abajo) en la retama del Teide (*Spartocytisus supranubius*) a lo largo del año. La mayor tasa transpiratoria (rectángulo) y de crecimiento activo (círculo) tiene lugar en la época cálida y seca, al contrario que otras especies del retamar que cierran sus estomas para evitar perder agua, así la retama del Teide presenta una estrategia derrochadora de gasto de agua.

más subterráneas del suelo donde la limitación de agua, en un primer momento, no es detectable. Esto hace que la retama no presente una estrategia conservadora en el gasto del agua, sino por el contrario, presenta una estrategia derrochadora. Además, se ha visto que estos momentos de alta transpiración, se corresponden con el momento de crecimiento activo de la retama (Fig. 17), aumentando el grosor del tallo durante la época de mayor demanda evaporativa (primavera-verano).

Pero ¿qué ocurriría si en esas capas subterráneas comenzara a disminuir el agua? Los eventos de mortalidad súbita que se han detectado en el Parque Nacional del Teide son el resultado de esta limitación de agua (Fig. 18). Estudios de dendrología, disciplina que estudia el crecimiento de los anillos en especies leñosas y su relación con el ambiente, han puesto de manifiesto que el crecimiento de la retama está fuertemente controlado por las precipitaciones previas al periodo de crecimiento. A medida que disminuye la precipitación, menor es el crecimiento y existe más predisposición a la mortalidad. Así, la retama reduce o cesa su crecimiento en años con sequías extremas como ocurrió en 2012 donde la precipitación anual fue solo de 50 mm, pero también, en años con sequías moderadas, lo que evidencia que son los eventos de sequía el principal factor determinante de los eventos de mortalidad de retama observados en el Parque (Olano *et al.*, 2017). El futuro de la retama como especie estructurante del paisaje del Parque Nacional del Teide peligra por lo que es necesaria la implantación de políticas urgentes de conservación.

Fig. 18. Vista general del retamar de cumbre en el Parque Nacional del Teide en la actualidad con fuertes eventos de mortalidad de la retama. Detalle de la extracción de testigos de la madera de retama para su estudio dendrológico.

AGRADECIMIENTOS.- Al grupo de Ecofisiología Vegetal de la Universidad de La Laguna por su incansable esfuerzo en conocer la respuesta de las especies canarias en la naturaleza, en especial a M.ª Soledad Jiménez, Domingo Morales, Patricia Brito, Roberto Lorenzo, Gerhard Wieser y Alicia Perera-Castro. Al Parque Nacional del Teide, por el apoyo incondicional que siempre nos ha brindado para el desarrollo de esta investigación. A José Luis Martín-Esquivel por el entusiasmo frente a lo desconocido que siempre nos inspira.

Bibliografía

BRITO, P., M.S. JIMÉNEZ, D. MORALES & G. WIESER (2013). Assessment of ecosystem CO_2 efflux and its components in a *Pinus canariensis* forest at the treeline. *Trees* 27: 999-1009.

GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, Á.M., P. BRITO & B. FERNÁNDEZ-MARÍN (2020). Summit evergreen shrubs living at a semi-arid treeline: photoprotection systems activation in an open vs an understory site. *Physiol. Plant.* 169: 228-243. doi.org/10.1111/ppl.13069, doi:10.1111/ppl.13069.

GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, Á.M., E.M. PÉREZ-MARTÍN, P. BRITO & B. FERNÁNDEZ-MARÍN (2021). Unexpected vulnerability to high temperature in the Mediterranean alpine shrub *Erysimum scoparium* (Brouss. Ex willd.) Wettst. *Plants* 10: 379. https://doi.org/10.3390/plants10020379

GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, Á.M., P. BRITO, J.R. LORENZO, A. GRUBER, W. OBERHUBER & G. WIESER (2017). Seasonal cycles of sap flow and stem radius variation of *Spartocytisus supranubius* in the alpine zone of Tenerife, Canary Islands. *Alp. Bot.* 127, 97-108. doi:10.1007/s00035-017-0189-7.

IPCC 2013. Annex I: Atlas of Global and Regional Climate Projections. En: Stocker, T.F, Qin, D., Plattner, G-K, Tignor, M, Allen, S.K., Boschung, J., *et al*. (eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, Estados Unidos.

MARTÍN-ESQUIVEL, J.L. & M. PÉREZ-GONZÁLEZ (2019). *Cambio climático en Canarias. 'Impactos'*. Publicaciones Turquesa. Gobierno de Canarias.

MARTÍN-ESQUIVEL, J.L., M.V. MARRERO-GÓMEZ & J.M. GONZÁLEZ-MANCEBO (2021). Efectos del cambio climático en la vegetación de la alta montaña de Tenerife. *Ecosistemas* 30 (1). https://doi.org/10.7818/ECOS.2189

OLANO, J.M., P. BRITO, Á.M. GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, J.L. MARTÍN-ESQUIVEL, M. GARCÍA-HIDALGO & V. ROZAS (2017). Thirsty peaks: Drought events drive keystone shrub decline in an oceanic island mountain. *Biol. Conserv.* 215: 99-106. doi:10.1016/j.biocon.2017.09.008.

PERERA-CASTRO, A.V., P. BRITO & Á.M. GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ (2017). Light response in alpine species: Different patterns of physiological plasticity. *Flora* 234: 165-172. doi:10.1016/j.flora.2017.07.007.

PERERA-CASTRO, A.V., P. BRITO & Á.M. GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ (2018). Changes in thermic limits and acclimation assessment for an alpine plant by chlorophyll fluorescence analysis: Fv/Fm vs. Rfd. *Photosynthetica* 56: 527-536.

REIGOSA, M.J., N. PEDROL & A. SÁNCHEZ (Coordinadores) (2003). *La ecofisiología vegetal, una ciencia de síntesis*. Internacional Thomson Editores. España.

4. Ácidos grasos omega-3. El porqué de una obsesión.

Covadonga Rodríguez[1] & José A. Pérez[2]

[1] *Bióloga Marina por la Universidad de La Laguna (ULL).*
Profesora Titular Dpto. Biología Animal, Edafología y Geología.
Coordinadora ULL de los grupos de investigación AQUAFISMAR y NUTRAHLIPIDS
[2] *Biólogo Marino por la Universidad de La Laguna (ULL).*
Profesor Ayudante Doctor Dpto. Biología Animal, Edafología y Geología.
Miembro de los grupos de investigación AQUAFISMAR y NUTRAHLIPIDS

Como señala en una edición anterior «NUESTRO MAESTRO» de Botánica Marina, el Dr. Julio Afonso-Carrillo, quien nos invitó a dar esta charla dentro de la Semana Científica Telesforo Bravo, «El océano es la pieza fundamental que permite que nuestro planeta resulte habitable mediante sus servicios ecosistémicos». Ya en nuestra infancia, quedamos atrapados, como tantos otros, en el Calypso del «Mundo Submarino» de Jacques Cousteau. Nos parece que, en aquel entonces, Cousteau vaticinó desastres ecológicos que ya son realidades en nuestros días y demostró que cuando los medios de comunicación están al servicio de la ciencia, la sociedad se deja atrapar por su interés y trascendencia, tal y como ha ocurrido con la pandemia de la COVID-19, y la generación de vacunas en un tiempo récord y para muchos, algo que tristemente ocurre con muy poca frecuencia.

A través de nuestras trayectorias científicas personales, iniciadas hace ya más de 30 años, pero que son también fruto del trabajo de muchos otros investigadores, analizaremos aquí qué son y qué importancia tienen para la nutrición y la salud del mundo animal, en el que estamos incluidos como especie humana, los

ácidos grasos poliinsaturados de cadena larga omega-3 (n-3 LC-PUFA, del inglés omega-3 long chain polyunsaturated fatty acids*). Ácidos grasos, cuyo origen está precisamente en las algas marinas y en toda la cadena trófica de los océanos, uno más de sus múltiples servicios ecosistémicos mencionados anteriormente.*

Introducción

Según Naciones Unidas, la población mundial alcanza hoy en día los 7.900 millones de personas, esperándose que supere los 9.700 millones en el año 2050. La contaminación, el calentamiento global, la destrucción de hábitats, la pérdida de unas especies y la sobreexplotación de otras, son consecuencias inherentes a la expansión masiva de la población humana, algunas de ellas asociadas directamente con la intensificación de la agricultura, la ganadería, la pesca y la acuicultura como resultado del aumento de la demanda mundial de alimento (Troell *et al.*, 2014; FAO, 2020). En un planeta como el nuestro, donde los océanos cubren el 70% de su superficie, el punto de mira para Naciones Unidas está puesto precisamente en el mar, como única salida emergente al acuciante problema del hambre mundial. Algunos expertos aseveran que «si cultiváramos solo el 2% del océano, podríamos aportar las proteínas suficientes para alimentar a una población de 12.000 millones de personas». Serían precisamente las algas marinas las principales especies objeto de cultivo, al ser ricas en proteínas, vitaminas, zinc y hierro, y bajas en carbohidratos y grasas, siendo prácticamente, los únicos organismos capaces de biosintetizar y garantizar el aporte dietario de ácidos grasos esenciales, particularmente, los **ácidos grasos poliinsaturados de cadena larga omega-3** o **n-3 LC-PUFA** (del inglés, *long chain polyunsaturated fatty acids*) (FAO, 2020). El cultivo de algas, junto con el de moluscos bivalvos, es considerado a su vez, el más sostenible desde el punto de vista medioambiental (Costello *et al.*, 2020; Golden *et al.*, 2021).

El consumo anual de productos de origen marino se ha incrementado en los últimos años, estimándose en 20,5 kg per cápita el consumo mundial de pescado en el año 2017 (FAO, 2020). El pescado y el marisco constituyen una fuente de alimentación más saludable que los productos cárnicos de origen terrestre, suponiendo en 2017, la tercera fuente de proteína consumida por el ser humano tras los cereales y la leche, y representando el 17,1% del aporte total de proteína animal, superior al de la carne de ave, cerdo o bovino, o los huevos de gallina (Tacon *et al.*, 2020). Los alimentos de animales acuáticos tienen un mayor contenido de proteínas altamente digestibles que contienen aminoácidos esenciales, y también un contenido generalmente más alto de minerales (incluyendo calcio, magnesio, hierro, cobre, zinc, yodo, selenio y cromo trivalente) y vitaminas (A, D, E, B12, ácido fólico, colina, y

coenzima Q10) que los productos cárnicos terrestres. También tienen el mayor contenido de ácidos grasos omega-3 LC-PUFA y el menor de ácidos grasos omega-6, que se pueda encontrar en cualquier alimento (Tacon *et al.*, 2020). La reducción de la ingesta de omega-6 a favor de los omega-3, o dirigir nuestra ingesta hacia un balance omega-6/omega-3 no superior a 4, es una de las recomendaciones de la organización mundial de la salud, ante la actual ingesta excesiva de ácidos grasos omega-6 proveniente de semillas y aceites de soja y cereales, panes, pastas, ganadería terrestre, etc. (Zárate *et al.,* 2017). De hecho, el consumo de alimentos acuáticos, que incluye plantas acuáticas y peces, crustáceos, moluscos cefalópodos y bivalvos, y otros invertebrados acuáticos como insectos, erizos o pepinos de mar, ha demostrado ser beneficioso para la salud humana (Riediger *et al.*, 2009; Tocher *et al.*, 2019; Tacon *et al.*, 2020; Golden *et al.*, 2021). Entre estos beneficios, merece la pena destacar la reducción del riesgo y la incidencia de padecer enfermedades cardiovasculares y las relacionadas con la obesidad, promoviendo al mismo tiempo la salud cerebral y ocular (Zárate *et al.*, 2017; ver https://youtu.be/0ltxZ2CB1G8**)**.

Aunque mantener los océanos con buena salud es primordial para asegurar nuestro futuro, en muchos ámbitos, la relación que mantenemos con ellos ya no resulta sostenible. De hecho, el creciente consumo de productos de origen marino ha resultado en una sobreexplotación de la mayoría de las pesquerías mundiales y en la consiguiente incapacidad para satisfacer la demanda nutricional actual a través de las industrias pesqueras (Tidwell & Allan, 2001; FAO, 2020).

El cultivo de organismos marinos y dulceacuícolas, en condiciones controladas, tanto en instalaciones en tierra como en el medio acuático, se denomina acuicultura. Una actividad, no siempre exenta de problemas de sostenibilidad ambiental, pero que es capaz, junto con la pesca, de cubrir actualmente las necesidades de productos de origen acuático de la población mundial (Hixson, 2014). De hecho, mientras la producción pesquera mundial se ha mantenido estable alrededor de 86-93 millones de toneladas anuales desde la década de 1980, excluyendo 2018, donde alcanzó el nivel más alto jamás registrado con 96,4 millones de toneladas (FAO, 2020), la acuicultura ha adquirido una importancia global esencial, creciendo exponencialmente en los últimos años (Fig. 1), superando incluso la producción mundial de pesca de captura en más de 18,3 millones de toneladas en 2017 (Tacon, 2020). Se estima que la sobreexplotación de las pesquerías, junto con la mejora de las tecnologías de producción acuícola, harán que la acuicultura siga creciendo en los próximos años (Troell *et al.*, 2014; FAO, 2020). En este sentido, la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO), considera a la acuicultura como la única actividad productiva capaz de crecer a un ritmo suficiente para erradicar el hambre a nivel mundial.

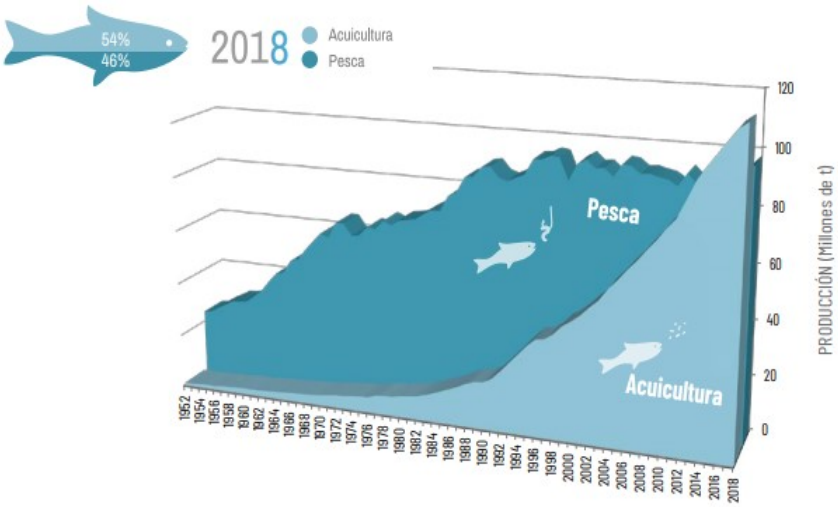


Fig. 1. Evolución de las capturas pesqueras y de la producción de acuicultura mundial en el periodo 1950-2018 (APROMAR; FAO, 2020).

Hoy en día se conoce la tecnología de cultivo de casi 600 especies diferentes, incluidas fanerógamas marinas, algas y especies animales. Entre ellas, los peces representan el principal grupo de la producción acuícola en peso vivo (47,7% de la acuicultura total), seguidos de algas (28,4%), moluscos (15,5%) y crustáceos (7,5%), mientras que el conjunto de anfibios y reptiles, e invertebrados tales como poliquetos y varios tipos de equinodermos, constituyen el resto (Tacon, 2020).

La producción de peces ha crecido a una tasa media anual del 5,7% desde el año 2000, con más de 200 especies de peces diferentes producidas en 2017, dominadas por especies de agua dulce (Tacon, 2020). A pesar de la elevada producción de unas 20 especies de plantas acuáticas, estas solo representaron el 4,7% del valor económico de la producción total. Si bien, algas marinas como *Saccharina japonica*, anteriormente conocida como *Laminaria japonica*, y el alga eucheuma (*Eucheuma y Kappaphycus*) fueron las dos principales especies acuícolas cultivadas por peso con 11,2 millones de toneladas cosechadas en 2017 (Tacon *et al.*, 2020).

Sin embargo, la acuicultura conlleva una serie de impactos ambientales (Tacon *et al.*, 2010), siendo la alimentación de especies carnívoras, especialmente relevante en la producción acuícola europea, uno de los factores más importantes que afectan la sostenibilidad de esta actividad

(Hixson, 2014; Ghamkhar & Hicks, 2020). La alimentación de las especies acuáticas carnívoras criadas en cautiverio se ha basado durante muchos años en **harinas de pescado** (HP) y **aceites de pescado** (AP), en un intento de cubrir sus necesidades nutricionales en condiciones similares a las de la naturaleza. Estos ingredientes dietarios se obtienen mayormente de poblaciones de pequeños peces pelágicos recolectados en el medio silvestre, cuyas poblaciones están hoy en día sobreexplotadas (FAO, 2020). Así, la relación «fish in/fish out (FIFO)», que refleja la cantidad de pescado salvaje utilizado en la fabricación del alimento necesario para producir un kilogramo de pescado para consumo, se creó para establecer la dependencia específica de la acuicultura, de la pesca de captura salvaje (Tacon *et al.*, 2022). Cuanto menor es el índice FIFO, más sostenible o «ecológicamente amigable» es la producción de una especie (Naylor *et al.*, 2000; Tacon & Metian, 2008). El índice FIFO ha ido disminuyendo en los últimos años al incrementar el conocimiento de las necesidades nutricionales específicas para cada especie cultivada, y la mejora de la eficiencia de los ingredientes utilizados en la formulación de las dietas, reduciéndose paulatinamente para especies carnívoras desde valores de 4-5:1 durante la década de los 90, a valores que están actualmente por debajo de 1 (Kok *et al.*, 2020).

El uso de materias primas vegetales es una de las alternativas más utilizadas hoy en día para reemplazar a los ingredientes de origen marino en la formulación de alimentos acuícolas. Así, en las últimas décadas se han realizado multitud de estudios sobre el efecto de la sustitución de HP y AP por **harinas vegetales** (HV) y **aceites vegetales** (AV), demostrando que los peces de cultivo son capaces de desarrollarse correctamente con altos niveles de reposición; hasta el 60% en algunas especies carnívoras (Izquierdo *et al.*, 2003; Pérez *et al.*, 2014; Morais *et al.*, 2015; Abbasi *et al.*, 2020; Álvarez *et al.*, 2020) o incluso el 100% en el salmón Atlántico (Bell *et al.*, 2005; Miller *et al.*, 2007). Sin embargo, los AV son ricos en ácidos grasos poliinsaturados de 18 átomos de carbonos (C18 PUFA), como el **ácido linoleico** (18:2n-6; **LA**) y el **ácido α-linolénico** (18:3n-3; ALA), pero carecen de los omega-3 LC-PUFA marinos, principalmente **ácido eicosapentanoico** (20:5n-3; **EPA**) y **ácido docosahexanoico** (22:6n-3; **DHA**) (Sargent *et al.*, 2003), que metabólicamente derivan del ALA.

El EPA y el DHA son esenciales para el desarrollo y la reproducción de los animales marinos, independientemente de su posición en la cadena trófica, y se consideran también esenciales para el correcto desarrollo del sistema nervioso del ser humano y para garantizar su buen estado de salud. Esto es así, porque la mayoría de los vertebrados marinos, igual que el ser humano, tienen muy poca capacidad para generar EPA y DHA a partir de su precursor ALA, debiendo ingerirlos a través de la dieta. Estos ácidos grasos son producidos eminentemente por las algas marinas, acumulándose a lo largo de la cadena trófica, siendo abundantes únicamente en los productos del mar

(Pérez *et al.*, 2014; Tocher, 2015). Es bien sabido que el perfil dietético de ácidos grasos afecta a la composición de ácidos grasos de los órganos y tejidos de los animales que los ingieren y, en consecuencia, la alimentación de las especies carnívoras con AV reduce la contribución esencial de omega-3 LC-PUFA a los peces, comprometiendo también parte de sus efectos beneficiosos para los consumidores (Izquierdo *et al.*, 2003; Torstensen *et al.*, 2004; Bell & Waagbø, 2008). Además, la mayoría de los AV tienen una proporción elevada omega-6/omega-3 que es poco saludable, y que también aumentaría en la carne del pescado (Naylor *et al.*, 2000). Finalmente, el uso excesivo de materias primas terrestres tampoco es considerada como la alternativa más sostenible en la alimentación acuícola, ya que la deforestación, y el consumo de agua y energía son factores a tener en cuenta con la intensificación de la agricultura (Tacon *et al.*, 2022).

La búsqueda de nuevas alternativas sostenibles y saludables en la alimentación acuícola es, por lo tanto, esencial para la acuicultura. En este contexto, el cultivo de especies de peces de bajo nivel trófico, u otros organismos con alta capacidad para biosintetizar omega-3 LC-PUFA de forma endógena, a partir de su precursor de 18 carbonos, ALA (18:3n-3) abundante en ciertos AV como la linaza, la chía o el echium, son valiosas estrategias sostenibles para el sector (Díaz-López *et al.*, 2010; Garrido *et al.*, 2019a; Galindo *et al.*, 2021; Marrero *et al.*, 2021, 2022). La inclusión de productos procedentes de insectos, o de micro y macroalgas ricas en omega-3 PUFA (ver https://macbioblue.com/), también se ha propuesto muy recientemente como posible alternativa novedosa a las fuentes marinas tradicionales (Sprague *et al.*, 2016; Byreddy *et al.*, 2019; Tocher *et al.*, 2019; FAO, 2020) y merece una mayor exploración. Son precisamente estos últimos ámbitos, objetivos destacados del esfuerzo investigador reciente de nuestro grupo NUTRAHLIPIDS.

En definitiva, el desarrollo potencial y la aceptación social de las actividades relacionadas con el uso y explotación de los mares, y en particular de la acuicultura, dependerán de la sostenibilidad de sus acciones. En este sentido, resulta prioritario establecer formulaciones dietéticas sostenibles para la alimentación de especies carnívoras, y la implementación de prácticas respetuosas con el medio ambiente que eviten la destrucción o contaminación del hábitat marino (Naylor *et al.*, 2000; Hixson, 2014; Ghamkhar & Hicks, 2020), a la vez que garanticen la producción de un alimento nutricionalmente adecuado y seguro.

El Crecimiento Azul es una estrategia europea a largo plazo de apoyo al crecimiento sostenible de los sectores marino y marítimo, que reconoce la importancia de los mares y océanos como motores de la economía por su gran potencial para la innovación y el crecimiento. Además de la pesca extractiva, existen una serie de ámbitos prioritarios en investigación y desarrollo, tales como la energía azul, el turismo marítimo, costero y de crucero, los recursos

minerales marinos, la biotecnología azul y muy particularmente, la acuicultura. En este sentido, dentro de los estados miembros de la Unión Europea (UE), los principales productores acuícolas en 2017 fueron España (21%), Francia (15%), Reino Unido (14%), Italia (14%) y Grecia (10%), que proporcionaron alrededor de tres cuartas partes del volumen de la producción acuícola de la Unión. En cambio, en términos de valor de la producción, Reino Unido fue el principal productor (21%), seguido por Francia (16%), España (13%), Grecia (12%) e Italia (11%). Los moluscos bivalvos (mejillón, ostra y almeja) predominan en España, Francia e Italia. En Reino Unido se produce principalmente salmón, mientras que en Grecia se produce sobre todo lubina y dorada, que son también las especies de peces más producidas en España. No obstante, la producción acuícola de la UE se ha mantenido relativamente estancada en los últimos años, por lo que el 8 de abril de 2009, la Comisión publicó una Comunicación [COM(2009)162] en materia de acuicultura, con el fin de determinar y abordar las causas de este estancamiento de la producción acuícola de la UE. Esta comunicación se tituló «Construir un futuro sostenible para la acuicultura – Nuevo impulso a la Estrategia para el desarrollo sostenible de la acuicultura europea». Su objetivo, el aumento de su producción y del empleo, así como la ejecución de las siguientes medidas:

A. Fomentar la competitividad de la producción acuícola de la Unión Europea mediante:

- el impulso de la investigación y el desarrollo tecnológico;
- el fomento de la ordenación del territorio de la acuicultura para intentar solventar el problema de competencia en términos de espacio;
- el apoyo al sector para satisfacer las demandas del mercado, y
- el fomento del desarrollo de la acuicultura en su dimensión internacional.

B. Sentar las bases para un crecimiento sostenible de la acuicultura mediante:

- medidas que velen por la compatibilidad entre la acuicultura y el medio ambiente;
- la configuración de un sector de cría de diversos animales acuáticos de alto nivel, y
- medidas que garanticen la protección sanitaria de los consumidores y reconozcan las ventajas para la salud de los alimentos de origen acuático.

C. Mejorar la imagen y la gobernanza del sector mediante:

- una mejor aplicación de la legislación de la Unión;
- la reducción de la carga administrativa;

- una verdadera participación de los grupos interesados y una información adecuada al público, y
- medidas que velen por el correcto seguimiento del sector de la acuicultura.

En 2016 se creó el Consejo Consultivo de Acuicultura, un órgano formado por representantes de la industria y otras organizaciones relevantes interesadas, y que asesora en materia de acuicultura a las instituciones europeas y a los países miembros. El 12 de mayo de 2021, la Comisión publicó sus nuevas directrices estratégicas para una acuicultura más sostenible y competitiva de la UE [COM(2021)236], en las que se ofrece una visión enfocada a un mayor desarrollo del sector, de modo que contribuya tanto al Pacto Verde Europeo, como a la recuperación económica tras la pandemia de COVID-19. También se da respuesta a los llamamientos de la Estrategia «De la Granja a la Mesa», para acelerar la transición hacia un sistema alimentario sostenible en la Unión y reconocer el potencial de la acuicultura sostenible para proporcionar alimentos y piensos con una huella de carbono baja.

En las directrices estratégicas se determinan trece ámbitos en los que se debe seguir trabajando para garantizar la sostenibilidad, la competitividad y la resiliencia de la acuicultura de la Unión, apoyando la investigación y la innovación en aspectos clave, desde su interacción con el medio ambiente, hasta la reproducción y la crianza tanto de especies consolidadas como de nuevas especies, pasando por la salud y la nutrición de los peces de piscicultura.

Todas estas directrices fueron precisamente abordadas durante el desarrollo del proyecto DIVERSIFY (7FP-KBBE-2013-GA 602131; «*Exploring the biological and socio-economic potential of new/emerging candidate fish species for expansion of the European aquaculture industry*», ver http://www.diversifyfish.eu/). Un proyecto coordinado por el Dr. Constantynos Mylonas (HCMR, Creta, Grecia), financiado con 11,8 millones de euros y una duración de 5 años (2013-2018), y que contó con la participación de 38 socios de 12 países, incluyendo PYMES. Un proyecto para la diversificación de la industria acuícola de peces, donde la ULL participó en la investigación de las 6 especies objeto de estudio (perca, corvina, medregal, cherne, fletán y mújol), y en todos los paquetes de trabajo (reproducción, nutrición, salud y bienestar, desarrollo larvario y engorde, y aspectos socioeconómicos, incluyendo la comercialización) y que hasta el momento ha generado para los investigadores de la ULL, 12 publicaciones científicas, 15 comunicaciones a congresos, 2 estancias de investigación en Noruega y Dinamarca de los autores de este artículo, además de visitas invitadas de investigadores del consorcio a la ULL, y que continúan colaborando con nuestro grupo de investigación NUTRAHLIPIDS.

En esta contribución, analizaremos de forma resumida, las principales aportaciones científicas de nuestro grupo, dirigidas a garantizar el desarrollo, bienestar y salud de peces y otros organismos de cultivo en distintas etapas de su desarrollo, bajo un abordaje fundamentalmente basado en la importancia de su nutrición en general, y de la nutrición y el metabolismo lipídico en particular. Reseñaremos aspectos fisiológicos fundamentales que se ven comprometidos por los omega-3 LC-PUFA, no solo en los organismos acuáticos, sino en la ganadería terrestre y en la calidad nutricional de sus producciones, así como sus implicaciones en nuestra propia salud y bienestar.

Los océanos absorben el exceso de calor del calentamiento global. De este modo, aunque han protegido al planeta frente al calor extremo, sus ecosistemas han sufrido cambios ecológicos y fisiológicos importantes (Duarte *et al.*, 2022). En este sentido, las grasas, o lípidos (si utilizamos una terminología más científica), y más concretamente los ácidos grasos omega-3 LC-PUFA, son elementos esenciales que se modifican de forma radical como respuesta adaptativa a estas variaciones ambientales. De hecho, el incremento de temperatura, se traduce en una necesidad de disminuir la fluidez y permeabilidad de las membranas biológicas de los tejidos y órganos para garantizar su funcionalidad, y ello implica, a su vez, una menor producción de omega-3 LC-PUFA por parte de las algas y, por ende, su menor presencia en toda la cadena trófica marina, comprometiendo procesos fisiológicos tan esenciales como la reproducción, el desarrollo embrionario y el crecimiento de los organismos, y finalmente, nuestra propia ingesta de estos ácidos grasos (Colombo *et al.*, 2020). Ello ha provocado, que en los últimos años haya ido adquiriendo cada vez más peso en las investigaciones de nuestro grupo y en nuestras colaboraciones, el uso de los lípidos como biomarcadores útiles en la cadena trófica marina en relación con el cambio climático, la contaminación, o el estrés generado por la presión antrópica. Un mundo fascinante que nos reafirma en la convicción de lo mucho que queda aún por hacer en ciencia y lo mucho que puede hacer la ciencia por preservar los ecosistemas y el bienestar de la población.

Importancia y metabolismo de los omega-3 LC-PUFA en la ganadería acuícola y terrestre

Consideraciones generales

Las funciones fisiológicas de los lípidos se han centrado tradicionalmente en varios aspectos fundamentales como son el almacenamiento y producción de energía, la formación de membranas celulares, fuente de ácidos grasos esenciales, transportadores de ciertos nutrientes (lipoproteínas), y precursores de hormonas esteroideas con

funciones fisiológicamente esenciales. Sin embargo, más recientemente se ha demostrado que los lípidos juegan también un importante papel como reguladores de la expresión génica y mediadores de multitud de procesos, incluyendo la resolución de la inflamación y la neuroprotección, actividades absolutamente desconocidas para estos nutrientes, décadas atrás.

Todos los vertebrados, incluyendo los humanos, tienen unos requerimientos dietarios mínimos de ciertos **ácidos grasos poliinsaturados** (**PUFA**) que no pueden sintetizar endógenamente. Así, ante una marcada deficiencia dietaria de estos ácidos grasos, el animal deja de crecer, desarrolla diversas patologías y, como consecuencia, puede sobrevenir la muerte. Es por ello que, estos ácidos grasos, que incluyen miembros de las familias n-6 (omega-6) y n-3 (omega-3), son **ácidos grasos esenciales** (**AGE**).

En términos generales, los AGE para los vertebrados son el ácido linoleico (LA) o 18:2n-6, y el ácido α-linolénico (ALA) o 18:3n-3, ambos de origen vegetal y, que son ingeridos a través de la dieta. No obstante, las formas biológicamente activas de estos AGE, y las que van a estar presentes en elevadas cantidades en estructuras vitales de todos los tejidos animales, o las que van a regular multitud de procesos a través de sus derivados eicosanoides y docosanoides, son sus homólogos respectivos de cadena larga (20 y 22 átomos de carbono) y altamente insaturados (LC-PUFA), y más concretamente, el **ácido araquidónico** (**ARA**) o 20:4n-6 entre los n-6, y el EPA (20:5n-3) y el DHA (22:6n-3), entre los n-3. Algunos vertebrados, como la mayoría de los peces marinos, el gato y otros felinos, y muchos otros mamíferos de hábitos más carnívoros, incluyendo la especie humana, no pueden convertir, o lo hacen de manera muy limitada, los PUFA C18 en sus homólogos C20 y C22 LC-PUFA. Para estas especies, son precisamente ARA, EPA y DHA, los AGE, que deben ser incorporados ya preformados a través de la dieta. Y aunque en el resto de las especies son considerados como estrictamente esenciales los PUFA C18, los LC-PUFA ARA, EPA y DHA son más efectivos desde el punto de vista nutricional y fisiológico.

Otra particularidad a destacar es que los peces y otros organismos marinos, tienen un requerimiento muy superior de AGE n-3 que de n-6 (Sargent *et al.*, 2003), que parece venir marcado por la necesidad de aumentar el grado de insaturación, y mantener así la fluidez y permeabilidad de sus membranas ante las bajas temperaturas y la elevada salinidad del ambiente en que habitan, mientras que, en general, el requerimiento de n-6 en los mamíferos terrestres es superior al de n-3 (Burdge & Calder, 2005).

Como se señaló anteriormente, además de constituir la fuente esencial de energía, los lípidos de la dieta son necesarios como fuente de ácidos grasos para la síntesis de nuevos lípidos celulares generados para el crecimiento y la reproducción. En nutrición lipídica de peces, cefalópodos y crustáceos de interés acuícola, se trata principalmente de aportar los niveles de AGE necesarios para cubrir los requerimientos de la especie y conseguir un buen

estado de salud, crecimiento y desarrollo de los ejemplares. No obstante, estos requerimientos difieren entre especies marinas y dulceacuícolas, y varían sustancialmente a lo largo del ciclo de vida y en función del estado fisiológico del organismo. Además, existen importantes inhibiciones competitivas entre los n-6 y los n-3 PUFA, en términos de reacciones de elongación y desaturación de los ácidos grasos C18 para obtener los C20 y C22 LC-PUFA fisiológicamente esenciales, así como para la producción de sus eicosanoides y docosanoides derivados. Todo ello indica que definir los requerimientos de AGE de una especie determinada, implica no sólo determinar los requerimientos absolutos de los PUFA, sino también, el balance óptimo entre ambas series de ácidos grasos (Rodríguez *et al.*, 2009), y multitud de otros aspectos que prolongan en el tiempo la investigación asociada hasta la producción exitosa en cautividad de una nueva especie.

El principal esfuerzo investigador de nuestro grupo, originalmente denominado «Grupo de Nutrición en Acuicultura», fundado a finales de los 80 y dirigido por el ya jubilado Catedrático de Zoología de la ULL, D. Antonio Lorenzo Hernández, se centró precisamente en el estudio de los requerimientos de ácidos grasos n-3 LC-PUFA y sus efectos fisiológicos en el desarrollo de las fases larvarias, juveniles y reproductivas de diversas especies de peces de interés acuícola como la dorada (*Sparus aurata*), la chopa (*Spondyliosoma cantharus*), el sargo (*Diplodus sargo*), el bocinegro (*Pagrus pagrus*), y, más recientemente, el medregal (*Seriola dumerili*). Como veremos, en los últimos años, se ha realizado también un importante esfuerzo investigador para establecer la importancia de la adecuada nutrición lipídica de las fases larvarias de especies de cefalópodos como el pulpo común (*Octopus vulgaris*) y la sepia (*Sepia officinalis*), o de crustáceos como la langosta europea (*Homarus gammarus*).

Gran parte de estos trabajos fueron realizados en colaboración con investigadores del Instituto Español de Oceanografía (IEO-CSIC) de Canarias (ver AQUAFISMAR https://aquafis.webs.ull.es/Integrantes.htm), además de contar con la participación creciente de otros grupos nacionales (IATS-CSIC, IRTA y diversas universidades españolas), e internacionales (Universidad de Stirling, Universidad de Algarve, Universidad Técnica de Dinamarca, Instituto de Biología Marina de Creta, entre otros).

La Tesis Doctoral titulada «Estudio de los requerimientos de ácidos grasos esenciales de la dorada europea (*Sparus aurata* L.), durante las dos primeras semanas de alimentación», desarrollada por uno de nosotros (CR), es continuación de una línea de investigación pionera en Japón, y que la Dra. María Soledad Izquierdo López, actualmente Catedrática de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, inició a su regreso a la ULL en 1988, tras un doctorado desarrollado en este ámbito, en la dorada japonesa (*Pagrus major*). Sin duda, esta tesis doctoral sobre nutrición lipídica de larvas de dorada europea, y dirigida por ambos catedráticos, fue la semilla que ha dado lugar

a lo largo de estos más de 30 años de investigación, a tantos y tan diversos frutos: más de 100 artículos científicos, 40 proyectos de investigación financiados, 20 tesis doctorales, más de 200 participaciones en congresos, multitud de contratos de investigación y transferencia a empresas, colaboraciones nacionales e internacionales, etc. Actualmente, el grupo de investigación se denomina «Fisiología de los lípidos y sus derivados en la nutrición animal y humana» (ver NUTRAHLIPIDS https://portalciencia.ull.es/grupos/6273/detalle).

Estudios sobre requerimientos nutricionales de lípidos y ácidos grasos esenciales, y su importancia fisiológica

Uno de los métodos más directos utilizados para evaluar los requerimientos lipídicos de una especie, consiste en realizar ensayos de alimentación en los que se contrastan los resultados de ingesta, crecimiento, supervivencia, digestibilidad, características organolépticas, calidad nutritiva, etc., de la especie en estudio, alimentada por un periodo determinado, con dietas experimentales de contenido variable de grasa (dietas de alta, media o baja energía; elaboradas con grasa de origen marino o vegetal o con grasa de diferente estructura química), o de composición determinada en ácidos grasos esenciales concretos (n-3 LC-PUFA) o incluso, con relaciones dietarias específicas de estos ácidos grasos (EPA/DHA/ARA, n-3/n-6, etc.). Ello permite obtener una información básica y relevante sobre lo que debe contener o no una dieta y los niveles óptimos de cada nutriente, buscando el equilibrio adecuado para garantizar, al mismo tiempo, la correcta nutrición y bienestar de la especie objeto de estudio, su calidad nutricional y organoléptica, y el compromiso de sostenibilidad. Este tipo de estudios resulta particularmente útil, para afinar o ajustar las dietas de engorde de especies consolidadas, o bien para tantear dietas de especies afines, de cara a diversificar el sector (Ibeas *et al.*, 1996, 1997; Rodríguez *et al.*, 1996, 1997, 1998a,b, 2004; Almansa *et al.*, 1999, 2001).

No obstante, para abordar el estudio de las necesidades lipídicas de una especie totalmente nueva para la industria acuícola, o para asegurar la buena nutrición de las especies de cultivo en aquellas etapas en las que fisiológicamente tienen lugar cambios importantes como son, la reproducción y el desarrollo larvario, o los cambios de salinidad y temperatura ambiental en especies migratorias de carácter anádromo o catádromo, como salmónidos y anguilas, respectivamente, es aconsejable añadir a la información obtenida en este tipo de ensayos, la que se desprende de otros estudios más complejos, aplicando técnicas complementarias tales como el marcaje y seguimiento metabólico de nutrientes *in vitro* e *in vivo*, estudios de expresión génica, etc.

La comparación de los perfiles lipídicos de los tejidos de ejemplares capturados del medio natural y de ejemplares sometidos a condiciones de cultivo, aporta también información muy útil. Por un lado, se obtiene el perfil de ácidos grasos de las especies salvajes, que es reflejo de su dieta natural y, que por lo tanto, se asume como óptimo (Sargent *et al.*, 1999). Por otro lado, de las diferencias observadas entre individuos salvajes y cultivados, es posible identificar las posibles carencias de la dieta comercial o experimental para, en su caso, corregir su formulación (Cejas *et al.*, 2003, 2004a,b; Rodríguez *et al.*, 2004; Pérez *et al.*, 2007).

Además, analizando la evolución de la composición lipídica corporal (contenidos de lípidos y perfiles de clases lipídicas y ácidos grasos) de machos y hembras en estado salvaje a lo largo del ciclo reproductor y, en particular, de aquellos tejidos y órganos más directamente implicados en la formación de las gónadas (músculo e hígado, tejido adiposo y grasa perivisceral), se obtiene también información relevante sobre las variaciones de los requerimientos lipídicos por sexo y estado reproductivo (Rodríguez *et al.*, 2004; Pérez *et al.*, 2007; Rodríguez-Barreto *et al.*, 2012, 2017; Zupa *et al.*, 2017; Pousis *et al.*, 2019).

Del mismo modo, a partir de individuos salvajes es posible realizar el análisis lipídico de las gónadas maduras, y de la calidad y perfil lipídico de los huevos recién emitidos y de las larvas resultantes, en distintos momentos del desarrollo embrionario, obteniéndose información muy valiosa sobre los requerimientos de la especie y más concretamente, durante sus primeras etapas del desarrollo en las que la nutrición adquiere particular relevancia (Cejas *et al.*, 2003, 2004a; Rodríguez-Barreto *et al.*, 2014; Zupa *et al*., 2017; Pousis *et al*., 2019).

Finalmente, de los contenidos estomacales de individuos salvajes es posible también deducir si se trata de una especie herbívora, carnívora u omnívora, las preferencias dietarias o incluso las proporciones adecuadas de los distintos nutrientes incluyendo los lípidos (Divanach *et al.*, 1993; Abellán *et al.*, 1994; Andaloro & Pipitone, 1997; Pepe *et al.*, 1998; Iverson et *al.*, 2004; Heissenberger *et al.*, 2010). Estudios más recientes muestran que el análisis de isotopos estables en los contenidos estomacales y en los propios tejidos aporta una información complementaria relevante sobre la composición de la dieta natural, muy útil en el diseño de dietas experimentales y en estudios de ecología trófica (Beltrán *et al.*, 2005; Twining *et al.*, 2020).

Hoy en día, los estudios de metabolismo *in vivo* e *in vitro* (tejidos, órganos y células, aislados e incubados en medios de cultivo adecuados), resultan más complejos de abordar, pero aportan información muy relevante y más controlada, sobre aspectos concretos de la nutrición y fisiología. Este es el caso de estudios sobre la capacidad de digestión, absorción y deposición de una determinada fuente lipídica y, más concretamente, los estudios de

seguimiento metabólico de ácidos grasos radiactivos que permiten analizar la capacidad de la especie para obtener energía a través de la beta-oxidación preferente de uno u otro ácido graso, o para esterificar un determinado ácido graso en una estructura de membrana de un órgano específico, o bien, producir n-3 y n-6 LC-PUFA a partir de sus precursores metabólicos de 18 carbonos. En este sentido, se sabe que una dieta carente de n-3 LC PUFA puede ayudar a modular al alza la actividad elongasa/desaturasa en aquellas especies que presentan cierta capacidad de síntesis, en un intento de compensar esa deficiencia dietaria.

Estas técnicas facilitan el estudio del metabolismo de los n-3 y n-6 LC-PUFA y la selección de especies con mayor capacidad de síntesis de EPA y DHA y, por lo tanto, con menor índice FIFO en su alimentación (Buzzi *et al.*, 1996, 1997; Rodríguez *et al.*, 1997, 2002; Díaz-López *et al.*, 2010; Garrido *et al.*, 2020; Galindo *et al.*, 2021; Marrero *et al.*, 2021, 2022). Este tipo de estudios de sustitución total o parcial de aceites de pescado por aceites vegetales carentes de EPA, DHA y ARA son muy utilizados para analizar los cambios de la expresión génica de enzimas desaturasas y elongasas, y de otras enzimas implicadas en el metabolismo de los lípidos, y establecer la idoneidad de una u otra fuente vegetal de cara a disminuir el índice FIFO, y mejorar la sostenibilidad del cultivo de la especie en cuestión (Tocher *et al.*, 1991, 1997; Mourente *et al.*, 2005; Almaida-Pagán *et al.*, 2007; Díaz-López *et al.*, 2009, 2010; Fountoulaki *et al.*, 2009; Garrido *et al.*, 2020; Reis *et al.*, 2020; Marrero *et al.*, 2021, 2022).

Estos aspectos, adquieren particular relevancia hoy en día a la hora de analizar las repercusiones que la sustitución parcial de aceites de pescado por aceites vegetales tiene, no solo en la sostenibilidad ambiental, sino en el estado de salud y desarrollo de los ejemplares, y en la calidad nutritiva del producto final. La aplicación de estos estudios metabólicos, ante cambios de salinidad, temperatura y pH, adquieren particular relevancia en el escenario actual de calentamiento global, tanto para especies de interés acuícola, como en estudios de conservación de la biodiversidad, ya que se trata de parámetros ambientales capaces también de modular el metabolismo lipídico y la síntesis de n-3 LC-PUFA, con consecuencias fisiológicamente importantes en los productores primarios y en el desarrollo larvario, el crecimiento y la reproducción de las especies en su medio natural (Duarte, 2014; Harwood, 2019; Bi *et al.*, 2020; Colombo *et al.*, 2020; Kabeya *et al.*, 2020).

Desarrollo larvario de organismos marinos

Como se señaló en la sección anterior, nuestras primeras investigaciones se centraron en las larvas del pez de cultivo dorada europea (*Sparus aurata*) y permitieron demostrar que, de cara a garantizar su correcto desarrollo, éstas no solo necesitan cantidades muy específicas de n-3 LC-PUFA durante sus

dos primeras semanas de alimentación, sino que entre ellos, el DHA (22:6n-3) es más importante que el EPA (20:5n-3). Esta diferencia es debida probablemente a la importancia que el DHA tiene como componente de los lípidos de membrana (fosfolípidos) de tejidos tan esenciales para la capacidad cognitiva, visual y depredadora, como son el cerebro y la retina, o para la fisiología de órganos como el hígado, las branquias o el sistema digestivo, que se encuentran en plena formación durante estos primeros días de vida. Se trata de investigaciones que a través de una experimentación acorde a la normativa vigente de bienestar animal, han permitido establecer paralelismos esenciales en cuanto a la nutrición de otras especies de cultivo, y otros vertebrados incluyendo el ser humano. Así, hoy sabemos que es necesario suplementar la dieta materna con n-3 LC-PUFA, particularmente DHA, durante el tercer trimestre de gestación y la lactancia, para garantizar el correcto desarrollo del sistema nervioso central de bebé, y su capacidad cognitiva y visual (Campoy *et al.*, 2010; Sherry *et al.*, 2015; Koletzko, 2016).

Los resultados óptimos de crecimiento y supervivencia larvaria de la dorada, se obtuvieron alimentando a las larvas con la presa viva denominada rotífero (*Brachionus plicatilis*), que había sido previamente enriquecida con aceites de origen marino, capaces de aportar de 1,5 a 2% de n-3 LC-PUFA en peso seco de rotífero, y una relación EPA/DHA de 1/1,5 (Fig. 2). A partir de esta y otras investigaciones relacionadas, y realizadas en paralelo por otros investigadores, comenzaron a fabricarse enriquecedores comerciales de presas vivas más ricos en DHA, que han mejorado la supervivencia y el desarrollo larvario de especies de peces marinos mantenidos en cautividad, incluyendo su capacidad depredadora, y su pigmentación, y permitiendo disminuir así los costes de producción larvaria (Rodríguez, 1994; Rodríguez *et al.*, 1994, 1996, 1997, 1998a).

De manera más reciente, y mediante el uso de otras técnicas más vanguardistas mencionadas anteriormente, nuestro grupo ha podido estudiar aspectos esenciales de la fisiología larvaria, y realizar un mapeo lipídico y el seguimiento metabólico de ácidos grasos y otros compuestos marcados (fosfolípidos, triglicéridos, etc.), en fases larvarias de otras especies de peces de interés acuícola como la perca (*Sander lucioperca*) (Lund *et al.*, 2019; Reis *et al.*, 2020), el fletán negro (*Hyppoglossus hypoglossus*) (Reis *et al.*, 2021a), o la anguila europea, en serio peligro de extinción (*Anguilla anguilla*) (Lund *et al.*, 2021). También de cefalópodos como el pulpo común (*Octopus vulgaris*) (Garrido *et al.*, 2016, 2017a,b, 2018, 2019b; Reis *et al.*, 2014, 2015, 2016a, 2019, 2021b) y la sepia (*Sepia officinalis*) (Reis *et al.*, 2016a,b); crustáceos como la langosta europea (*Homarus gammarus*) (Gonçalves *et al.*, 2022), el cangrejo moro (*Grapsus adscensionis*) (Reis *et al.*, 2017), el misidáceo *Gastrosaccus roscoffensis* (Escánez *et al.*, 2012), o la artemia (*Artemia salina*) (Reis *et al.*, 2017, 2019); o incluso, el rotífero (*Brachionus plicatilis*) (Pérez *et al.*, 2022), presas vivas estas dos últimas, aportadas en la

alimentación larvaria de la mayoría de las especies acuícolas de origen marino.

https://iats.csic.es/reloj-las-larvas-dorada

Fig. 2. Rotífero *Brachionus plicatilis* con dos huevos (arriba). Larva de dorada *Sparus aurata* (abajo).

Con estas investigaciones, ha sido posible establecer no solo la esencialidad de ciertos ácidos grasos en la fisiología larvaria de una u otra especie, sino el efecto de la dieta en función de la forma en que se suministran esos lípidos dietarios, o de su perfil de ácidos grasos, analizando aspectos como su digestibilidad, absorción e incorporación en los distintos tejidos, o la capacidad para biosintetizar LC-PUFA a partir de los precursores dietarios, según la propia genética de la especie.

También se ha podido determinar la influencia de factores ambientales como la temperatura y la salinidad, capaces de modificar los requerimientos lipídicos y el metabolismo de los ácidos grasos en las especies de estudio. Todo ello, ha contribuido de manera sustancial al desarrollo de dietas específicas adaptadas a las necesidades nutricionales de cada especie,

disminuyendo la alta mortalidad larvaria y favoreciendo una acuicultura más sostenible. Se trata además, de técnicas aplicadas cada vez con mayor frecuencia en estudios de ecología trófica e impacto del cambio climático, necesarios en investigación dirigida a la conservación de la biodiversidad marina.

En particular, las altas mortalidades observadas durante el cultivo de las fases larvarias de organismos marinos de cultivo, incluyendo las paralarvas del pulpo común *Octopus vulgaris,* han sido asociadas con un desequilibrio nutricional de LC-PUFA, que juegan un papel crítico en estas especies. Por ello, con el fin de determinar la capacidad de las larvas de *O. vulgaris*, para incorporar y metabolizar ácidos grasos insaturados *in vivo*, éstas fueron incubadas con ácidos grasos marcados con carbono 14 [1-^{14}C] añadidos directamente al agua de cultivo, en un diseño novedoso ideado por los autores del presente trabajo, y que dio lugar a varias publicaciones (Reis *et al.*, 2014, 2016a, 2019, 2020, 2021a), permitiendo confirmar la relevancia, especialmente del DHA y de los fosfolípidos, en las paralarvas de esta especie. No obstante, la presa viva más habitual para alimentar en condiciones de cultivo las paralarvas del pulpo común, es el metanauplius o fase larvaria de la artemia (Fig. 3), un organismo que con su propio metabolismo parece modificar la composición de los enriquecedores lipídicos, dificultando la apropiada nutrición de las paralarvas de este cefalópodo.

El objetivo del novedoso trabajo de Reis *et al.* (2019), fue confirmar esta sospecha y demostrar cómo el propio metabolismo endógeno de los metanauplius dificulta la disponibilidad real de ácidos grasos esenciales para el desarrollo de *Octopus vulgaris*. Con este fin, incubamos las artemias con los ácidos grasos marcados en un diseño similar al anteriormente expuesto, alimentando después las larvas de pulpo con estas artemias marcadas radiactivamente. El seguimiento metabólico de los ácidos grasos marcados tanto en la artemia como en las paralarvas, mostró que la artemia transforma los fosfolípidos en triglicéridos, lo que unido a su demostrada capacidad de retroconvertir DHA en EPA hace que sea una presa inadecuada para vehiculizar DHA o fosfolípidos ricos en DHA a las paralarvas del pulpo común. Investigaciones posteriores, han permitido avanzar en la búsqueda de una presa viva más natural en su vida salvaje y adecuada a la nutrición de las primeras fases del desarrollo del pulpo, de cara a poder cerrar con éxito su ciclo en cautividad, y la comercialización efectiva de esta especie.

Finalmente, el estudio de la ontogenia del sistema digestivo de larvas de especies de peces de alto interés para la diversificación acuícola como la corvina (*Argyrosomus regius*) (Campoverde *et al.*, 2017) o el medregal (*Seriola dumerili*) (Pérez *et al.*, 2020), bajo abordajes histológicos y enzimáticos, son también logros recientes de nuestro grupo NUTRAHLI-PIDS en el marco del proyecto europeo DIVERSIFY. En este sentido, se

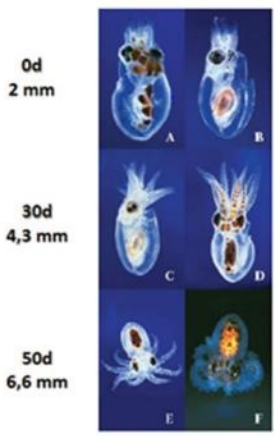


Fig. 3. Aspecto de las distintas fases de desarrollo de la Artemia (sexta imagen por la izquierda, metanuplius de Artemia (bioartemia.com) (arriba). Paralarvas del pulpo común, hasta su asentamiento bentónico. LM; Longitud del Manto (Villanueva & Norman, 2018) (abajo).

trabajó en cuellos de botella identificados por productores del sector, tales como la necesidad de mejorar la supervivencia larvaria y de establecer protocolos de «destete temprano», capaces de reducir el tiempo de dependencia de presas vivas como el rotífero y la artemia en su alimentación larvaria, adelantando así la introducción de microdietas artificiales para reducir los costes de producción. En el estudio realizado en la corvina y liderado por el IRTA, se llevaron a cabo experimentos con larvas de 2 a 35 días tras la eclosión, usando diferentes estrategias de destete, la reducción de la intensidad de la luz, o una mayor frecuencia de distribución de alimentos, para aumentar la tasa de supervivencia. El estudio demostró que el destete de las larvas de corvina se puede realizar desde los 12 días tras la eclosión, siempre y cuando se controle el comportamiento de canibalismo, y se realice

una co-alimentación de presas vivas y dieta artificial de al menos 5 días antes del destete completo a dieta artificial (Campoverde *et al.*, 2017).

Por su parte, el estudio en larvas del medregal, liderado por el HCMR de Creta, ha sido el primero en describir las características morfoanatómicas y el desarrollo funcional del sistema digestivo y de las defensas antioxidantes de esta especie, bajo diferentes metodologías de crianza. Combinando datos histológicos y bioquímicos, pudimos demostrar que las larvas de *Seriola dumerili* poseen un sistema digestivo funcional desde el inicio de la alimentación exógena, cuando ya han consumido el saco vitelínico y abren la boca, independientemente de la tecnología de crianza considerada. Si bien, la morfogénesis del estómago y de los ciegos pilóricos se vio afectada por el protocolo de crianza, apareciendo antes en peces procedentes de cultivo semi-intensivo en comparación con los criados en condiciones intensivas. Las larvas criadas en el sistema intensivo experimentaron además un mayor estrés oxidativo, que puede atribuirse a las condiciones de crianza más estables y favorables de la tecnología semi-intensiva (Pérez *et al.*, 2020).

Nutrición lipídica de reproductores de peces

Como se señaló anteriormente, los peces, como todos los demás vertebrados estudiados hasta ahora, requieren LC-PUFA de la serie n-3 y n-6 para garantizar su buen crecimiento y desarrollo, y el éxito reproductivo (Sargent *et al.*, 1997). Estos ácidos grasos dietarios, particularmente DHA, EPA y ARA, influyen en los patrones de desarrollo gonadal y en la calidad del huevo en cuanto a niveles y perfiles lipídicos, que afectan, a su vez, a su fecundidad y eclosión, y a la supervivencia de las larvas (Rodríguez *et al.*, 1994, 1997, 1998a,b; Almansa *et al.*, 1999; Izquierdo *et al.*, 2001; Yanes-Roca *et al.*, 2009). En los últimos años, se ha demostrado también que los lípidos de la dieta influyen directamente en el desempeño reproductivo, afectando a la calidad del esperma, principalmente su producción total, motilidad y capacidad de fertilización, y duración de la espermiación, todo ello relacionado, a su vez, con la presencia de determinados fosfolípidos y cantidades elevadas de DHA y ARA en las estructuras del espermatozoide (Bell *et al.*, 1996; Asturiano *et al.*, 1999, 2001). Un curioso paralelismo con investigaciones recientes que relacionan también los desbalances lipídicos con disfunciones reproductivas en humanos (Roy *et al.*, 2001; Hishikawa *et al.*, 2017; Shan *et al.*, 2021). Existe una fuerte evidencia de que los LC-PUFA, particularmente EPA y ARA, a través de sus metabolitos eicosanoides tales como las prostaglandinas, están involucrados también en la esteroidogénesis y maduración de los ovocitos en los vertebrados (Murdoch *et al.*, 1993; Sorbera *et al.*, 1998).

Muchas especies de peces tienden a reducir su consumo de alimentos durante la maduración sexual (Jobling, 1995; Saether *et al.*, 1996; Jobling *et*

al., 1998), por lo que las etapas finales del crecimiento gonadal dependen de la movilización y reasignación de reservas endógenas, que formarán parte de los gametos y del huevo para nutrir al embrión durante su desarrollo y a la propia larva, hasta la apertura de la boca y la alimentación exógena. De manera similar, las reservas endógenas deben movilizarse para su uso como sustrato metabólico para la obtención de energía durante esta fase reproductiva.

En peces que se alimentan durante todo el año, como la dorada y otros espáridos como el sargo, la chopa o el bocinegro, se desconocía en qué medida los lípidos dietarios se transferían y depositaban directamente en las gónadas, o si eran utilizados como fuente de energía. Nuestros estudios mostraron que la composición lipídica corporal varía significativamente entre mediados de marzo y finales de junio, con una importante transferencia de lípidos corporales, presumiblemente en apoyo al esfuerzo reproductivo, siendo más evidente desde el músculo que desde el hígado (Rodríguez *et al.*, 1998b, 2004; Cejas *et al.*, 2003; Pérez *et al.*, 2007; Martín *et al.*, 2009). Más concretamente, en el caso del sargo blanco, los resultados también mostraron una mayor movilización de los lípidos musculares en los machos que en las hembras (79% *vs* 47%), denotando que el almacenamiento progresivo de lípidos durante el periodo de postpuesta, y su movilización posterior durante la prepuesta y postpuesta, pueden estar asociados con el comportamiento reproductivo, teniendo los machos un papel más activo que las hembras en algunas especies (Pérez *et al.*, 2007).

Otros estudios de nuestro grupo, pretendían establecer si la inducción de deficiencias de n-3 LC-PUFA en la dieta de las hembras de la dorada durante 20 semanas previas a la puesta, afectaba al perfil lipídico del músculo, hígado, gónada y huevos, así como a la calidad de las puestas. Así, la deficiencia inducida se vio claramente reflejada en los tejidos y órganos analizados y, en particular, en los lípidos neutros de los huevos de las hembras deficientes. La cantidad de huevos emitidos por estas hembras, así como su porcentaje de fertilidad y eclosión fueron significativamente inferiores (Martín *et al.*, 2009).

El medregal (*Seriola dumerili*), es un pez teleósteo de rápido crecimiento, que alcanza gran tamaño y presenta excelente calidad de carne, y cuya domesticación representa un ambicioso desafío para la acuicultura (Fig. 4). Pese a las buenas expectativas para su cultivo, los problemas encontrados en la reproducción de esta especie hacían que su producción se limitase al engorde de ejemplares capturados del medio natural. La reproducción es un proceso hormono-dependiente extremadamente complejo en el que intervienen y actúan como moduladores numerosos factores tanto intrínsecos (genéticos) como ambientales (temperatura, fotoperiodo, estrés, nutrición, etc.). En este sentido, varios de los proyectos de investigación desarrollados por el grupo NUTRAHLIPIDS, postularon que los problemas

de reproducción encontrados en ejemplares nacidos en cautividad (F1), podrían estar asociados a factores tales como una malnutrición lipídica de los reproductores, al efecto de la selección sobre la composición genética del stock, y a otros factores inherentes a las condiciones de cultivo, todos ellos elementos que por sí solos, o considerados conjuntamente, podrían estar impidiendo que ejemplares cultivados de esta especie se reprodujeran exitosamente. Aunque existen numerosos trabajos que ponen de manifiesto la influencia de los ácidos grasos de la dieta de los reproductores sobre la composición en ácidos grasos de tejidos y huevos, y su influencia sobre el proceso reproductivo, no se había llevado a cabo aún estudios similares en *S. dumerili*.

Fig. 4. Ejemplar de dorada, *Sparus aurata* (Wikipedia) (arriba). Ejemplar de medregal *Seriola dumerili* (mis peces.com) (abajo).

Por ello, nuestros estudios en medregal, se han centrado en aportar información relevante para la nutrición y cultivo de ejemplares reproductores

(Rodríguez-Barreto *et al.*, 2012, 2014, 2017; Zupa *et al.*, 2017; Pousis *et al.*, 2019). Comparando el desarrollo reproductivo de individuos silvestres del Mar Mediterráneo o criados en cautividad, durante tres fases diferentes del ciclo reproductivo: gametogénesis temprana (finales de abril-principios de mayo), gametogénesis avanzada (finales de mayo-principios de junio) y desove (finales de junio-julio), pudo observarse que durante el periodo avanzado, cuando los ejemplares silvestres ya estaban en condiciones de desove, los ovarios de los reproductores criados en cautividad mostraban una extensa atresia de ovocitos vitelogénicos tardíos y la actividad espermatogénica había cesado en los testículos de la mitad de los machos examinados. Durante el período de desove, todos los peces criados en cautividad tenían las gónadas en recesión, mientras que los silvestres todavía mostraban actividad reproductiva (Zupa *et al.*, 2017; Pousis *et al.*, 2019). Este estudio subraya la necesidad de una mejora en la tecnología de cría de esta especie, que debe incluir un manejo mínimo de los ejemplares durante la reproducción de cara a minimizar su estrés, y la formulación de una dieta específica capaz de compensar las disminuciones gonadales registradas tanto de fosfolípidos, como de DHA y ARA, en comparación con los reproductores silvestres.

Metabolismo lipídico en respuesta a cambios de composición dietaria, temperatura y salinidad, y en especies de bajo nivel trófico

El epitelio del tracto digestivo, junto con el epitelio branquial está activamente implicado en los procesos de osmorregulación e ionorregulación, especialmente importantes en peces marinos, al permitir el mantenimiento del equilibrio hidrosalino y contribuir, por tanto, a mantener la homeostasis del animal en un medio salino. Varios estudios han revelado que muchos peces son capaces de adaptar sus procesos de transporte intestinal y la actividad de las proteínas de intercambio de iones a nivel de membranas, denominadas ATPasas, tanto del intestino como de las branquias, en respuesta a cambios de la salinidad del ambiente en el que viven (Lahlou, 1983; Khériji *et al.*, 2003; Ollivier *et al.*, 2006; Saravanan *et al.*, 2018).

Todos los nutrientes, el agua y los iones necesarios para el animal, tienen obligatoriamente que atravesar la barrera epitelial del intestino. Por otro lado, las branquias de los peces constituyen, no sólo una superficie de intercambio de iones para la osmorregulación, sino que es el principal órgano responsable de las funciones respiratorias. En el caso de los teleósteos marinos, las branquias adquieren un papel más relevante aún debido a la elevada salinidad del medio en el que habitan, en comparación a la salinidad de sus fluidos corporales. Por ello, estos peces deben beber agua salada para reemplazar el

volumen de agua perdido osmóticamente a través de la superficie corporal y branquial, y el exceso de sal que ha sido ingerido con el agua bebida, debe eliminarse posteriormente de la sangre por transporte activo de sodio (Na^+), cloro (Cl^-) y una parte de potasio (K^+), a través de las branquias.

Para ello, el epitelio branquial de teleósteos marinos, a diferencia de los dulceacuícolas, posee células especializadas denominadas células de cloruro, que intervienen en el transporte de esa sal (NaCl) de la sangre al medio exterior (Jobling, 1995; Bond, 1996). Existen evidencias de que el funcionamiento adecuado de todos estos transportadores de membrana depende del grado de integridad de la membrana plasmática, lo que a su vez depende de la presencia de altas cantidades de LC-PUFA en sus fosfolípidos.

Así por ejemplo, en experimentos realizados en rodaballo, *Scophthalmus maximus*, alimentado con dietas deficientes en ácidos grasos poliinsaturados, se han encontrado daños considerables en las branquias, debidos probablemente, a que las alteraciones en las cantidades de dichos ácidos grasos esenciales afectan a la biosíntesis de fosfolípidos presentes en las membranas de las células de cloruro, lo que con toda certeza afecta, tanto a las funciones respiratorias como a las osmorreguladoras (Bell *et al.*, 1985). Estudios realizados en nuestro laboratorio mostraron además que, en la dorada, existe una clara homología en el perfil de clases lipídicas y de ácidos grasos entre los epitelios intestinal y branquial (Dópido, 2006), lo que apoyaría a su vez, la importancia de la composición lipídica en las funciones osmorreguladoras que comparten ambos epitelios. De ahí que, entre los componentes de la dieta, los lípidos jueguen un importante papel en la nutrición de los peces, no sólo como reserva energética sino también como fuente de ácidos grasos esenciales y otras moléculas lipídicas, incluyendo el colesterol, para la formación y funcionamiento de las membranas celulares de tejidos y órganos, y como moléculas de señalización celular.

Como ya se ha mencionado, la esencialidad de los lípidos está asociada, en buena parte, con el control del grado de fluidez de las membranas celulares en respuesta a cambios de temperatura y salinidad ambiental, lo cual afectaría directamente a la funcionalidad de las proteínas de membrana. Así, además de los efectos directos de la temperatura sobre el grado de fluidez y la composición lipídica de las membranas, las proporciones de los fosfolípidos y el perfil de sus ácidos grasos parece jugar un papel determinante también en la adaptación de los peces a condiciones de salinidad cambiante. Leray y colaboradores (1984) comprobaron que, en la trucha, la transferencia desde agua dulce a agua salada provoca un incremento considerable de la concentración de DHA en los fosfolípidos de vesículas apicales de las células intestinales. Igualmente, estudios realizados en nuestro laboratorio mostraron diferencias significativas en las propiedades bioquímicas de la Na^+-K^+-ATPasa en los distintos segmentos intestinales de la dorada, sugiriendo un posible papel modulador de los n-3 LC-PUFA (especialmente DHA) en las

propiedades termodinámicas de esta enzima (Almansa *et al.*, 2003). En este caso, dicha actividad enzimática estaría modulada por los elementos lipídicos de la membrana celular (Dópido, 2006). En definitiva, el contenido lipídico de las membranas celulares de los tejidos de animales sometidos a cambios importantes de salinidad, está sujeto a variaciones en su composición relacionados con los procesos de aclimatación a estos factores ambientales.

Estudios de nuestro grupo de investigación han mostrado también que los peces utilizan diferentes mecanismos para el control homeoviscoso de las membranas de los epitelios osmorreguladores, pudiendo alterar el grado de instauración de los ácidos grasos de sus membranas mediante la modificación de la actividad de enzimas esterasas, o elongasas/desaturasas, cambiando directamente la composición de sus fosfolípidos o modificando la relación colesterol/fosfolípidos, en respuesta a cambios de la composición dietaria, o de factores ambientales (Almansa *et al.*, 2003; Fonseca-Madrigal *et al.*, 2012; Díaz-López *et al.*, 2010; Marrero *et al.*, 2021, 2022).

Se sabe que los perfiles lipídicos de los tejidos estudiados tradicionalmente en los peces dependen, en general, de la composición de ácidos grasos de las dietas y de la capacidad metabólica del animal para elongar, desaturar u oxidar estos ácidos grasos (Rodríguez *et al.*, 1997, 1998b, 2002; Mourente *et al.*, 2005; Fonseca-Madrigal *et al.*, 2006; Jaya-Ram *et al.*, 2008). Estos y otros estudios han revelado que cuando los ejemplares son alimentados con dietas carentes de ácidos grasos esenciales (DHA, EPA y ARA), durante el tiempo necesario para que el animal agote las reservas acumuladas en los mismos, sus tejidos y en particular los fosfolípidos de sus membranas, acaban reflejando esa misma deficiencia en la composición de sus perfiles de ácidos grasos, intentando compensar estas carencias mediante la activación de sus enzimas desaturasas (Rodríguez *et al.*, 1997, 2002; Caballero *et al.*, 2002, 2003). Si la especie en cuestión, no posee la maquinaria enzimática para compensar la deficiencia, sufrirá fallos funcionales irreversibles en sus órganos y tejidos.

Teniendo en cuenta estas consideraciones, en nuestros estudios en dorada resultó evidente la trascendencia de la modificación de la fuente y perfil de ácidos grasos de la dieta, sobre la composición lipídica de estos epitelios osmorreguladores, en relación con su capacidad de adaptación a los cambios de temperatura y salinidad del medio (Pérez, 2011). Así, se determinaron también los parámetros termodinámicos de activación de la Na^+-K^+-ATPasa, y su relación con el contenido de clases lipídicas y ácidos grasos de los fosfolípidos, para los epitelios branquial e intestinal de doradas de cultivo alimentadas con una dieta control y una dieta deficiente en n-3 LC-PUFA, EPA y DHA. El estudio del epitelio intestinal se realizó en enterocitos aislados tanto de los ciegos pilóricos, como del intestino anterior y posterior (Dópido, 2006). La inducción de esta deficiencia dietaria de n-3 LC-PUFA alteró drásticamente la composición de los lípidos de la membrana en los

enterocitos, siendo los cambios más dramáticos, el aumento de ácido oleico (18:1n-9) y la reducción de n-3 LC-PUFA (principalmente DHA). Los efectos observados son consistentes con las implicaciones físicas descritas para los lípidos de membrana que específicamente rodean esta enzima, así como con sus interacciones directas con la actividad de esta bomba Na^+-K^+-ATPasa, particularmente relevante en el epitelio intestinal. El trabajo muestra la trascendencia de ajustar de manera adecuada para cada especie, las sustituciones que se realizan en sus dietas de los aceites de origen marino por fuentes de origen vegetal, no solo de cara a garantizar el valor nutricional del producto final, sino el buen estado de salud y el bienestar de los ejemplares mantenidos en cautividad (Díaz-López *et al.*, 2009).

La medida en que los aceites de pescado (AP) pueden ser reemplazados por aceites vegetales (AV) en las dietas para peces dependerá entonces, de sus requerimientos de LC-PUFA esenciales, especialmente DHA, EPA y ARA, que varían sustancialmente entre especies, y según la etapa de desarrollo y el estado fisiológico de los ejemplares. En consecuencia, una estrategia complementaria para impulsar la sostenibilidad de la acuicultura consiste en cultivar especies de peces con baja dependencia del aporte dietario de n-3 LC-PUFA de origen marino y alta capacidad para utilizar AV tanto para satisfacer sus demandas fisiológicas de LC-PUFA a través de su producción endógena (biosíntesis), como para garantizar un alto valor nutricional (es decir, que sea rico en n-3 LC-PUFA) para los consumidores.

Como se señaló anteriormente, tradicionalmente, los océanos son la principal fuente de omega-3 LC-PUFA gracias a que las algas y los microorganismos acuáticos tienen el repertorio enzimático necesario para su síntesis *de novo* (Singh & Ward, 1996; Tonon *et al.*, 2002; Pereira *et al.*, 2003; Khozin-Goldberg *et al.*, 2011; Remize *et al.*, 2021), y para transferir este EPA y DHA a niveles tróficos más altos, incluidos los peces y, en última instancia, al ser humano (Bell & Tocher, 2009; Tocher, 2009; Kabeya *et al.*, 2018). De hecho, la relación entre el alto contenido de DHA en las cadenas alimenticias de los océanos y el inicio del consumo de pescado se ha discutido como un paso crucial en la evolución del cerebro en los homínidos (Crawford *et al.*, 1999; Joordens *et al.*, 2014). Por lo tanto, si bien la sustitución de AP por AV en los alimentos acuícolas es una alternativa viable para la sostenibilidad de la acuicultura intensiva, reduce sustancialmente el suministro EPA y DHA en el producto final de aquellas especies que no pueden compensar metabólicamente esta deficiencia dietaria. Precisamente, la capacidad de las especies para biosintetizar LC-PUFA está determinada genéticamente por el repertorio y la función de enzimas clave, pero puede ser modulada, como hemos ido perfilando, por la dieta y las condiciones ambientales si se seleccionan especies adecuadas para realizar esta compensación.

Nuestros últimos trabajos en este sentido, se han centrado en el lenguado senegalés, *Solea senegalensis*, que aun siendo marino y carnívoro, presenta elevada actividad Δ4 desaturasa que es la enzima esencial en la biosíntesis directa de DHA a partir de EPA, y cuya expresión génica responde además a la modulación dietética. Sin embargo, el efecto combinado de la modulación de la dieta y la salinidad en la biosíntesis de LC-PUFA de esta especie estaba aún sin explorar. El objetivo de estos estudios recientes ha sido, por tanto, evaluar la capacidad del lenguado para biosintetizar LC-PUFA cuando se alimenta con diferentes fuentes de lípidos dietéticos (AP *vs* AV) bajo diferentes salinidades ambientales (35 ppt *vs* 20 ppt). Nuestros resultados muestran que esta especie puede compensar la reducción en su dieta de LC-PUFA incluso con una sustitución del 75% de AP por AV. Además, la combinación de dieta AV y salinidad de 20 ppt mejoró aún más la presencia de n-3 LC-PUFA en su carne. La transformación de [1-^{14}C] ALA (18:3n-3) radiomarcado en EPA en hepatocitos y enterocitos aislados, confirmó también otras actividades biosintéticas (elongasas y desaturasas) a partir de sus precursores C18 PUFA de origen vegetal (Marrero *et al.*, 2021).

A la luz de estas consideraciones, es evidente que nuestro grupo ha mostrado un interés creciente por comprender la capacidad de las distintas especies de peces de bajo nivel trófico y, por lo tanto, de cultivo más sostenible, para biosintetizar EPA, DHA y ARA, a partir de sus precursores C18 PUFA disponibles en la dieta (Garrido *et al.*, 2019a, 2020; Galindo *et al.*, 2021). En este sentido, las carpas son las especies de peces más cultivadas en el mundo y su condición herbívora las hace bastante atractivas desde el punto de vista de la sostenibilidad de su alimentación, por presentar un índice FIFO prácticamente nulo. Sin embargo, la comprensión de la capacidad biosintética de n-3 LC-PUFA de la carpa herbívora (*Ctenopharyngodon idella*) era tan limitada, que se ha convertido en uno de los objetivos recientes de nuestro grupo de investigación.

Para abordar esta brecha de conocimiento, nuestro último estudio realizado en colaboración con el Instituto de Acuicultura de Torre de la Sal (IATS-CSIC), tuvo como objetivo caracterizar molecular y funcionalmente tres genes (*fads2*, *elovl5* y *elovl2*) con supuestas funciones en la biosíntesis de LC-PUFA. Mediante la utilización de un sistema basado en levaduras *in vitro*, encontramos que la carpa herbívora posee un amplio repertorio de actividades desaturasa (Δ8, Δ6 y Δ5), con la capacidad de para desaturar no solo los precursores C18 PUFA (ALA y LA), sino otro precursor de cadena larga (24:5n-3) que es un intermediario clave para obtener DHA por la ruta más larga y habitual en vertebrados, conocida como ruta de «Sprecher». Además, la especie presenta importantes actividades elongasa Elovl5 y Elovl2, de manera que, colectivamente, la clonación molecular y la caracterización funcional de estos genes, demostraron que la carpa herbívora tiene todas las actividades enzimáticas requeridas para obtener ARA desde

LA, y EPA y DHA desde ALA, lo que implica que mediante la modulación dietaria y ambiental adecuadas, es posible conseguir una carne que aporte n-3 LC-PUFA en una especie ampliamente consumida en países más deprimidos económicamente, bajo costes de producción poco elevados y condiciones de cultivo ambientalmente sostenibles (Marrero *et al.*, 2022).

Uso de micro y macroalgas como alternativa a las harinas y aceites de pescado, o como suplementos en la alimentación acuícola

Además de la ya mencionada insostenibilidad ambiental del uso masivo de ingredientes marinos, su disponibilidad fluctuante, el aumento sostenido de su precio y el incremento de la producción acuícola mundial, han impulsado la búsqueda urgente de alternativas más sostenibles (Galindo *et al.*, 2021). Aunque el uso de AV de plantas terrestres sigue siendo una de las alternativas más comunes a los AP en la formulación comercial de alimentos acuícolas, reducen la contribución de AGE n-3 LC-PUFA a la carne de pescado (Pérez *et al.*, 2014). Además, las fuentes de proteína derivadas de plantas de cultivo tienen menor digestibilidad y escaso suministro de algunos aminoácidos esenciales (Norambuena *et al.*, 2015). En este contexto, la mayor demanda global de productos bioactivos de origen natural ha impulsado también la búsqueda de nuevos ingredientes dietéticos capaces de preservar o mejorar la calidad nutricional de los peces de cultivo para el consumidor humano (Norambuena *et al.*, 2015). En este sentido, las algas se han propuesto como fuentes alternativas adecuadas de lípidos y proteínas para los peces de cultivo, debido a su alta calidad nutricional y composición equilibrada, altas tasas de producción y disponibilidad potencial (Güroy *et al.*, 2007; Harwood & Guschina, 2009; Norambuena *et al.*, 2015).

La inclusión de micro y macroalgas en alimentos acuícolas, se ha estudiado recientemente en especies de peces tanto dulceacuícolas como marinas. Así, la inclusión de pequeñas cantidades de algas en la dieta (2,5-10%) producen efectos positivos en el crecimiento, la eficiencia alimenticia, el metabolismo de los lípidos, la composición corporal, la respuesta al estrés, la función hepática y la resistencia a enfermedades, en las especies de peces estudiadas hasta ahora (Güroy *et al.*, 2007; Norambuena *et al.*, 2015). Sin embargo, una alta inclusión de algas (>10%) conduce a un crecimiento deficiente y reduce la eficiencia alimenticia en la dorada, *Sparus aurata* (Wassef *et al.*, 2005) y la tilapia del Nilo, *Oreochromis niloticus* (Azaza *et al.*, 2008). Este detrimento en el crecimiento se ha atribuido a la presencia de antinutrientes, incluyendo saponinas, taninos, ácido fítico e inhibidores de la proteasa y la amilasa digestivas, que están presentes en los tejidos vegetativos de las plantas terrestres, y cuya presencia también se ha reportado en las algas (Azaza *et al.*, 2008; Norambuena *et al.*, 2015).

Los varamientos de macroalgas que se desprenden regularmente de los lechos de algas marinas y luego se acumulan en las costas juegan un papel clave en los ecosistemas de playa, evitando la erosión costera y actuando como fuente de materia orgánica y sustrato para varios invertebrados (Portillo, 2008). Sin embargo, los bañistas a menudo interpretan esta biomasa natural aglomerante como un indicador de la mala calidad de la playa, y que compromete la estética de la misma, además de causar un olor desagradable en su descomposición. Por lo tanto, las acumulaciones de algas en zonas de baño, generalmente se eliminan y se vierten en los vertederos locales, lo que aumenta la presión sobre el manejo y la gestión de los restos de playa, además de sus costes asociados (Mossbauer *et al.*, 2012). En el marco colaborativo del proyecto MACBIOBLUE (https://macbioblue.com/), se ha evaluado nuevos usos (alimentación humana y animal, obtención de principios bioactivos con aplicaciones farmacológicas, fertilizantes, etc.) para esta biomasa biológica (Nunes *et al.*, 2019, 2020; Zárate *et al.*, 2020; Galindo *et al.*, 2022), que puede reducir el impacto ambiental y económico vinculado al manejo de los residuos macroalgales en comparación con su simple eliminación, y cuyos resultados pueden transferirse a países como Cabo Verde, Senegal y Mauritania, que colaboran en el proyecto y en cuyas costas, los arribazones de algas y fanerógamas marinas, alcanzan un volumen considerable.

En el marco de este proyecto, nuestro grupo abordó recientemente tanto el uso de productos de microalgas de cultivo con potencial interés para la región de la Macaronesia, como de restos de macroalgas de arribazón de las costas de Canarias, con vistas a la alimentación acuícola.

En estos estudios se ensayaron nuevos formatos de las microalgas *Isochrysis galbana* y *Navicula salinicola*, producidos por el Instituto Tecnológico de Canarias (ITC), en el enriquecimiento de rotíferos y artemia, estudiando su composición después del enriquecimiento, así como la capacidad potencial de las microalgas para paliar el estrés oxidativo generado en estos protocolos de enriquecimiento habitual de las presas vivas para la alimentación y cría larvaria de especies marinas. Nuestros resultados sugieren que *I. galbana* es mejor que *N. salinicola* para alimentar presas vivas. En particular, el secado por aspersión fue el mejor formato para mejorar el contenido de n-3 LC-PUFA y la retención de fosfolípidos, debido a una mayor disponibilidad de nutrientes esenciales bajo este formato. La adición de una emulsión de lípidos durante un breve período de enriquecimiento, junto con la *I. galbana* atomizada, mostró los mejores resultados en cuanto a composición lipídica y protección del estado oxidativo (Galindo, 2022).

Otro de estos estudios recientes ha evaluado el uso de suplementos de macroalgas macaronésicas de arribazón, como complemento dietario de especies de interés acuícola, desde una perspectiva ecofisiológica. Así, se

estudió el efecto de la inclusión de un 7% de un arribazón multiespecífico o dos monoespecíficos (*Lobophora sp*. y *Dictyota sp*.) en las dietas de *Ctenopharyngodon idella* y *Sparus aurata*, sobre la composición lipídica corporal, estado oxidativo, enzimas digestivas y parámetros plasmáticos de los ejemplares. La inclusión en la dieta de un 7% de estas macroalgas no mostró ningún efecto negativo en el rendimiento de cultivo de juveniles de *C. idella* y *S. aurata*. Es más, el arribazón multiespecífico causó menos deposición de grasa en *C. idella* y tanto los monoespecíficos como el multiespecífico indujeron cierto efecto protector al mejorar la capacidad antioxidante del hígado en comparación con los ejemplares control (Galindo 2022; Galindo *et al.*, 2022).

Finalmente, la caracterización lipídica de todas estas algas que están regularmente presentes en los arribazones de playa de la región macaronésica, permite evaluar su uso potencial para la alimentación animal y humana, además de aportar información útil en estudios de ecología trófica y cambio climático. Estos estudios también han proporcionado evidencias de la alta variabilidad de los perfiles lipídicos de las macroalgas, incluyendo su relación n-6/n-3 y su contenido en algunos lípidos beneficiosos como los fitoesteroles, con aplicaciones farmacológicas de interés. Particularmente, *Asparagopsis taxiformis* y *Dictyota dichotoma,* pueden considerarse una buena fuente de ácidos grasos n-3 LC-PUFA, EPA+DHA, para la nutrición humana y acuícola (Galindo, 2022; Galindo *et al.*, 2022).

Aplicación de los estudios de metabolismo lipídico en ganadería terrestre. El caso del pollo

Como se señaló anteriormente, las sociedades occidentalizadas ingerimos una proporción de ácidos grasos omega-6/omega-3 excesivamente alta que ronda valores de 20/1 o incluso superiores. Dado el descrito carácter proinflamatorio de este desbalance (Zárate *et al.*, 2017), existe una importante campaña internacional de las asociaciones que velan por nuestra salud, para fomentar una mayor ingesta de ácidos grasos omega-3, principalmente de origen marino (EPA y DHA), y disminuir la ingesta de omega-6, principalmente LA (18:2n-6) y su derivado ARA (20:4n-6), hasta alcanzar valores máximos recomendables de 4/1 (Simopoulos, 2006, 2008, 2016; Zárate *et al.*, 2017). Como sabemos el LA está presente en elevadas cantidades en todas las semillas de oleaginosas, especialmente en los aceites de soja, girasol y maíz, y todas sus harinas y productos derivados, incluyendo los productos de panadería, cereales y pastas. Estas semillas y sus aceites constituyen, a su vez, la base de la formulación dietaria de toda la ganadería terrestre (vacuna, caprina, ovina, porcina, aviar, etc.) y que, por lo tanto, acumula también este ácido graso en su carne. Estos animales herbívoros, no solo acumulan LA a través de su ingesta directa, sino que son capaces de

transformarlo en su derivado ARA, cuyo exceso dietario se ha relacionado con la mayor incidencia de enfermedades que cursan con inflamación, neurodegenerativas y cardiovasculares que afectan a la sociedad occidental (Simopoulos, 2006, 2008; Zárate *et al.*, 2017; Burns *et al.*, 2018; Zhou *et al.*, 2021). La sustitución parcial de ingredientes marinos por ingredientes vegetales de origen terrestre en acuicultura, comentada con anterioridad, aunque es más sostenible ambientalmente, contribuye precisamente a disminuir las fuentes dietarias naturales de EPA y DHA, y a agravar esta situación, de ahí la transcendencia de la investigación ya expuesta, centrada en el uso de algas marinas o la búsqueda de especies acuícolas capaces de autoproducir EPA y DHA a partir de su precursor ALA (18:3n-3).

Precisamente, según la bibliografía, los mamíferos, especialmente los herbívoros, pero también las aves, presentarían la dotación genética necesaria, y la maquinaria enzimática asociada, lo suficientemente activa, para la conversión efectiva del ALA a EPA y DHA (Castro *et al.*, 2016). De hecho, esta maquinaría, es exactamente la misma que la necesaria para transformar LA a ARA. En el marco del proyecto GANAECHIUM y en colaboraciones previas con el Instituto Canario de Investigaciones Agrarias (ICIA), nuestro grupo ha podido demostrar que tres variedades diferentes de pollo son capaces de producir EPA y DHA, postulando que, si en su dieta se equilibra la relación LA/ALA, disminuyendo el primero y aumentando el segundo, es posible incrementar el contenido de EPA y DHA y disminuir el de ARA en la carne aviar y los huevos que consumimos (Pérez *et al.*, 2021).

La investigación, que aún sigue en marcha, tiene como objetivo obtener una mayor comprensión del metabolismo de los ácidos grasos y su modulación dietaria en la ganadería terrestre, como fuente potencial de omega-3 LC-PUFA en sus producciones (huevos, carne, leche), y ensayar variedades canarias de plantas ricas en ácidos grasos omega-3 y otros ácidos grasos de interés farmacológico (estearidónico y gamma linolénico), como son las de los géneros *Echium* y *Buglossoides*, como ingredientes dietarios de interés para su explotación. Se ha trabajado hasta el momento con distintas razas de pollo de doble propósito, adaptadas a los sistemas de cultivo al aire libre. Así, una vez más, nuestro diseño experimental incubando células hepáticas e intestinales aisladas con ácidos grasos marcados, ha arrojado resultados de valiosa aplicación, validando el método por primera vez en ganadería aviar, si bien será ensayado en breve también en células aisladas (células hepáticas, intestinales y de glándula mamaria) de razas de cabra canaria y en el conejo.

El presente enfoque metabólico demuestra no solo que los pollos poseen el conjunto de enzimas necesarias para elongar y desaturar los precursores C18 para producir LC-PUFA ARA, EPA y DHA, y que esta maquinaria enzimática es muy activa, sino que es necesario determinar una relación dietética equilibrada 18:2n-6/18:3n-3 capaz de inducir la mayor síntesis de

posible EPA y DHA, disminuyendo la producción endógena de ARA y la acumulación de LA, para mejorar el valor nutricional de huevos y carne de pollo y de las producciones de otra ganadería terrestre (Fig. 5).

Fig. 5. Ejemplar de gallina campera canaria (Wikipedia) (arriba). Ejemplares de razas de cabra canaria (Wikipedia) (abajo).

Aplicación de los estudios de lipidómica y metabolismo lipídico animal en la salud y nutrición humana

Una de nuestras primeras contribuciones en el ámbito de la biomedicina fue una revisión que ha tenido bastante aceptación y que analiza la «Importancia de los ácidos grasos poliinsaturados de cadena larga en la salud humana» (Zárate *et al*., 2017).

Se trata de la producción más citada de nuestro grupo a pesar de su reciente publicación en una revista internacional, revisada por pares y de

acceso abierto, cuyo objetivo es promover la comunicación entre la ciencia básica y la clínica. Ello, nos ha permitido trasladar la esencia del conocimiento científico adquirido en una carrera basada en la investigación sobre el metabolismo y la fisiología de los ácidos grasos polinsaturados omega-3 de cadena larga (n-3 LC-PUFA), en una exhaustiva revisión científica que recoge de manera asequible y útil el conocimiento biomédico reciente sobre la importancia en la nutrición y la salud humana de estos ácidos grasos EPA y DHA, revisando sus principales fuentes dietarias y sus recomendaciones de ingesta a través de alimentos de origen marino o suplementos farmacológicos. El estudio revisa las relaciones entre las principales enfermedades que ocurren hoy en día en el mundo occidental y la ingesta de LC-PUFAs. Más específicamente esta revisión se centra en relacionar los niveles y fuentes dietéticas de omega-3 LC-PUFAs y el equilibrio dietario omega-6/omega-3, con la incidencia de una amplia gama de trastornos que cursan con inflamación, incluyendo las enfermedades autoinmunes. Este examen sugiere que las recomendaciones actuales de consumo y/o suplementación de omega-3 varían para grupos particulares de edad y estado fisiológico, y necesitan todavía ser revisados y afinados para mejorar el bienestar y la salud humana en general (Zárate *et al*., 2017).

Otra línea de investigación de nuestro grupo, en colaboración con la pediatra Dña. Nieves Marta Díaz González, del Hospital Nuestra Señora de la Candelaria, se centra en aspectos relacionados con la nutrición lipídica materno-infantil. Se sabe que la obesidad materna puede afectar a la composición de la leche humana y que los LC-PUFA son nutrientes vitales para el desarrollo del sistema nervioso del bebé y precursores de eicosanoides y docosanoides relacionados con la obesidad (prostaglandina E2-PGE2- y leucotrieno E4-LTE4). En este sentido, uno de los artículos publicados recientemente por nuestro grupo, pretendía estudiar los perfiles lipídicos, con especial énfasis en los LC-PUFA y las concentraciones de sus derivados eicosanoides PGE2 y LTE4 (involucrados en el desarrollo de tejido adiposo), de la leche humana de madres con sobrepeso en comparación con madres con normopeso. Nuestros hallazgos apoyan la hipótesis de que el peso de la madre influye en la composición de los ácidos grasos de la leche, si bien no se encontró relación con sus niveles de PGE2 y LTE4. Los mayores contenidos de n-3 LC-PUFA, específicamente EPA y DHA, se encontraron en la leche humana de las madres con peso normal, mientras que los niveles más elevados de n-6 LC-PUFA se encontraron en la leche de las madres con sobrepeso, lo que podría sugerir alguna disimilitud en términos metabólicos entre ambos grupos de mujeres (García-Ravelo *et al*., 2018).

La formación de placas seniles a través de la agregación del péptido amiloide-b (Ab) es un sello distintivo de la enfermedad de Alzheimer (EA). Independientemente de su papel real en las alteraciones sinápticas y el deterioro cognitivo asociado a la EA, se han propuesto diferentes abordajes

terapéuticos para reducir la formación de placa. En roedores, la ingesta diaria n-3 PUFA, es necesaria para asegurar el desarrollo neural, y existe evidencia experimental y epidemiológica de que la inclusión en la dieta de n-3 LC-PUFA genera efectos positivos en varias enfermedades neurodegenerativas. De manera similar, el estradiol parece reducir la formación de placa senil en cultivos de células primarias de ratón, neuronas corticales humanas y modelos de ratón con EA, previniendo la toxicidad de Ab en líneas de células neurales. Las colaboraciones realizadas con el grupo dirigido por el catedrático de la ULL, D. Rafael Alonso Solís, que fue también impulsor y director del Instituto Universitario de Tecnologías Biomédicas de Canarias (ITB) (https://www.ull.es/institutos/instituto-tecnologias-biomedicas/), mostró que las diferencias en las proporciones dietéticas de LC-PUFA n-6/n-3, modifican la composición lipídica en la corteza cerebral de ratones hembra y los niveles de proteína precursora de amiloide en el cerebro, efectos que dependían en parte de la presencia de estradiol circulante (Herrera *et al*., 2018).

En una segunda colaboración, exploramos si esta acción potencialmente sinérgica entre la dieta y las hormonas ováricas, puede influir en la progresión de la amiloidosis en un modelo de ratón con EA. Los resultados muestran que una dieta con alto contenido de n-3 LC-PUFA, especialmente DHA (22:6n-3), reduce en mujeres la acumulación en el hipocampo de amiloide Ab1-40, pero no de Ab1-42, un efecto que fue contrarrestado por la pérdida de los ovarios y que dependía, por lo tanto, del estradiol circulante. Además, esta interacción entre la dieta, los lípidos y la función ovárica también afectó la composición del lipidoma cerebral, y la expresión de ciertas proteínas de señalización neuronal y sinápticas. Estos hallazgos proporcionan nuevos conocimientos sobre cómo las hormonas ováricas y la composición de la dieta afectan al lipidoma del cerebro y la carga amiloide. Además, sugieren fuertemente la conveniencia de diseñar estrategias dietéticas o farmacológicas para combatir enfermedades neurodegenerativas humanas y que el estado hormonal y metabólico debe tenerse en cuenta específicamente, ya que puede afectar a la respuesta terapéutica (Herrera *et al*., 2019).

El trabajo de colaboración biomédica más reciente, en relación con la EA, ha sido desarrollado bajo la dirección de los catedráticos de la ULL, Dña. Raquel Marín Cruzado y D. Mario Díaz González. Hallazgos recientes habían demostrado que los LC-PUFA están representados en microestructuras de balsas lipídicas (lipid rafts), donde favorecen las interacciones moleculares de los complejos de señalización que subyacen a la funcionalidad neuronal. Durante el envejecimiento, la composición de los lípidos cerebrales cambia, afectando la integridad de las balsas lipídicas y la señalización de proteínas, lo que puede inducir el deterioro de la memoria. En esta colaboración, investigamos el efecto del enriquecimiento dietario en n-3 LC-PUFA, sobre la función cognitiva de ratones hembra de 6 y 15 meses

de edad, explorando su impacto en las balsas lipídicas del hipocampo, y su posible correlación con la neuroinflamación inducida por el envejecimiento. Nuestros resultados demuestran que la suplementación dietaria con n-3 LC-PUFA mejora la memoria espacial y de reconocimiento y restaura la expresión de receptores de glutamato y estrógeno en las balsas de lípidos del hipocampo de ratones viejos, llevándolos a perfiles similares a los de los ratones jóvenes. La dieta estabilizó la composición lipídica de las balsas de lípidos del hipocampo de los ratones viejos, asemejándola a la de los jóvenes y redujo los marcadores neuroinflamatorios inducidos por la edad. El trabajo concluye con la propuesta de suplementar la dieta con n-3 LC-PUFA, ya que ello conduce a un rendimiento cognitivo beneficioso al «rejuvenecer» el microambiente de la balsa lipídica, que estabiliza la integridad y las interacciones de receptores de proteínas de memoria incrustados en estos microdominios de membrana (Taoro-González *et al*., 2022).

Finalmente, otra colaboración médica novedosa del grupo NUTRAHLIPIDS, se lleva a cabo actualmente con el nefrólogo del Hospital Universitario de Canarias, el Dr. Esteban Porrini, en el ámbito de la lipotoxicidad o los trastornos lipidómicos asociados a la enfermedad renal crónica. Los pacientes obesos con síndrome metabólico tienen un alto riesgo de desarrollar enfermedad renal crónica. Además, la prevalencia de la obesidad, el síndrome metabólico y la resistencia a la insulina aumentan en las mujeres después de la menopausia, al igual que el riesgo de padecer enfermedades renales crónicas. Esto parece indicar una interacción entre la obesidad, el síndrome metabólico y la menopausia en la inducción de daño renal. Sin embargo, la patogenia de la enfermedad renal en mujeres obesas posmenopáusicas es poco conocida. En este primer trabajo colaborativo, investigamos la interacción de una dieta obesogénica y la menopausia sobre la disfunción renal en ratones hembra control y obesos, ovariectomizados y no ovariectomizados. También se estudiaron ratones machos obesos y control, analizando en todos ellos, el metabolismo de la glucosa, la resistencia a la insulina y la función renal con procedimientos estándar, además de los cambios en la histología renal y el depósito de lípidos.

Los resultados mostraron que las hembras tenían un menor número de glomérulos que los machos ya al inicio del estudio. Solo las hembras obesas ovariectomizadas desarrollaron resistencia a la insulina, hiperglucemia y alteraciones renales. Daño, evidenciado como glomerulomegalia, hiperfiltración glomerular y aumento de la excreción urinaria de albúmina, a pesar de mostrar un aumento de peso similar al de las hembras obesas no ovariectomizadas. Los ratones obesos machos también desarrollaron hiperglucemia, resistencia a la insulina e hiperfiltración, pero sin cambios histológicos renales importantes. La dieta generó un mayor contenido de lípidos renales en las hembras con una dieta rica en grasas (ovariectomizadas o no ovariectomizadas), que mostraron mayor contenido de colesterol total

que los machos. A partir de este trabajo preliminar, se puede afirmar que, en el modelo de ratón ensayado, existe una clara interacción entre la obesidad, el síndrome metabólico y la menopausia en la inducción del daño renal (Rodríguez-Rodríguez *et al*., 2021).

Conclusión

A lo largo de este artículo que resume nuestra trayectoria científica, se puede concluir y deducir pues, que las técnicas y la experiencia desarrollada en estos más de 30 años sobre investigación lipídica, nos han permitido obtener resultados muy valiosos en multitud de ámbitos diferentes. Todos ellos, han ido dirigidos a mejorar el conocimiento científico disponible sobre la nutrición lipídica y, como consecuencia, su influencia en el desarrollo, la reproducción y el estado de salud de diversos grupos zoológicos, tanto en condiciones de cultivo como en su medio natural, permitiendo también realizar una investigación colaborativa importante en pro de la conservación de la biodiversidad marina y la mejora de la nutrición y la salud humana.

Para más información sobre nuestros grupos de investigación consultar para AQUAFISMAR (https://aquafis.webs.ull.es/Integrantes.htm) y para NUTRAHLIPIDS (https://portalciencia.ull.es/grupos/6273/detalle) y (https://www.youtube.com/watch?v=ShdfXB-pV6g).

Bibliografía

ABBASI, A., A. OUJIFARD, M. TORFI MOZANZADEH, H. HABIBI & M. NAFISI BAHABADI (2020). Dietary simultaneous replacement of fish meal and fish oil with blends of plant proteins and vegetable oils in yellowfin seabream (*Acanthopagrus latus*) fry: Growth, digestive enzymes, antioxidant status and skin mucosal immunity. *Aquac. Nutr.* 26: 1131-1142. https://doi.org/10.1111/anu.13070.

ABELLÁN, E., A. GARCÍA-ALCÁZAR, A. ORTEGA, S. GARCÍA-ALCÁZAR & P. MARTÍN (1994). Cultivo de nuevas especies de espáridos mediterráneos: experiencias de preengorde y engorde del sargo común (*Diplodus sargus sargus*, L. 1758) y del sargo picudo (*Diplodus puntazzo*, Cetti, 1777). Informes Técnicos I.E.O. 148: 1-11.

ALMAIDA-PAGÁN, P.F., M.D. HERNÁNDEZ, B. GARCÍA GARCÍA, J.A. MADRID, J. DE COSTA & P. MENDIOLA (2007). Effects of total replacement of fish oil by vegetable oils on n-3 and n-6 polyunsaturated fatty acid desaturation and elongation in sharpsnout seabream (*Diplodus puntazzo*) hepatocytes and enterocytes. *Aquaculture* 272(1-4): 589-598. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.08.017.

ALMANSA, E., M.J. PÉREZ, J.R. CEJAS, P. BADÍA, J.E. VILLAMANDOS & A. LORENZO (1999). Influence of broodstock gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) dietary

fatty acids on egg quality and egg fatty acid composition throughout the spawning season. *Aquaculture* 170(3-4): 323-336. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00415-3.

ALMANSA, E., J. SÁNCHEZ, S. COZZI, M. CASARIEGO, J. CEJAS & M. DÍAZ (2001). Segmental heterogeneity in the biochemical properties of the Na^+-K^+-ATPase along the intestine of the gilthead seabream (*Sparus aurata* L.). *J. Comp. Physiol. B* 171: 557-567. https://doi.org/10.1007/s003600100206.

ALMANSA, E., J.J. SÁNCHEZ, S. COZZI, C. RODRÍGUEZ & M. DÍAZ (2003). Temperature-activity relationship for the intestinal Na^+-K^+-ATPase of *Sparus aurata*. A role for the phospholipid microenvironment? *J. Comp. Physiol. B* 173: 231-237. https://doi.org/10.1007/s00360-003-0327-y.

ÁLVAREZ, A., R. FONTANILLAS, A. HERNÁNDEZ-CONTRERAS & M.D. HERNÁNDEZ (2020). Partial replacement of fish oil with vegetal oils in commercial diets: The effect on the quality of gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Anim. Feed Sci. Technol.* 265: 114504. https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2020.114504.

ANDALORO F. & C. PIPITONE (1997). Food and feeding habits of the amberjack, *Seriola dumerili* in the Central Mediterranean Sea during the spawning season. *Cah. Biol. Mar.* 38: 91-96.

ASTURIANO, J.F., L.A. SORBERA, S. ZANUY & M. CARRILLO (1999). Evidence of the influence of polyunsaturated fatty acids in vivo in the reproduction of the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). Abstracts 6th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish; Bergen, Norway. pp. 64.

ASTURIANO, J.F., L.A. SORBERA, M. CARRILLO, S. ZANUY, J. RAMOS, J.C. NAVARRO & N. BROMAGE (2001). Reproductive performance in male European sea bass (*Dicentrarchus labrax,* L.) fed two PUFA-enriched experimental diets: a comparison with males fed a wet diet. *Aquaculture* 194: 173-190. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(00)00515-9.

AZAZA M.S., F. MENSI, J. KSOURI, M.N. DHRAIEF, B. BRINI, A. ABDELMOULEH & M.M. KRAÏEM (2008). Growth of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) fed with diets containing graded levels of green algae ulva meal (*Ulva rigida*) reared in geothermal waters of southern Tunisia. *J. Appl. Ichthyol.* 24(2): 202-207. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.01017.x.

BELL, J.G. & R. WAAGBØ (2008). Safe and nutritious aquaculture produce: benefits and risks of alternative sustainable aquafeeds. *In* Holmer, M., K. Black, C.M. Duarte, N. Marbà, & I. Karakassis (Eds.): Aquaculture in the Ecosystem. Springer, Dordrech, pp. 185-225. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6810-2_6.

BELL, J.G., F. McGHEE, J.R. DICK & D.R. TOCHER (2005). Dioxin and dioxin-like polychlorinated biphenyls (PCBs) in Scottish farmed salmon (*Salmo salar*): Effects of replacement of dietary marine fish oil with vegetable oils. *Aquaculture* 243: 305-314. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.10.016.

BELL, M.V. & TOCHER, D.R. (2009). Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in aquatic ecosystems: general pathways and new directions. *In* Kainz, M., M. Brett & M. Arts (Eds.): Lipids in Aquatic Ecosystems. Springer, New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-89366-2_9.

BELL, M.V., J.R. HENDERSON, B.J.S. PIRIE, & J.R. SARGENT (1985). Effects of dietary polyunsaturated fatty acid deficiencies on mortality, growth and gill structure in the turbot, *Scophthalmus maximus*. *J. Fish. Biol.* 26(2): 181-191. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1985.tb04255.x.

BELL, M.V., J.R. DICK, M. THRUSH & J.C. NAVARRO (1996). Decreased 20:4n-6/ 20:5n-3 ratio in sperm from cultured sea bass, *Dicentrarchus labrax*, broodstock compared with wild fish. *Aquaculture* 144: 189-199. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(96)01311-7.

BELTRÁN, M., J. FERNÁNDEZ-BORRÁS, F. MÉDALE, J. PÉREZ-SÁNCHEZ, S. KAUSHIK & J. BLASCO (2009). Natural abundance of ^{15}N and ^{13}C in fish tissues and the use of stable isotopes as dietary protein tracers in rainbow trout and gilthead sea bream. *Aquacult. Nutr.* 15: 9-18.

https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2008.00563.x.

BI, R., S.M.H. ISMAR-REBITZ, U. SOMMER, H. ZHANG & M. ZHAO (2020). Ocean-related global change alters lipid biomarker production in common marine phytoplankton. *Biogeosciences* 17: 6287-6307. https://doi.org/10.5194/bg-17-6287-2020.

BOND, C.E. (1996). *Biology of Fishes*. 2nd Edition. Sounders College Publishing. Florida, EEUU. pp 750.

BURDGE, G.C. & P.C. CALDER (2005). Conversion of alpha-linolenic acid to longer-chain polyunsaturated fatty acids in human adults. *Reprod. Nutr. Dev.* 45: 581-597. https://doi.org/10.1051/rnd:2005047.

BURNS, J.L., M.T. NAKAMURA & D.W.L. MA (2018). Differentiating the biological effects of linoleic acid from arachidonic acid in health and disease. *Prostaglandins Leukot. Essent. Fatty Acids* 135: 1-4. https://doi.org/10.1016/j.plefa.2018.05.004.

BUZZI, M., R.J. HENDERSON & J.R. SARGENT (1996). The desaturation and elongation of linolenic acid and eicosapentaenoic acid hepatocytes and liver microsomes from rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed diets containing fish oil or olive oil. *Biochim. Biophys. Acta* 1299: 235-244. https://doi.org/10.1016/0005-2760(95)00211-1.

BUZZI, M., R.J. HENDERSON & J.R. SARGENT (1997). Biosynthesis of docosahexaenoic acid in trout hepatocytes proceeds via 24-carbon intermediates. *Comp. Biochem. Physiol. B* 116(2): 263-267. https://doi.org/10.1016/S0305-0491(96)00210-6.

BYREDDY, A.R., P. YOGANANTHARJAH, A. GUPTA, Y. GIBERT & M. PURI (2019). Suitability of novel algal biomass as fish feed: Accumulation and distribution of omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acid in zebrafish. *Appl. Biochem. Biotechnol.* 188: 112-123. https://doi.org/10.1007/s12010-018-2906-0.

CABALLERO, M.J., A. OBACH, G. ROSENLUND, D. MONTERO, M. GISVOLD & M.S. IZQUIERDO (2002). Impact of different dietary lipid sources on growth, lipid digestibility, tissue fatty acid composition and histology of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 214: 253-271. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00852-3.

CABALLERO, M.J., M.S. IZQUIERDO, E. KJORSVIK, D. MONTERO, J. SOCORRO, A.J. FERNÁNDEZ & G. ROSENLUND (2003). Morphological aspects of intestinal cells

from gilthead seabream (*Sparus aurata*) fed diets containing different lipid sources. *Aquaculture* 225: 325-340. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00299-0.

CAMPOVERDE, C., C. RODRÍGUEZ, J. PÉREZ, E. GISBERT & A. ESTÉVEZ (2017). Early weaning in meagre *Argyrosomus regius*: Effects on growth, survival, digestion and skeletal deformities. *Aquacult. Res.* 48: 5289-5299. https://doi.org/10.1111/are.13342.

CAMPOY C., L. CABERO, P. SANJURJO *et al*. (2010). Update of knowledge, recommendations and full consensus about the role of long chain polyunsaturated fatty acids in pregnancy, lactating period and first year of life. *Med. Clin*. 135(2): 75-82. https://doi.org/10.1016/j.medcli.2010.02.010.

CASTRO, L.F.C., D.R. TOCHER & Ó. MONROIG (2016). Long-chain polyunsaturated fatty acid biosynthesis in chordates: insights into the evolution of fads and Elovl gene repertoire. *Prog. Lipid Res.* 62: 25-40. https://doi.org/10.1016/j.plipres.2016.01.001.

CEJAS J.R., E. ALMANSA, J.E. VILLAMANDOS, P. BADÍA, A. BOLAÑOS & A. LORENZO (2003). *Lipid and fatty acid composition of ovaries from wild fish and ovaries and eggs from captive fish of white sea bream (Diplodus sargus)*. Aquaculture 216: 299-313. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00525-2.

CEJAS J.R., E. ALMANSA, S. JEREZ, A. BOLAÑOS, B. FELIPE & A. LORENZO (2004a). Changes in lipid class and fatty acid composition during development in white seabream (*Diplodus sargus*) eggs and larvae. *Comp. Biochem. Physiol. B* 139: 209-216. https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2004.07.010.

CEJAS J.R., E. ALMANSA, S. JEREZ, A. BOLAÑOS, M. SAMPER & A. LORENZO (2004b). Lipid and fatty acid composition of muscle and liver from wild and captive mature female broodstocks of white sea bream, *Diplodus sargus*. *Comp. Biochem. Physiol. B* 138: 91-102. https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2004.03.003.

COLOMBO, S.M., T.F.M. RODGERS, M.L. DIAMOND, R.P. BAZINET & M.T. ARTS (2020). Projected declines in global DHA availability for human consumption as a result of global warming. *Ambio* 49: 865-880. https://doi.org/10.1007/s13280-019-01234-6.

COSTELLO, C., L. CAO, S. GELCICH *et al.* (2020). The future of food from the sea. *Nature* 588: 95-100. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2616-y.

CRAWFORD M.A., M. BLOOM, C.L. BROADHURST, W.F. SCHMIDT, S.C. CUNNANE, C. GALLI, K. GEHBREMESKEL, F. LINSEISEN, J. LLOYD-SMITH & J. PARKINGTON (1999). Evidence for the unique function of docosahexaenoic acid during the evolution of the modern hominid brain. *Lipids* 34: 39-47. https://doi.org/10.1007/bf02562227.

DÍAZ-LÓPEZ M., M.J. PÉREZ, N.G. ACOSTA, D.R. TOCHER, S. JEREZ, A. LORENZO & C. RODRÍGUEZ (2009). Effect of dietary substitution of fish oil by Echium oil on growth, plasma parameters and body lipid composition in gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) *Aquacult. Nutr*. 15(5): 500512. https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2008.00616.x.

DÍAZ-LÓPEZ M., M.J. PÉREZ, N.G. ACOSTA, S. JEREZ, R. DORTA-GUERRA, D.R. TOCHER, A. LORENZO & C. RODRÍGUEZ (2010). Effects of dietary fish oil substitution by Echium oil on enterocyte and hepatocyte lipid metabolism of

gilthead seabream (*Sparus aurata* L.). *Comp. Biochem. Physiol. B.* 155(4): 371-379. https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2009.12.004.

DIVANACH, P., M. KENTOURI, F. CHARALAMBAKIS, F. POUGET & A. STERIOTI (1993). Comparison of growth performance of six Mediterranean fish species reared under intensive farming conditions in Crete (Greece), in raceways with the use of self feeders. *In* Barnabè, G. & P. Kestemont (Eds.). European Aquaculture Society, Special publication nº 78, Bordeaux Aquaculture 1992. Gent, Belgium, pp. 273-283.

DÓPIDO, R. (2006). Caracterización morfológica, bioquímica y fisiológica de enterocitos aislados a lo largo del tracto intestinal de la dorada (*Sparus aurata*). Efectos de la deficiencia en n-3 y n-6. Tesis Doctoral. Universidad de la Laguna.

DUARTE, B., T. REPOLHO, J.R. PAULA, I. CAÇADOR, A.R. MATOS & R. ROSA (2022). Ocean acidification alleviates Dwarf eelgrass (*Zostera noltii*) lipid landscape remodeling under warming stress. *Biology* 11(5): 780. https://doi.org/10.3390/biology11050780.

DUARTE, C.M. (2014). Global change and the future ocean: a grand challenge for marine oceans. *Front. Mar. Sci.* 1: 63. https://doi.org/10.3389/fmars.2014.00063.

ESCÁNEZ, A., R. RIERA, L. MÁRQUEZ, A. SKALLI, B.C. FELIPE, I. GARCÍA-HERRERO, D. REIS, C. RODRÍGUEZ & E. ALMANSA (2012). A general survey of the feasibility of culturing the mysid *Gastrosaccus roscoffensis* (Peracarida, Mysida): Growth, survival, predatory skills, and lipid composition. *Cienc. Mar.* 38(3): 475-490. https://doi.org/10.7773/cm.v38i3.1989.

FONSECA-MADRIGAL, J., J.G. BELL & D.R. TOCHER (2006). Nutritional and environmental regulation of the synthesis of highly unsaturated fatty acids and of fatty-acid oxidation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) enterocytes and hepatocytes. *Fish Physiol. Biochem.* 32: 317-328. https://doi.org/10.1007/s10695-006-9109-2.

FONSECA-MADRIGAL, J., D. PINEDA-DELGADO, C. MARTÍNEZ-PALACIOS, C. RODRÍGUEZ & D.R. TOCHER (2012). Effect of salinity on the biosynthesis of n-3 long-chain polyunsaturated fatty acids in silverside *Chirostoma estor*. *Fish Physiol. Biochem.* 38: 1047-1057. https://doi.org/10.1007/s10695-011-9589-6.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS, FAO (2020). *The state of world fisheries and aquaculture 2020. Sustainability in action*. Rome. 224 pp. https://doi.org/10.4060/ca9229en.

FOUNTOULAKI, E., A. VASILAKI, R. HURTADO, K. GRIGORAKIS, I. KARACOSTAS, I. NENGAS, G. RIGOS, Y. KOTZAMANIS, B. VENOU & M.N. ALEXIS (2009). Fish oil substitution by vegetable oils in commercial diets for gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.); effects on growth performance, flesh quality and fillet fatty acid profile. Recovery of fatty acid profiles by a fish oil finishing diet under fluctuating water temperatures. *Aquaculture* 289: 317-326. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.01.023.

GALINDO, A. (2022). Effects of new microalgae and macroalgae products on live prey and fish performance. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna.

GALINDO, A., D. GARRIDO, Ó. MONROIG *et al.* (2021). Polyunsaturated fatty acid metabolism in three fish species with different trophic level. *Aquaculture* 530: 735761. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735761.

GALINDO, A., D.B. REIS, I. RODRÍGUEZ *et al.* (2022). Lipid characterization of 14 macroalgal species from Madeira Archipelago: implications for animal and human nutrition. *Bot. Mar.* 65(1): 51-67. https://doi.org/10.1515/bot-2021-0024.

GARCÍA-RAVELO, S., N.M. DÍAZ-GÓMEZ, M.V. MARTÍN, R. DORTA-GUERRA, M. MURRAY, D. ESCUDER & C. RODRÍGUEZ (2018). Fatty acid composition and eicosanoid levels (LTE4 and PGE2) of human milk from normal weight and overweight mothers. *Breastfeed Med.* 13(10): 702-710. https://doi.org/10.1089/bfm.2017.0214.

GARRIDO, D., J.C. NAVARRO, C. PERALES-RAYA *et al.* (2016). Fatty acid composition and age estimation of wild *Octopus vulgaris* paralarvae. *Aquaculture* 464: 564-569. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.07.034.

GARRIDO, D., D.B. REIS, D. OROL *et al.* (2017a). Preliminary results on light conditions manipulation in *Octopus vulgaris* (Cuvier, 1797) paralarval rearing. *Fishes* 2: 21. http://dx.doi.org/10.3390/fishes2040021.

GARRIDO, D., I. VARÓ, A.E. MORALES *et al.* (2017b). Assessment of stress and nutritional biomarkers in cultured *Octopus vulgaris* paralarvae: Effects of geographical origin and dietary regime. *Aquaculture* 468: 558-568. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.11.023.

GARRIDO, D., M.V. MARTÍN, C. RODRÍGUEZ *et al.* (2018). Meta-analysis approach to the effects of live prey on the growth of *Octopus vulgaris* paralarvae under culture conditions. *Rev. Aquacult.* 10(1): 3-14. https://doi.org/10.1111/raq.12142.

GARRIDO, D., N. KABEYA, M.B. BETANCOR, J.A. PÉREZ, N.G. ACOSTA, D.R. TOCHER, C. RODRÍGUEZ & Ó. MONROIG (2019a). Functional diversification of teleost Fads2 fatty acyl desaturases occur independently of the trophic level. *Sci. Rep.* 9: 11199. https://doi.org/10.1038/s41598-019-47709-0.

GARRIDO, D., N. KABEYA, F. HONTORIA, J.C. NAVARRO, D.B. REIS, M.V. MARTÍN, C. RODRÍGUEZ, E. ALMANSA & Ó. MONROIG (2019b). Methyl-end desaturases with Δ12 and ω3 regioselectivities enable the de novo PUFA biosynthesis in the cephalopod *Octopus vulgaris*. *Biochim. Biophys. Acta* 1864: 1134-1144. https://doi.org/10.1016/j.bbalip.2019.04.012.

GARRIDO, D., Ó. MONROIG, A. GALINDO, M.B. BETANCOR, J.A. PÉREZ, N. KABEYA, M. MARRERO & C. RODRÍGUEZ (2020). Lipid metabolism in *Tinca tinca* and its n-3 LC-PUFA biosynthesis capacity. *Aquaculture* 523: 735147. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735147.

GHAMKHAR, R. & A. HICKS (2020). Comparative environmental impact assessment of aquafeed production: Sustainability implications of forage fish meal and oil free diets. *Resour. Conserv. Recycl.* 161: 104849. https://doi.org/10.1016/j.resconrec.2020.104849.

GONÇALVES, R., M. GESTO, C. RODRÍGUEZ, D.B. REIS, J.A. PÉREZ & I. LUND (2022). Ontogenetic changes in digestive enzyme activity and biochemical

indices of larval and postlarval European lobster (*Homarus gammarus*, L*). Mar. Biol.* 169: 53. https://doi.org/10.1007/s00227-022-04034-x.

GOLDEN, C.D., J.Z. KOEHN, A. SHEPON *et al.* (2021). Aquatic foods to nourish nations. *Nature* 598: 315-320. https://doi.org/10.1038/s41586-021-03917-1.

GÜROY, D., B. GÜROY, D.L. MERRIFIELD, S. ERGÜN, A.A. TEKINAY & M. YIĞIT (2011). Effect of dietary Ulva and Spirulina on weight loss and body composition of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), during a starvation period. *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr.* 95(3): 320-327. https://doi.org/10.1111/j.1439-0396.2010.01057.x.

HARWOOD, J.L. (2019). Algae: critical sources of very long-chain polyunsaturated fatty acids. *Biomolecules* 9: 708. https://doi.org/10.3390/biom9110708.

HARWOOD, J.L. & I.A. GUSCHINA (2009). The versatility of algae and their lipid metabolism. *Biochimie* 91(6): 679684. https://doi.org/10.1016/j.biochi.2008.11.004.

HEISSENBERGER, M., J. WATZKE & M.J. KAINZ (2010). Effect of nutrition on fatty acid profiles of riverine, lacustrine, and aquaculture-raised salmonids of pre-alpine habitats. *Hydrobiologia* 650: 243-254. https://doi.org/10.1007/s10750-010-0266-z.

HERRERA, J.L., L. ORDOÑEZ-GUTIÉRREZ, G. FABRIAS *et al.* (2018). Ovarian function modulates the effects of long-chain polyunsaturated fatty acids on the mouse cerebral cortex. *Front. Cell. Neurosci.* 12: 103. https://doi.org/10.3389/fncel.2018.00103.

HERRERA, J.L., L. ORDOÑEZ-GUTIÉRREZ, G. FABRIAS *et al.* (2019). Ovarian hormone-dependent effects of dietary lipids on APP/PS1 mouse brain. *Front. Aging Neurosci.*11: 346. https://doi.org/10.3389/fnagi.2019.00346.

HISHIKAWA, D., W.J. VALENTINE, Y. IIZUKA-HISHIKAWA, H. SHINDOU & T. SHIMIZU (2017). Metabolism and functions of docosahexaenoic acid-containing membrane glycerophospholipids. *FEBS Lett.* 591(18): 2730-2744. https://doi.org/10.1002/1873-3468.12825.

HIXSON, S.M. (2014). Fish nutrition and current issues in aquaculture: The Balance in providing safe and nutritious seafood, in an environmentally sustainable manner. *J. Aquac. Res. Dev.* 5: 234. https://doi.org/10.4172/2155-9546.1000234.

IBEAS, C., J. CEJAS, T. GÓMEZ, S. JEREZ & A. LORENZO (1996). Influence of dietary n - 3 highly unsaturated fatty acids levels on juvenile gilthead seabream (*Sparus aurata*) growth and tissue fatty acid composition. *Aquaculture* 142: 221-235. https://doi.org/10.1016/0044-8486(96)01251-3.

IBEAS, C., J.R. CEJAS, R. FORÉS, P. BADÍA, T. GÓMEZ & A. LORENZO (1997). Influence of eicosapentaenoic to docosahexaenoic acid ratio (EPA/DHA) of dietary lipids on growth and fatty acid composition of gilthead seabream (*Sparus aurata*) juveniles. *Aquaculture* 150: 91-102. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(96)01473-1.

IZQUIERDO, M.S., H. FERNÁNDEZ-PALACIOS & A.G.J. TACON (2001). Effect of broodstock nutrition on reproductive performance of fish. *Aquaculture* 197(1-4): 25-42. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00581-6.

IZQUIERDO, M.S., A. OBACH, L. ARANTZAMENDI, D. MONTERO, L. ROBAINA & G. ROSENLUND (2003). Dietary lipid sources for seabream and seabass: Growth performance, tissue composition and flesh quality. *Aquac. Nutr.* 9: 397-407. https://doi.org/10.1046/j.1365-2095.2003.00270.x.

IVERSON, S.J., C. FIELD, W. DON BOWEN & W. BLANCHARD (2004). Quantitative fatty acid signature analysis: A new method of estimating predator diets. *Ecol. Monogr.* 74(2): 211-235. https://doi.org/10.1890/02-4105.

JAYA-RAM, A., M.K. KUAH, P.S. LIM, S. KOLKOVSKI & L.C. SHU-CHIEN (2008). Influence of dietary HUFA levels on reproductive performance, tissue fatty acid profile and desaturase and elongase mRNAs expression in female zebrafish *Danio rerio*. *Aquaculture* 277(3-4): 275-281. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.02.027.

JOBLING, M. (1995). *Environmental Biology of Fishes* (First Edition). Chapman & Hall. London. 455 pp.

JOBLING, M., S.J.S. JOHANSEN, H. FOSHAUG, I.C. BURKOW & E.H. JORGENSEN (1998). Lipid dynamics in anadromous Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.): seasonal variations in lipid storage depots and lipid class composition. *Fish Physiol. Biochem.* 18: 225-240. https://doi.org/10.1023/A:1007747201521.

JOORDENS J.C.A., R.S. KUIPERS, J.H. WANINK & F.A.J. MUSKIET (2014). A fish is not a fish: Patterns in fatty acid composition of aquatic food may have had implications for hominin evolution. *J. Hum. Evol.* 77: 107-116. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.04.004.

KABEYA, N., M.M. FONSECA, D.E.K. FERRIER, J.C. NAVARRO, L.K. BAY, D.S. FRANCIS, D.R. TOCHER, L.F.C. CASTRO & Ó. MONROIG (2018). Genes for de novo biosynthesis of omega-3 polyunsaturated fatty acids are widespread in animals. *Sci. Adv.* 4: eaar6849. https://doi.org/10.1126/sciadv.aar6849.

KABEYA, N., I. GÜR, A. OBOH, J.O. EVJEMO, A.M. MALZAHN, F. HONTORIA, J.C. NAVARRO & Ó. MONROIG (2020). Unique fatty acid desaturase capacities uncovered in *Hediste diversicolor* illustrate the roles of aquatic invertebrates in trophic upgrading. *Phil. Trans. R. Soc.* B 375: 20190654. https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0654.

KHÉRIJI, S., M. EL CAFSI, W. MASMOUDI, J.D. CASTELL & M.S. ROMDHANE (2003). Salinity and temperature effects on the lipid composition of mullet sea fry (*Mugil cephalus* Linne, 1758). *Aquac. Int.* 11: 571-582. https://doi.org/10.1023/B:AQUI.0000013321.93743.6d.

KHOZIN-GOLDBERG, I., U. ISKANDAROV & Z. COHEN (2011). LC-PUFA from photosynthetic microalgae: Occurrence, biosynthesis, and prospects in biotechnology. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 91: 905-915. https://doi.org/10.1007/s00253-011-3441-x.

KOK, B., W. MALCORPSC, M.F. TLUSTYD *et al.* (2020). Fish as feed: Using economic allocation to quantify the Fish In : Fish Out ratio of major fed aquaculture species. *Aquaculture* 528: 735474. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735474.

KOLETZKO, B. (2016). Human milk lipids. *Ann. Nutr. Metab.* 69 (SUPPL 2): 28-40. https://doi.org/10.1159/000452819.

LAHLOU, B. (1983). Intestinal transport and osmoregulation in fishes. *In* Gilles Baillien, M. & R. Gilles (Eds.): *Intestinal Transport*. Springer-Verlag Berlin, pp. 341-353.

LERAY, C., S. CHAPELLE, G. DUPORTAIL & A.F. LORENTZ (1984). Changes in the fluidity and 22:6n-3 content in phospholipids of trout intestinal brush-border membrane as related to environmental salinity. *Biochim. Biophys. Acta* 778(2): 233-238. https://doi.org/10.1016/0005-2736(84)90363-8.

LUND, I., C. RODRÍGUEZ, M.S. IZQUIERDO, N. EL KERTAOUI, P. KESTEMONT, D.B. REIS, D. DOMÍNGUEZ & J.A. PÉREZ (2019). Influence of salinity and linoleic or α-linolenic acid based diets on ontogenetic development and metabolism of unsaturated fatty acids in pike perch larvae (*Sander lucioperca*). *Aquaculture* 500: 550-561. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.10.061.

LUND, I., D.B. REIS, J. TOMKIEWICZ, E. BENINI, J.A. PÉREZ, J.S. KOTTMANN, S.N. POLITIS & C. RODRÍGUEZ (2021). Assessment of lipid uptake and fatty acid metabolism of European eel larvae (*Anguilla anguilla*) determined by ^{14}C *in vivo* incubation. *Aquaculture* 531: 735858. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735858.

MARRERO, M., Ó. MONROIG, M. BETANCOR *et al.* (2021). Influence of dietary lipids and environmental salinity on the n-3 long-chain polyunsaturated fatty acids biosynthesis capacity of the marine teleost *Solea senegalensis*. *Mar. Drugs* 19: 254. https://doi.org/10.3390/md19050254.

MARRERO, M., Ó. MONROIG, J.C. NAVARRO, A. RIBES-NAVARRO, J.A. PÉREZ, A. GALINDO & C. RODRÍGUEZ (2022). Metabolic and molecular evidence for long-chain PUFA biosynthesis capacity in the grass carp *Ctenopharyngodon idella*. *Comp. Biochem. Physiol. A* 270: 111232. https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2022.111232.

MARTÍN, M.V., C. RODRÍGUEZ, J.R. CEJAS, M.J. PÉREZ, S. JEREZ & A. LORENZO (2009). Body lipid and fatty acid composition in male gilthead seabream broodstock at different stages of the reproductive cycle: effects of a diet lacking n-3 and n-6 HUFA. *Aquacult. Nutr.* 15: 60-72. https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2008.00568.x.

MILLER, M.R., P.D. NICHOLS & C.G. CARTER (2007). Replacement of dietary fish oil for Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) with a stearidonic acid containing oil has no effect on omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acid concentrations. *Comp. Biochem. Physiol. B* 146(2): 197-206. https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2006.10.099.

MONGE-ORTIZ, R., A. TOMÁS-VIDAL, D. RODRÍGUEZ-BARRETO, S. MARTÍNEZ-LLORENS, J.A. PÉREZ, M. JOVER-CERDÁ & A. LORENZO (2018). Replacement of fish oil with vegetable oil blends in feeds for greater amberjack (*Seriola dumerili*) juveniles: Effect on growth performance, feed efficiency, tissue fatty acid composition and flesh nutritional value. *Aquacult. Nutr.* 24: 605-615. https://doi.org/10.1111/anu.12595.

MONROIG, Ó., D.R. TOCHER & L.F.C. CASTRO (2018). Polyunsaturated fatty acid biosynthesis and metabolism in fish. *In Polyunsaturated Fatty Acid Metabolism*. Academic Press, London, pp. 31-60. https://doi.org/10.1016/b978-012406360-0/50006-x.

MORAIS, S., G. MOURENTE, A. MARTÍNEZ, N. GRAS & D.R. TOCHER (2015). Docosahexaenoic acid biosynthesis via fatty acyl elongase and Δ4-desaturase and its modulation by dietary lipid level and fatty acid composition in a marine vertebrate. *Biochim. Biophys. Acta* 1851: 588-597. https://doi.org/10.1016/j.bbalip.2015.01.014.

MOSSBAUER, M., I. HALLER, S. DAHLKE & G. SCHERNEWSKI (2012). Management of stranded eelgrass and macroalgae along the German Baltic coastline. *Ocean Coast. Manag.* 57: 1-9. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2011.10.012.

MOURENTE, G. & J.M. ODRIOZOLA (1990). Effect of broodstock diets on total lipids and fatty acid composition of larvae of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) during yolksac stage. *Fish Physiol. Biochem.* 8(2): 103-110. https://doi.org/10.1007/bf00004437.

MOURENTE, G., J.R. DICK, J.G. BELL & D.R. TOCHER (2005). Effect of partial substitution of dietary fi sh oil by vegetable oils on desaturation and β-oxidation of [1-^{14}C] 18:3n-3 (LNA) and [1-^{14}C] 20:5n-3 (EPA) in hepatocytes and enterocytes of European seabass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture* 248(1): 173-186. http://dx.doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.04.023.

MURDOCH, W.J., T.R. HANSEN & L.A. MCPHERSON (1993). A review role of eicosanoids in vertebrate ovulation. *Prostaglandins* 46(2): 85-115. https://doi.org/10.1016/0090-6980(93)90037-8.

NAYLOR, R.L., R.J. GOLDBURG, J.H. PRIMAVERA *et al.* (2000). Effect of aquaculture on world fish supplies. *Nature* 405: 1017-1024. https://doi.org/10.1007/s12665-015-5022-2.

NORAMBUENA, F., K. HERMON, V. SKRZYPCZYK, J.A. EMERY, Y. SHARON, A. BEARD & G.M. TURCHINI (2015). Algae in fish feed: Performances and fatty acid metabolism in juvenile Atlantic salmon. *PLoS ONE* 10(4): e0124042. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124042.

NUNES, N., J.M. LEÇA, A.C. PEREIRA, V. PEREIRA, S. FERRAZ, M.C. BARRETO, J.C. MARQUES & M.A.A. PINHEIRO DE CARVALHO (2019). Evaluation of fucoxanthin contents in seaweed biomass by vortex-assisted solid-liquid microextraction using high-performance liquid chromatography with photodiode array detection. *Algal Res.* 42: 101603. https://doi.org/10.1016/j.algal.2019.101603.

NUNES, N., S. VALENTE, S. FERRAZ, M.C. BARRETO & M.A.A. PINHEIRO DE CARVALHO (2020). Biochemical study of attached macroalgae from the Madeira Archipelago and beach-cast macroalgae from the Canary Islands: Multivariate analysis to determine bioresource potential. *Bot. Mar.* 63: 283-298. https://doi.org/10.1515/bot-2019-0022.

OLLIVIER, H., K. PICHAVANT-RAFINI, E. PUILL-STEPHAN, P. CALVES, L. NONNOTTE & G. NONNOTTE (2006). Effects of hypoosmotic stress on ATP release in isolated turbot (*Scophthalmus maximus*) hepatocytes. *Biol. Cell* 98(7): 427-437. https://doi.org/10.1042/BC20050077.

PEPE, P., F. BADALAMENTI & G. DÍANNA (1998). Abitudini alimentari di *Diplodus sargus* nellí area delle strutture artifi ciali di Alcamo Marina (Golfo di Castellammare, Sicilia Nord- Occidentale). *Biol. Mar. Medit.* 5: 367-370.

PEREIRA, S.L., A.E. LEONARD & P. MUKERJI (2003). Recent advances in the study of fatty acid desaturases from animals and lower eukaryotes. *Prostaglandins Leukot. Essent. Fatty Acids* 68(2): 97-106. https://doi.org/10.1016/S0952-3278(02)00259-4.

PÉREZ, J.A. (2011). Influencia de los ácidos grasos poliinsaturados en la dieta, sobre la composición corporal y el transporte intestinal de nutrientes y electrolitos en juveniles de dorada *Sparus aurata*. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna.

PÉREZ, J.A., C. RODRÍGUEZ, A. BOLAÑOS, J.R. CEJAS & A. LORENZO (2014). Beef tallow as an alternative to fish oil in diets for gilthead sea bream (*Sparus aurata*) juveniles: Effects on fish performance, tissue fatty acid composition, health and flesh nutritional value. *Eur. J. Lipid Sci. Technol.* 116(5): 571-583. https://doi.org/10.1002/ejlt.201300457.

PÉREZ, J.A., I.E. PAPADAKIS, N. PAPANDROULAKIS *et al.* (2020). The ontogeny of greater amberjack digestive and antioxidant defense systems under different rearing conditions: A histological and enzymatic approach. *Aquacult. Nutr.* 26: 1908-1925. https://doi.org/10.1111/anu.13128.

PÉREZ, J.A., A. CASTRO, C. ROLO, A. TORRES, R. DORTA-GUERRA, N.G. ACOSTA & C. RODRÍGUEZ (2021). Fatty acid profiles and omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids (LC-PUFA) biosynthesis capacity of three dual purpose chicken breeds. *J. Food Compos. Anal.* 102: 104005. https://doi.org/10.1016/j.jfca.2021.104005.

PÉREZ, J.A., D.B. REIS, D. RAMÍREZ, N.G. ACOSTA, R. DORTA-GUERRA, S. JEREZ & C. RODRÍGUEZ (2022). *In vivo* biosynthesis of long-chain polyunsaturated fatty acids by the euryhaline rotifer (*Brachionus plicatilis*). *Aquaculture* 560: 738415. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.738415.

PÉREZ, M.J., C. RODRÍGUEZ, J.R. CEJAS, M.V. MARTÍN, S. JEREZ & A. LORENZO (2007). Lipid and fatty acid content in wild white seabream (*Diplodus sargus*) broodstock at different stages of the reproductive cycle. *Comp. Biochem. Physiol. B* 146: 187-196. https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2006.10.097.

PORTILLO, E. (2008). Arribazones de Algas y Plantas Marinas en Gran Canaria. Características, Gestión y Posibles Usos. Instituto Tecnológico de Canarias, SA, Gran Canaria. 88 pp.

POUSIS, C., C. RODRÍGUEZ, P. DE RUVO *et al.* (2019). Vitellogenin receptor and fatty acid profiles of individual lipid classes of oocytes from wild and captive-reared greater amberjack (*Seriola dumerili*) during the reproductive cycle. *Theriogenology* 140: 73-83. https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2019.08.014.

REIS, D.B., N.G. ACOSTA, E. ALMANSA, J.C. NAVARRO, D.R. TOCHER, Ó. MONROIG, J.P. ANDRADE, A.V. SYKES & C. RODRÍGUEZ (2014). *In vivo* metabolism of unsaturated fatty acids in *Octopus vulgaris* hatchlings determined by incubation with ^{14}C-labelled fatty acids added directly to seawater as protein complexes. *Aquaculture* 431: 28-33. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.05.016.

REIS, D.B., I. GARCÍA-HERRERO, R. RIERA, B.C. FELIPE, C. RODRÍGUEZ, A.V. SYKES, M.V. MARTÍN, J.P. ANDRADE & E. ALMANSA (2015). An insight on

Octopus vulgaris paralarvae lipid requirements under rearing conditions. *Aquacult. Nutr.* 21: 797-806. https://doi.org/10.1111/anu.12205.

REIS, D.B., C. RODRÍGUEZ, N.G. ACOSTA, E. ALMANSA, D.R. TOCHER, J.P. ANDRADE & A.V. SYKES (2016a). *In vivo* metabolism of unsaturated fatty acids in *Sepia officinalis* hatchlings. *Aquaculture* 450: 67-73. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.07.012.

REIS, D.B., N.G. ACOSTA, E. ALMANSA, D.R. TOCHER, J.P. ANDRADE, A.V. SYKES & C. RODRÍGUEZ (2016b). Composition and metabolism of phospholipids in *Octopus vulgaris* and *Sepia officinalis* hatchlings. *Comp. Biochem. Physiol. B* 200: 62-68. https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2016.06.001.

REIS, D.B., N.G. ACOSTA, E. ALMANSA, J.C. NAVARRO, D.R. TOCHER, J.P. ANDRADE, A.V. SYKES & C. RODRÍGUEZ (2017). Comparative study on fatty acid metabolism of early stages of two crustacean species: *Artemia* sp. metanauplii and *Grapsus adscensionis* zoeae, as live prey for marine animals. *Comp. Biochem. Physiol. B.* 204: 53-60. https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2016.11.002.

REIS, D.B., N.G. ACOSTA, E. ALMANSA, D. GARRIDO, J.P. ANDRADE, A.V. SYKES & C. RODRÍGUEZ (2019). Effect of Artemia inherent fatty acid metabolism on the bioavailability of essential fatty acids for *Octopus vulgaris* paralarvae development. *Aquaculture* 500: 264-271. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.10.021.

REIS, D.B., J.A. PÉREZ, I. LUND, N.G. ACOSTA, B. ABDUL-JALBAR, A. BOLAÑOS & C. RODRÍGUEZ (2020). Esterification and modification of [1-^{14}C] n-3 and n-6 polyunsaturated fatty acids in pikeperch (*Sander lucioperca*) larvae reared under linoleic or α-linolenic acid-based diets and variable environmental salinities. *Comp. Biochem. Physiol. B* 246-247: 110449. https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2020.110449.

REIS, D.B., J.A. PÉREZ, K. HAMRE, N.G. ACOSTA, B. NORGERG, T. HARBOE & C. RODRÍGUEZ (2021a). The lipid metabolism of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*, L.) larvae determined by ^{14}C in vivo incubations. *Aquaculture* 540: 736733. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.736733.

REIS, D.B., A. SHCHERBAKOVA, R. RIERA *et al.* (2021b). Effects of feeding with different live preys on the lipid composition, growth and survival of *Octopus vulgaris* paralarvae. *Aquacult. Res.* 52(1): 105-116. https://doi.org/10.1111/are.14873.

REMIZE, M., Y. BRUNEL, J.L. SILVA, J.-Y. BERTHON & E. FILAIRE (2021). Microalgae n-3 PUFAs production and use in food and feed industries. *Mar. Drugs* 19(2): 113. https://doi.org/10.3390/md19020113.

RIEDIGER, N.D., R.A. OTHMAN, M. SUH & M.H. MOGHADASIAN (2009). A systemic review of the roles of n-3 fatty acids in health and disease. *J. Am. Diet. Assoc.* 109: 668-679. https://doi.org/10.1016/j.jada.2008.12.022.

RODRÍGUEZ, C. (1994). Estudio de los requerimientos de ácidos grasos esenciales de la dorada europea (*Sparus aurata*, L.) durante las primeras semanas de alimentación. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna.

RODRÍGUEZ, C., J.A. PÉREZ, M.S. IZQUIERDO, J. MORA, A. LORENZO & H. FERNÁNDEZ-PALACIOS (1994). Essential fatty acid requirements of larval gilthead sea bream, *Sparus aurata* (L.). *Aquacult. Res*. 25(3): 295-304. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1994.tb00692.x.

RODRÍGUEZ, C., J.A. PÉREZ, M.S. IZQUIERDO, A. BOLAÑOS & A. LORENZO (1996). Improvement of the nutritional value of rotifers by varying the type and concentration of oil and the enrichment period. *Aquaculture* 147: 93-105. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(96)01397-X.

RODRÍGUEZ, C., J.A. PÉREZ, M. DÍAZ, M.S. IZQUIERDO, H. FERNÁNDEZ-PALACIOS & A. LORENZO (1997). Influence of the EPA/DHA ratio in rotifers on gilthead seabream (*Sparus aurata*) larval development. *Aquaculture* 150: 77-89. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(96)01472-X.

RODRÍGUEZ, C., J.A. PÉREZ, P. BADÍA, M.S. IZQUIERDO, H. FERNÁNDEZ-PALACIOS & A. LORENZO (1998a). The *n*−3 highly unsaturated fatty acids requirements of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) larvae when using an appropriate DHA/EPA ratio in the diet. *Aquaculture* 169: 9-23. https://doi.org/10.1016/S044-8486(98)00328-7.

RODRÍGUEZ, C., J.R. CEJAS, M.V. MARTÍN, P. BADÍA, M. SAMPER & A. LORENZO (1998b). Influence of n-3 highly unsaturated fatty acid deficiency on the lipid composition of broodstock gilthead seabream (*Sparus aurata*) and on egg quality. *Fish Physiol. Biochem.* 18: 177-187. https://doi.org/10.1023/A:1007750218840.

RODRÍGUEZ, C., J.A. PÉREZ & R.J. HENDERSON (2002). The esterification and modification of n-3 and n-6 polyunsaturated fatty acids by hepatocytes and liver microsomes of turbot (*Scophthalmus maximus*). *Comp. Biochem. Physiol. B* 132: 559-570. https://doi.org/10.1016/S1096-4959(02)00072-6.

RODRÍGUEZ, C., C. ACOSTA, P. BADÍA, J.R. CEJAS, F.J. SANTAMARÍA & A. LORENZO (2004). Assessment of lipid and essential fatty acids requirements of black seabream (*Spondyliosoma cantharus*) by comparison of lipid composition in muscle and liver of wild and captive adult fish. *Comp. Biochem. Physiol. B* 139: 619-629. https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2004.07.013.

RODRÍGUEZ, C., A. LORENZO & V. MARTÍN (2009). Nutrición lipídica. *In* OESA, CSIC, MARM (Eds.): *La nutrición y la alimentación en piscicultura*, Madrid.

RODRÍGUEZ-BARRETO, D., S. JEREZ, J.R. CEJAS, M.V. MARTÍN, N.G. ACOSTA, A. BOLAÑOS & A. LORENZO (2012). Comparative study of lipid and fatty acid composition in different tissues of wild and cultured female broodstock of greater amberjack (*Seriola dumerili*). *Aquaculture* 360-361: 1-9. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.07.013.

RODRÍGUEZ-BARRETO, D., S. JEREZ, J.R. CEJAS, M.V. MARTÍN, N.G. ACOSTA, A. BOLAÑOS & A. LORENZO (2014). Ovary and egg fatty acid composition of greater amberjack broodstock (*Seriola dumerili*) fed different dietary fatty acids profiles. *Eur. J. Lipid Sci. Technol.* 116(5): 584-595. https://doi.org/10.1002/ejlt.201300462.

RODRÍGUEZ-BARRETO, D., S. JEREZ, J.R. CEJAS, M.V. MARTÍN, N.G. ACOSTA, A. BOLAÑOS & A. LORENZO (2017). Effect of different rearing conditions on body

lipid composition of greater amberjack broodstock (*Seriola dumerili*). *Aquacult. Res.* 48(2): 505-520. https://doi.org/10.1111/are.12898.

RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ, A.E., J. DONATE-CORREA, S. LUIS-LIMA *et al.* (2021). Obesity and metabolic syndrome induce hyperfiltration, glomerulomegaly, and albuminuria in obese ovariectomized female mice and obese male mice. *Menopause* 28(11): 1296-1306. https://doi.org/10.1097/GME.0000000000001842.

ROY, S., A. BANERJEE, H.C. PANDEY, G. SINGH & G.L. KUMARI (2001). Application of seminal germ cell morphology and semen biochemistry in the diagnosis and management of azoospermic subjects. *Asian J. Androl.* 3(1): 55-62.

SAETHER, B.S., H.K. JOHNSEN & M. JOBLING (1996). Seasonal changes in food composition and growth of Arctic charr exposed to either simulated natural or a 12:12 LD photoperiod at constant water temperature. *J. Fish Biol.* 48(6): 1113-1122. http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01808.x.

SARAVANAN, M., M. RAMESH, R. PETKAM & R.K. POOPAL (2018). Influence of environmental salinity and cortisol pretreatment on gill Na^+/K^+-ATPase activity and survival and growth rates in *Cyprinus carpio*. *Aquacult. Rep.* 11: 1-7. https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2018.04.002.

SARGENT, J.R, L.A. MCEVOY & J.G. BELL (1997). Requirements, presentation and sources of polyunsaturated fatty acids in marine fish larval feeds. *Aquaculture* 155: 117-127. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(97)00122-1.

SARGENT, J.R., J.G. BELL, L.A. MCEVOY, D.R. TOCHER & A. ESTEVEZ (1999). Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish. *Aquaculture* 177: 191-199. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00083-6.

SARGENT, J.R., D.R. TOCHER & J.G. BELL (2003). The lipids. *In* Halver, J.E. & R.W. Hardy (Eds.): *Fish Nutrition* (3rd Edition). Academic Press, Cambridge, pp. 181-257. https://doi.org/10.1016/b978-012319652-1/50005-7.

SHAN, S., F. XU, M. HIRSCHFELD & B. BRENIG (2021). Sperm lipid markers of male fertility in mammals. *Int. J. Mol. Sci.* 22(16): 8767. https://doi.org/10.3390/ijms22168767.

SHERRY C.L., J.S. OLIVER & B.J. MARRIAGE (2015). Docosahexaenoic acid supplementation in lactating women increases breast milk and plasma docosahexaenoic acid concentrations and alters infant omega 6:3 fatty acid ratio. *Prostaglandins Leukot. Essent. Fatty Acids* 95: 63-69. https://doi.org/10.1016/j.plefa.2015.01.005.

SIMOPOULOS, A.P. (2006). Omega-6/omega-3 essential fatty acid ratio and chronic diseases. *Food Rev. Int.* 20(1): 77-90. https://doi.org/10.1081/FRI-120028831.

SIMOPOULOS, A.P. (2008). The importance of the ω-6/ω-3 fatty acid ratio in cardiovascular disease and other chronic diseases. *Exp. Biol. Med.* 233(6): 674-688. https://doi.org/10.3181/0711-MR-311.

SIMOPOULOS, A.P. (2016). An increase in the omega-6/omega-3 fatty acid ratio increases the risk for obesity. *Nutrients* 8(3): 128. https://doi.org/10.3390/nu8030128.

SINGH A. & O.P. WARD (1996). Production of high yields of docosahexaenoic acid by *Thraustochytrium roseum* ATCC 28210. *J. Ind. Microbiol.* 16: 370-373.

SORBERA, L.A., S. ZANUY & M. CARRILLO (1998). A role for polyunsaturated fatty acids and prostaglandins in oocyte maturation in the sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *In* Vaudry, H., M.C. Tonon, E.W. Roubos & A. Loof (Eds.): Trends in Comparative Endocrinology and Neurobiology: From Molecular to Integrative Biology. *Ann. New York Acad. Sci.* 839(1): 535-537. https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1998.tb10863.x.

SPRAGUE, M., DICK, J. & D.R. TOCHER (2016). Impact of sustainable feeds on omega-3 long-chain fatty acid levels in farmed Atlantic salmon, 2006-2015. *Sci. Rep.* 6: 21892. https://doi.org/10.1038/srep21892.

TACON, A.G.J. (2020). Trends in global aquaculture and aquafeed production: 2000–2017. *Rev. Fish. Sci. Aquac.* 28: 43-56. https://doi.org/10.1080/23308249.2019.1649634.

TACON, A.G.J. & M. METIAN (2008). Global overview on the use of fish meal and fish oil in industrially compounded aquafeeds: Trends and future prospects. *Aquaculture* 285: 146-158. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.08.01.

TACON, A.G.J., M. METIAN, G.M. TURCHINI & S.S. DE SILVA (2010). Responsible aquaculture and trophic level implications to global fish supply. *Rev. Fish. Sci.* 18: 94-105. https://doi.org/10.1080/10641260903325680.

TACON, A.G.J., D. LEMOS & M. METIAN (2020). Fish for health: Improved nutritional quality of cultured fish for human consumption. *Rev. Fish. Sci. Aquac.* 28: 449-458. https://doi.org/10.1080/23308249.2020.1762163.

TACON, A.G.J., M. METIAN & A.A McNEVIN (2022). Future feeds: Suggested guidelines for sustainable development. *Rev. Fish. Sci. Aquac.* 30: 271-279. https://doi.org/10.1080/23308249.2021.1898539.

TAHORO-GONZÁLEZ, L., D. PEREDA, C. VALDÉS-BAIZABAL *et al.* (2022). Effects of dietary n-3 LCPUFA supplementation on the hippocampus of aging female mice: Impact on memory, lipid raft-associated glutamatergic receptors and neuroinflammation. *Int. J. Mol. Sci.* 23(13): 7430. https://doi.org/10.3390/ijms23137430.

TIDWELL, J.H. & G.L. ALLAN (2001). Fish as food: Aquaculture's contribution. Ecological and economic impacts and contributions of fish farming and capture fisheries. *EMBO Rep.* 2: 958-963. https://doi.org/10.1093/embo-reports/kve236.

TOCHER, D.R. (2009). Issues surrounding fish as a source of omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids. *Lipid Technology* 21(1): 13-16. https://doi.org/10.1002/lite.200800079.

TOCHER, D.R. (2015). Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids and aquaculture in perspective. *Aquaculture* 449: 94-107. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.01.010.

TOCHER, D.R., J.G. BELL & J.R. SARGENT (1991). Incorporation of [^{3}H] arachidonic and [^{14}C] eicosapentaenoic acids into glycerophospholipids and their metabolism via lipoxygenases in isolated brain cells from rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *J. Neurochem.* 57(6): 2078-2085. https://doi.org/10.1111/j.1471-4159.1991.tb06425.x.

TOCHER, D.R., J.G. BELL, J.R. DICK & J.R. SARGENT (1997). Fatty acyl desaturation in isolated hepatocytes from Atlantic salmon (*Salmo salar*): Stimulation by

dietary borage oil containing γ-linolenic acid. *Lipids* 32(12): 1237-1247. https://doi.org/10.1007/s11745-006-0159-0.

TOCHER, D.R., M.B. BETANCOR, M. SPRAGUE, R.E. OLSEN & J.A. NAPIER (2019). Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids, EPA and DHA: Bridging the gap between supply and demand. *Nutrients* 11: 1-20. https://doi.org/10.3390/nu11010089.

TONON, T, D. HARVEY, T.R. LARSON & I.A. GRAHAM (2002). Identification of a very long chain polyunsaturated fatty acid D4-desaturase from the microalga *Pavlova lutheri*. *FEBS Lett*. 553: 440-444. https://doi.org/10.1016/s0014-5793(03)01078-0.

TORSTENSEN, B.E., L. FRØYLAND, R. ØRNSRUD & Ø. LIE (2004). Tailoring of a cardioprotective muscle fatty acid composition of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fed vegetable oils. *Food Chem.* 87: 567-580. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2004.01.009.

TROELL, M., R.L. NAYLOR, M. METIAN *et al.* (2014). Does aquaculture add resilience to the global food system? *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 111: 13257-13263. https://doi.org/10.1073/pnas.1404067111.

TWINING C.W., S.J. TAIPALE, L. RUESS, A. BEC, D. MARTIN-CREUZBURG & M.J. KAINZ (2020). Stable isotopes of fatty acids: current and future perspectives for advancing trophic ecology. *Phil. Trans. R. Soc.* B 375: 20190641. http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2019.0641.

VILLANUEVA, R. & M.D. NORMAN (2008). Biology of the planktonic stages of benthic octopuses. *In* GIBSON, R.N., R.J.A. ATKINSON & J.D.M. GORDON (Eds.). *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review* (1st Edition). CRC Press, Boca Raton. 98 pp.

WASSEF, E.A., A.F.M. EL-SAYED, K.M. KANDEEL & E.M. SAKR (2005). Evaluation of *Pterocladia* (Rhodophyta) and *Ulva* (Chlorophyta) meals as additives to gilthead seabream *Sparus aurata* diets. *Egypt. J. Aquatic Res.* 31: 321-332.

YANES-ROCA, C., N. RHODY, M. NYSTROM & K.L. MAIN (2009). Effects of fatty acid composition and spawning season patterns on egg quality and larval survival in common snook (*Centropomus undecimalis*). *Aquaculture* 287(3-4): 335-340. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.10.043.

ZÁRATE, R., N. EL JABER-VAZDEKIS, N. TEJERA, J.A. PÉREZ & C. RODRÍGUEZ (2017). Significance of long chain polyunsaturated fatty acids in human health. *Clin. Transl. Med.* 6: 25. https://doi.org/10.1186/s40169-017-0153-6.

ZÁRATE, R., E. PORTILLO, S. TEIXIDÓ, M.A.A. PINHEIRO DE CARVALHO, N. NUNES, S. FERRAZ, A.M.L. SECA, G.P. ROSA & M.C. BARRETO (2020). Pharmacological and cosmeceutical potential of seaweed beach-casts of Macaronesia. *Appl. Sci.* 10: 5831. https://doi.org/10.3390/app10175831.

ZHOU, Y., H. KHAN, J. XIAO & W.S. CHEANG (2021). Effects of arachidonic acid metabolites on cardiovascular health and disease. *Int. J. Mol. Sci.* 22(21): 12029. https://doi.org/10.3390/ijms222112029.

ZUPA, R., C. RODRÍGUEZ, C.C. MYLONAS *et al.* (2017). Comparative study of reproductive development in wild and captive-reared greater amberjack *Seriola dumerili* (Risso, 1810). *PLoS ONE* 12(1): e0169645. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169645.

5. Cuando la evolución humana se colorea de violeta

Carolina Martínez Pulido

Profesora de Biología jubilada de la ULL

La historia de la ciencia tradicionalmente se ha construido excluyendo la autoría femenina, incluso en los casos en que ha estado asociada a grandes descubrimientos. Tal contexto ha contribuido a afianzar un tópico profundamente arraigado en nuestra cultura: «la ciencia no es cosa de mujeres». El resultado no podía ser otro que alimentar un lamentable sesgo androcéntrico que ha magnificado la figura del varón hasta el punto de identificar lo masculino con lo humano en general. Sirva de ejemplo ilustrativo la expresión «hombre» para incluir a toda la humanidad.

Los estudios sobre la evolución humana no han permanecido ajenos a esta visión convencional, por lo que rescatar el protagonismo femenino resulta imprescindible para comprender mejor el inclusivo gran tema de nuestros orígenes. Una perspectiva que, afortunadamente, los nuevos descubrimientos interdisciplinares están logando equilibrar, al demostrar que este campo de trabajo, como tantos otros, no es un ámbito exclusivo de autores masculinos, aunque muchas veces en los ecos del debate así lo parezca.

Desde mediado el siglo pasado, una parte significativa de los modelos propuestos para desenmarañar los orígenes de la humanidad han sido aportados por destacadas científicas que, con su rigor y constancia, han abierto líneas de trabajo y fecundos caminos. En un mundo tradicionalmente dominado por los hombres, muchas de ellas están logrando torcer el pulso y

recuperar un espacio que hace ciertas las acertadas palabras de Carmina Virgili: «las mujeres solo queremos la mitad del mundo que nos corresponde». No existen evidencias de hegemonías evolutivas entre sexos.

Introducción

Al igual que el resto de los organismos vivos que pueblan nuestro planeta, el ser humano es también producto de la evolución biológica. Es decir, del cambio que desde uno o unos pocos antepasados comunes y a través de miles y miles de generaciones, ha dado lugar a la enorme biodiversidad que hoy contemplamos. Esta complejidad se ilustra siguiendo el modelo de un árbol o arbusto copiosamente ramificado, en el que nuestra especie, *Homo sapiens*, ha sido una de las últimas en originarse (Fig. 1).

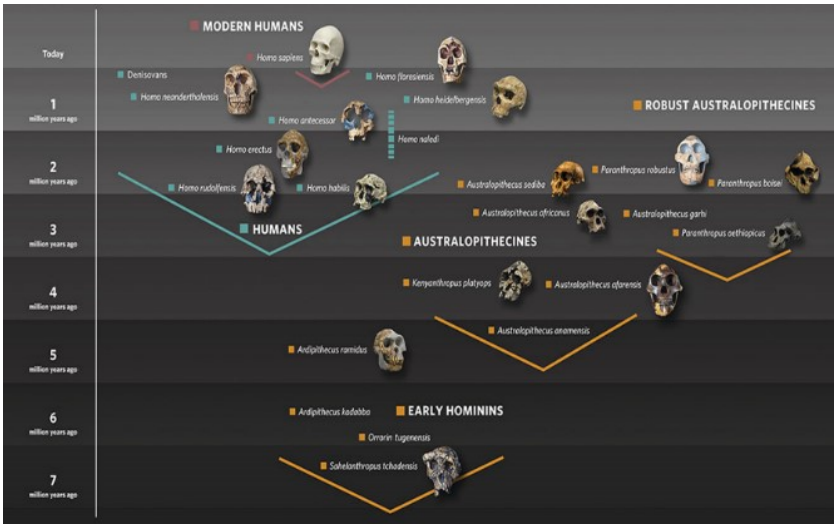


Fig. 1. La evolución humana se ilustra siguiendo el modelo de un árbol profusamente ramificado.

La **paleoantropología** es el ámbito de trabajo multidisciplinar que tiene como fin estudiar la evolución humana. Se mueve en un entorno que ha sido, y sigue siendo, sumamente polémico al estar agitando constantes debates, discusiones y propuestas surgidas a medida que se van descubriendo nuevos datos. Las interpretaciones resultantes pueden ser diferentes de las ya conocidas y los alineamientos tras los nuevos enfoques despiertan discusiones más o menos acaloradas.

Los múltiples hallazgos sobre los antepasados lejanos de la humanidad moderna, han puesto en evidencia no solo que el mundo relacionado con nuestros orígenes es terriblemente complejo, sino que además ha estado, y en cierta medida sigue estando, sobrecargado con un considerable sesgo de género. Esto es lo relevante. Los investigadores pioneros del tema, cierto es, fueron mayoritariamente hombres que optaron por otorgar a las mujeres un papel muy poco destacado, configurando un contexto sexista de alta subjetividad (Slocum, 1975). Este es el gran error analítico.

A partir de la década de los años setenta del siglo pasado, empezaron a salir a luz pública numerosos trabajos con perspectiva de género denunciando el sesgo masculino presente en el discurso científico en general y en el biológico en particular. Sus resultados han impulsado y potenciado con fuerza la urgente necesidad de eliminar los modelos de índole patriarcales que privilegian a un sexo sobre otro, e incorporar al sexo femenino en el proceso evolutivo humano. Como ha recordado la acreditada historiadora Gerda Lerner: «La ignorancia de su propia historia […] ha sido una de las principales formas de mantener a las mujeres subordinadas».

La ciencia no es neutra

La ciencia es un producto de la actividad humana, y justamente por esto no es tan aséptica y neutral como se nos ha hecho creer. Más bien al contrario, la actividad científica tiene detrás toda una carga ideológica y cultural que se ha debatido ampliamente en numerosos foros a lo largo de las últimas décadas. No es este lugar para entrar en tan interesante polémica, pero conviene traer a colación las palabras de la prestigiosa bióloga Ruth Hubbard (1979): «no existe tal cosa: una ciencia que sea totalmente objetiva y esté libre de valores» (Fig. 2).

Fijando la atención en el caso de las mujeres, vale apuntar que la ciencia ha presentado y presenta acusados sesgos de género que han provocado que muchos de sus conocimientos más rigurosos estén distorsionados por la ideología androcéntrica, esto es, centrada en la figura del varón, dominante en nuestra cultura. Si se constata, y así es, la contribución femenina al acervo científico, ¿se va a negar o relegar ese aporte?

Sin remontarnos demasiado atrás en la historia, valga recordar que esta situación viene rengueando desde un pretérito considerable. En los siglos XVI y XVII, tuvo lugar en Europa la llamada «revolución científica», del Renacimiento, definida por un conjunto de profundas transformaciones culturales, económicas, sociales y políticas que marcaron el nacimiento de la ciencia moderna (Pérez Sedeño, 1999). Los nuevos aires de esta revolución también llegaron a la historia natural, que englobaba el inventario, descripción y estudio de la naturaleza integrada por animales, vegetales y

minerales. Esos cambios analíticos alcanzarían asimismo a la interpretación del lugar del ser humano, el llamado hombre, en el cosmos.

Fig. 2. Ruth Hubbard (1924-2016). Prestigiosa bióloga estadounidense que ha afirmado: «no existe tal cosa: una ciencia que sea totalmente objetiva y esté libre de valores».

Antes de continuar, quisiera hacer unas breves puntualizaciones interpretativas. En primer lugar, creo obligado traer a la palestra el uso convencional, tradicional y mutilador de la palabra *hombre*. La mayor parte de la literatura, científica o no, ha pretendido utilizar este término como si fuera sinónimo de humanidad. Sin embargo, comparto la opinión de quienes sostienen que tal sinonimia no es cierta, y sí muestra un desvarío notable. Se ha constatado que, por lo general, hombre significa varón, y la prueba está en

que cuando los escritos buscan precisar y hacer referencia a todos los seres humanos incluyen expresamente la palabra mujer.

El problema, además, no se queda aquí; el uso de *hombre* como un supuesto genérico ha provocado, y provoca, no pocas confusiones, pues da la impresión de que las mujeres no existiesen, como si de alguna manera hubieran estado ausentes o en un limbo de espera en el complejo proceso de reconocimiento sobre los orígenes y de la historia humana. Como ha señalado María Ángeles Querol, catedrática de prehistoria de la Universidad Complutense de Madrid, junto a otras expertas, «cuando se hace historia utilizando un lenguaje en masculino, las mujeres del pasado se convierten en inexistentes, y además se afianza la clásica y dañina oposición entre lo masculino visible y activo y lo femenino invisible y pasivo» (Fig. 3).

Fig. 3. María Ángeles Querol, acreditada catedrática de Prehistoria de la Universidad Complutense de Madrid, ha subrayado: «cuando se hace historia utilizando un lenguaje en masculino, las mujeres del pasado se convierten en inexistentes».

En suma, la aceptación generalizada del uso de la palabra hombre, tanto para nombrar a la especie humana en su totalidad como para designar a los miembros del sexo masculino, ha potenciado lo que hoy se define como invisibilidad femenina (Querol & Triviño, 2004).

Cabe también añadir en este sentido que, a lo largo de la historia, han sido mayoritariamente los hombres quienes han tomado la decisión de elegir qué acontecimientos merecen ser investigados y cuáles no, mientras que las

mujeres (al menos en la historia oficial), se han visto desplazadas a un plano muy secundario debido a su minoritaria participación en las tareas y los centros de las actividades científicas. El corolario, como acertadamente denunciaba en 1977 la escritora feminista Adrianne Rich, «el mundo que ellos han descrito no es el mundo completo».

La evolución humana: un ejemplo de invisibilidad femenina

Desde el mismo momento en que la teoría de la evolución fue conocida por la comunidad científica, el naciente ámbito de la paleoantropología reveló una considerable complejidad, fuente de acalorados debates y múltiples desavenencias, que han perdurado hasta el presente.

Básicamente, el tema está sujeto a discrepancias porque se trata de un aspecto del pensamiento biológico con tendencia a la subjetividad, algo que, por otro lado, hoy en día se reconoce a prácticamente todo trabajo científico. Pero, además, la interpretación de los orígenes humanos se ha visto profundamente influida por un desmedido sesgo de género. Aclaremos que con el término «género» hacemos referencia no sólo a las diferencias biológicas entre uno y otro sexo de la especie humana, sino también a las diferencias sociales y culturales atribuidas a las personas en función de su sexo (Gómez, 2004).

La paleoantropología es una disciplina científica que nació como tal en el cambio del siglo XIX al XX y, hasta la década de 1970, sostuvo que la interpretación de nuestra historia evolutiva ha mostrado sin reparos un descarado androcentrismo. Pese a la gran variación de modelos explicativos propuestos, durante largos años los estudios sobre evolución humana han presentado un denominador común: otorgar al sexo femenino un papel muy poco relevante en tan significativo proceso.

Los estudiosos convencionales consideraron a las mujeres como simples participantes pasivas en el cambio evolutivo, y se limitaron a relegarlas al papel de parir, alimentar y cuidar a sus crías (Fig. 4). Mientras que, por el contrario, los hombres fueron descritos como responsables de muchas de las innovaciones que nos definen como humanos. Entre sus aportes, por ejemplo, el surgimiento del andar bípedo, el agrandamiento del cerebro, la fabricación de herramientas, la comunicación cooperativa o la representación simbólica (Hager, 1997).

No debe, por lo tanto, extrañarnos que las investigaciones relacionadas con nuestra evolución hayan arrastrado enfoques teóricos, y aún lo hacen, cargados con el convencional sesgo sexista que durante siglos ha impregnado al mundo académico y a los modelos que produce. En realidad, los estudios

evolutivos no se han movido en el vacío, sino inmersos dentro de la misma línea que la historia cultural humana y de su envolvente contextual.

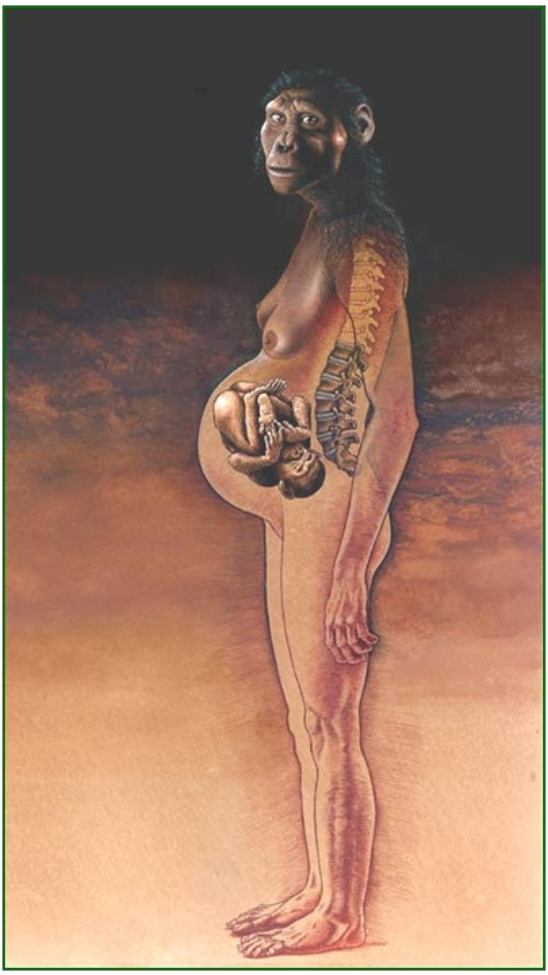
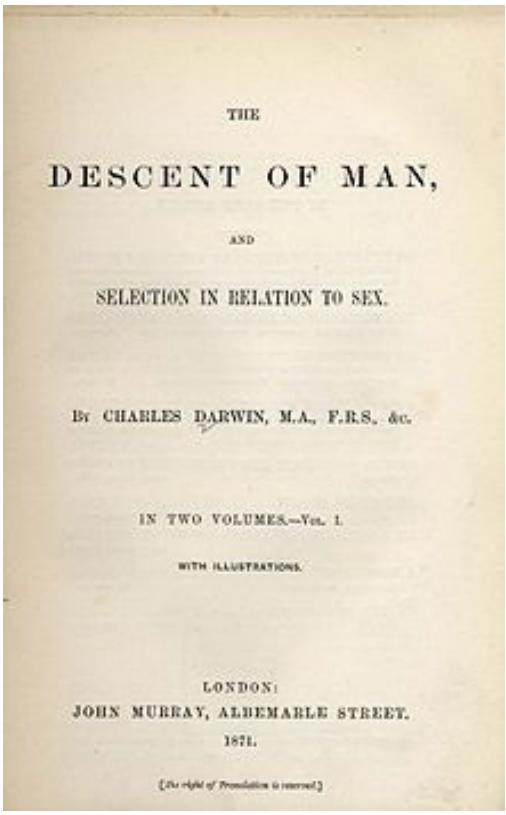


Fig. 4. En el proceso evolutivo humano, las mujeres fueron relegarlas al único papel de parir, alimentar y cuidar a sus crías.

Cabe señalar que ese sesgo androcéntrico que ha lastrado a los estudios sobre nuestros orígenes y evolución ha estado presente desde que Darwin colocó a la humanidad dentro del marco evolutivo. El reconocido y admirado padre de la teoría de la evolución, siguiendo una tradición que venía de antiguo, admitió sin reparos, al menos públicamente, la superioridad del hombre frente a la mujer como una característica indiscutible de la naturaleza (Fig. 5). ¿Tenía evidencias empíricas o principios culturales?



THE

DESCENT OF MAN,

AND

SELECTION IN RELATION TO SEX.

BY CHARLES DARWIN, M.A., F.R.S. &c.

IN TWO VOLUMES.—VOL. I.

WITH ILLUSTRATIONS.

LONDON:
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.
1871.

[The right of Translation is reserved.]

Fig. 5. Charles Darwin (1809-1882), siguiendo una tradición que venía de antiguo, admitió sin reparos, al menos públicamente, la superioridad del hombre frente a la mujer como una característica indiscutible de la naturaleza.

El segundo libro más importante del autor británico, *El origen del hombre* (1871), generó entre la comunidad científica y en la sociedad en general, tanto en la época en que se publicó como con posterioridad, un alud de discusiones y un sinfín de réplicas. No obstante, en lo que respecta a la situación de las mujeres, salvando las últimas décadas, casi no hubo polémicas que alcanzaran al gran público, sino una tácita aceptación mayoritaria de las tesis darwinianas. Algo paradójico cuando se apunta a una «revolución científica». En realidad, tampoco debe extrañarnos demasiado puesto que dichas tesis apenas cambiaron las concepciones dominantes y casi nadie se sintió, al menos abiertamente, ofendido o sorprendido ante el contenido sexista de la obra de tan afamado autor (Joly, 1997).

En la actualidad, aunque considerablemente menos extendido que antaño, el androcentrismo de fondo y no epidérmico, todavía persiste. Y no se trata de una anomalía marginal. Como tan bien ha señalado la citada

Adrienne Rich: «la objetividad es el nombre que se da en la sociedad patriarcal a la subjetividad masculina».

La ciencia también arrastra sus mitos

Las diferencias naturales entre mujeres y hombres forman parte de jerarquías de desigualdad, de escalas de rango en las que invariablemente lo femenino ha ocupado históricamente un lugar inferior a lo masculino. Coherentes con tales convicciones, la mayor parte de los pueblos del mundo ha asociado las actividades masculinas al poder y al prestigio, asignando a las femeninas la subordinación y baja estima. Estos criterios también han estado presentes a la hora de interpretar nuestro pasado lejano, de tal forma que la biología evolutiva, en no pocos casos, ha seguido caminos donde prejuicios y sexismo se dan la mano (Martínez Pulido, 2012).

Los contextos de alta subjetividad, sin embargo, han sido siempre difíciles de eludir en las disciplinas que estudian los antepasados lejanos de la humanidad moderna. Prueba de ello es el célebre y androcéntrico *modelo del hombre cazador* y el protagonismo sin igual que ha alcanzado, tanto entre los expertos en el tema como a nivel popular. De hecho, pese a que para muchos tal modelo está ya científicamente desfasado, para otros aún es válido y mantiene tal arraigo que, en demasiadas ocasiones, sigue lastrando con distorsiones borrosas el pensamiento colectivo. Por esta razón nos parece de interés recordarlo sucintamente.

El hombre cazador

Las múltiples incógnitas que rodean los orígenes de la humanidad se han ido desvelando parcialmente gracias a la interpretación de restos muy antiguos que nuestros antepasados nos han ido legando, como si fueran pequeñas señales que sirven de guías ante las rutas de un tortuoso camino. Normalmente esos escasos restos consisten en fósiles o herramientas los cuales suelen encontrarse fragmentados, incompletos o altamente deformados en yacimientos mal conservados o semidestruidos (Fig. 6).

Tales carencias desafían al trabajo de los y las especialistas, que deben enfrentarse con frecuencia a importantes y a veces insalvables dificultades para certificar una correcta interpretación. No puede extrañar, entonces, el recurso a la subjetividad, esto es, a los propios prejuicios de los actores que manejan los datos o indicios y que deducen situaciones acordes con la época. Coste que representa un mal menor, dado que en la grandeza de la ciencia está la corrección de sus propios errores. No es superable esa humildad de los ensayos de prueba y error, y seguir persistiendo con aptitud receptiva.

Un problema primordial al que se enfrenta la comunidad especializada consiste en evitar que las realidades culturales contemporáneas de quienes investigan contaminen la interpretación del pasado (Adovasio *et al*., 2007). Asunto que, todo sea dicho, es consustancial a las disciplinas que tratan de reconstruir un pretérito remoto sin disponer de inventarios completos con «pruebas contundentes» de lo relevante.

Fig. 6. Las múltiples incógnitas que rodean los orígenes de la humanidad se han ido desvelando parcialmente gracias a la interpretación de restos fósiles.

En este contexto, la supuesta superioridad del hombre sobre la mujer ha estado tan profundamente arraigada en el pensamiento de los y las especialistas que durante un larguísimo tiempo no dudaron en considerar que la evolución de la humanidad ha sido producto de una actividad exclusivamente masculina, una teatralización impactante: la caza colectiva de grandes animales; épica del poderío exclusivo de los «machos» (Fig. 7). Escena que nos trae a la memoria el acertado comentario de Margrit Eichler, socióloga experta en estudios de igualdad, quien subrayaba en 1988 que el androcentrismo constituye una de las principales formas de sexismo, bajo la cual las mujeres son vistas como sujetos pasivos de la historia, dando como resultado «la construcción del actor como macho» (Eichler, 1988).

Fig. 7. Modelo del hombre cazador. Durante un larguísimo tiempo la comunidad especializada no dudó en considerar que la evolución humana ha sido producto de una actividad exclusivamente masculina: la caza colectiva de grandes animales.

La difícil y compleja labor de cazar en grupo habría generado una excelente coordinación y cooperación entre quienes la practicaban. El esfuerzo para llevar a cabo con éxito tan peligrosa actividad, sumado a la tensión generada entre cazadores y animales, habría sido la causa inductora del desarrollo de las principales características que nos definen como

humanos (el andar bípedo, el desarrollo de un gran cerebro, la fabricación de herramientas o la capacidad de hablar). Sin olvidar que la carne, también a lo largo de mucho tiempo, se ha considerado un componente fundamental y casi único de la dieta del linaje humano (Slocum, 1975).

Cuando, en algunas ocasiones, quienes defendían el modelo decidían registrar cuál era el papel femenino, señalaban que ellas se limitaban a esperar pasivamente a que los hombres le trajeran la carne de sus presas para alimentarse a sí mismas y a sus crías, y por tanto su contribución al surgimiento de las características que definen a un humano fue mínima. Simplemente transmitían a la descendencia aquellos rasgos que los machos habían logrado adquirir con tanto esfuerzo. La persecución y captura de animales acabó entonces por convertirse en la actividad que mejor plasmaba la agresividad y la fuerza masculina, hasta el punto de identificar un sexo con toda la humanidad.

Por esta senda, el modelo del cazador fue aceptado sin mayores dificultades como el motor del proceso evolutivo humano, permaneciendo firmemente implantado tanto en la mentalidad académica como en el imaginario popular. Las luchas y tribulaciones de los cazadores excluían a las mujeres y, por lo tanto, los hombres fueron «la estrella» de esta fantástica película.

Valga señalar aquí que las mujeres científicas han participado, aunque en un número menor que los hombres, en los estudios de la evolución humana; no obstante, hasta hace relativamente poco tiempo, también se han ajustado al pensamiento dominante. Incluso ahora, en el siglo XXI, todavía quedan estudiosos y algunas estudiosas que siguen aseverando, de manera incontestable, que nuestro intelecto, intereses, emociones e incluso vida social básica han sido producto de la adaptación masculina a la peligrosa captura de grandes animales. Un recuerdo de la «fuerza», si lo fue, como reconocimiento de poder y dominio.

Sin embargo, en un creciente sector de la comunidad especializada está cobrando cada vez más fuerza otra perspectiva: las cacerías donde los hombres prehistóricos provistos de rudimentarias herramientas abatían enormes bestias, probablemente nunca ocurrieron en la realidad (Adovasio *et al*., 2007).

Especialistas, claramente insurgentes, que tienen la valentía de revisar y librar una lucha contra las imágenes estereotipadas de las sociedades arcaicas, están subrayando que no existen suficientes pruebas científicas, ya sean las anatómicas, como la morfología de la dentadura o la corpulencia física; o bien las de carácter cultural, alusivas a la posesión de armas eficaces, que apoyen la existencia en un lejano pasado de poderosos cazadores. No se niega su destreza y valentía, sino ese hiperbólico imperio.

La centralidad masculina a lo largo de la evolución humana se ha ido convirtiendo en las últimas décadas en un modelo con unos cimientos cada

vez menos sólidos. Ni el triunfante y agresivo cazador de enormes animales, ni la sumisa y pasiva hembra, parecen tener mucho que ver con lo que revelan hoy las últimas investigaciones (Adovasio, Soffer & Page, 2017). Pocas dudas quedan de que los añejos estereotipos sexistas utilizados para interpretar el pasado se están literalmente cayendo a trozos. A sensu contrario, todo parece indicar que los esfuerzos por conseguir que las distintas especies que nos precedieron puedan encajar dentro del comportamiento propio de la mayor parte de los humanos occidentales modernos sólo conducen a extravagantes errores (Fig. 8).

Fig. 8. Olga Soffer, antropóloga: «Los esfuerzos por conseguir que las distintas especies que nos precedieron puedan encajar dentro del comportamiento propio de la mayor parte de los humanos modernos sólo conducen a extravagantes errores».

No obstante, cambiar los modelos clásicos de interpretación requiere una reevaluación general de ideologías y militancias que poca gente, tanto los especialistas en la materia y los que no lo son, está dispuesta a reconsiderar, y no digamos a rectificar y asumir. Por ello, aunque no haya evidencias de que nuestros antepasados varones capturaran enormes animales salvajes, el discurso androcéntrico sigue estando presente en demasiadas ocasiones.

De lo expuesto se desprende que es imperativo revisar orígenes y difundir una enérgica réplica que impida la pervivencia de vetustos modelos anclados en un considerable número de foros, de los muchos hoy abiertos. Urge despertar y estimular el espíritu crítico y los nuevos hallazgos ante modelos como el androcéntrico de ese hombre cazador, cuya extraordinaria difusión, insistimos, tanto entre expertos y a nivel popular ha sido realmente «contaminante» en lo interpretativo y relatado. Recordemos que las ortodoxias dominantes pueden tener los pies de barro, sobre todo si se construyen sobre creencias y no evidencias.

Las recolectoras: ¿es que sólo han evolucionado los hombres?

Desde la perspectiva que da el tiempo, hoy puede afirmarse que en la primera mitad del siglo XX disciplinas como la antropología, la arqueología, la paleontología, la prehistoria o la biología, sirvieron todas de paraguas para explicar la vida de los primeros humanos según modelos repletos de asunciones sobre los hombres y las mujeres occidentales actuales.

Proyectar la ideología de la sociedad moderna a los tiempos pasados dio origen, según numerosas expertas y expertos, a la poco realista tesis de un hombre paleolítico aprovisionador y una mujer dependiente. Pese a que ese razonamiento no se sustenta ni se refleja en datos científicamente obtenidos, ha mantenido su vigencia largo tiempo debido en esencia a la falta de cuestionamientos críticos y de un simple examen más profundo de los hechos (Gómez, 2004).

A partir de la década de 1970, gracias a que un elevado número de graduadas bien formadas comenzaba a egresar de las universidades, empezó por fin a investigarse, inicialmente en los Estados Unidos y posteriormente en muchos otros países, sobre la participación de las mujeres en los orígenes de la humanidad con un rigor científico que nunca se había seguido antes.

Puntualicemos. La prestigiosa antropóloga feminista norteamericana Sally Linton Slocum fue una de las primeras estudiosas que contribuyó a sacar a la luz el minusvalorado papel asignado a las mujeres en la evolución humana. En 1975 publicó un notable trabajo titulado: *La mujer recolectora: el sesgo masculino de la antropología*, que ponía en duda que las actividades de la caza masculina hubiesen sido el medio principal de subsistencia de los homininos y, al mismo tiempo, enfatizaba la actividad recolectora femenina (Fig. 9). Recordemos que el termino *hominino* hace referencia a todos los miembros del linaje humano, esto incluye a los simios que caminan sobre las extremidades posteriores y poseen un cerebro grande.

Esta investigación tuvo una profunda influencia porque estableció las bases para un examen mucho más detallado del papel de las mujeres en las

sociedades del pasado, y también en las actuales. En el contexto de estos nuevos retos, dos científicas, Nancy Tanner y Adrienne Zihlman, profesoras de la Universidad de California, escribieron sobre los orígenes humanos utilizando la nueva información que estaba emergiendo por fechas ya recientes.

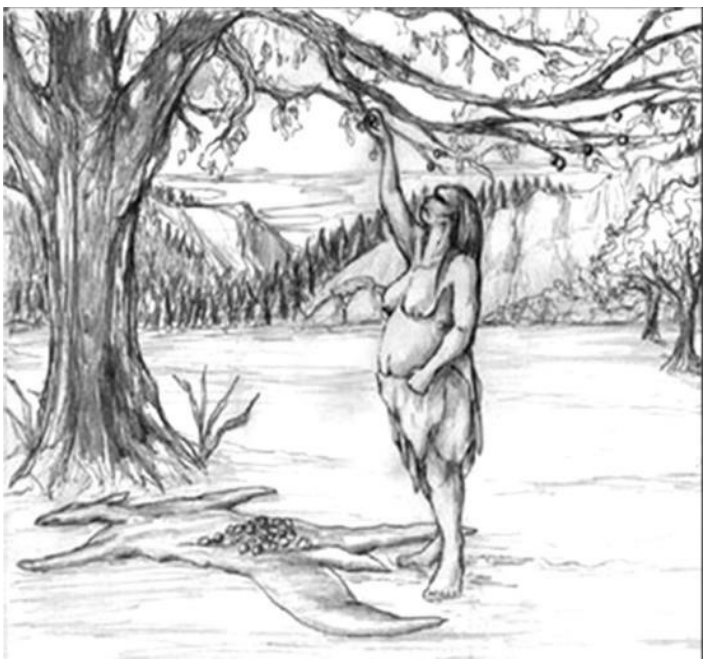


Fig. 9: Modelo de la mujer recolectora. Con los datos recogidos a partir de un amplio espectro de líneas de investigación, diversas científicas expusieron un abundante número de razones para sostener que, durante el proceso de la evolución las mujeres habían sido contribuyentes fundamentales en la dieta alimenticia y, por lo tanto, activas participantes en la subsistencia.

Entre 1976 y 1978, la citadas Tanner y Zihlman concentraron su atención en los primeros homininos y en cuáles podían haber sido las actividades y funciones femeninas. A medida que sus observaciones avanzaban, el hegemónico papel dominante de la caza se iba tornando cada vez más dudoso. Con los datos recogidos a partir de un amplio espectro de líneas de investigación (que comprendía trabajos de campo con primates no humanos, datos etnográficos, estudios de anatomía comparada, indagaciones de paleontología y de prehistoria), estas científicas expusieron un abundante número de razones para sostener una nueva tesis sobre el proceso evolutivo: las mujeres habían sido contribuyentes fundamentales en la dieta alimenticia y, por lo tanto, activas participantes en la subsistencia.

Según Tanner y Zihlman, un gran número de especialistas había pasado por alto que la alimentación humana no pudo haberse basado sólo en la carne y, siguiendo este razonamiento, sugirieron que, si la caza era tarea masculina, probablemente la búsqueda de sustento de origen vegetal habría sido una actividad femenina, lo que desmentía su supuesto sedentarismo y pasividad propios de los modelos más antiguos. En este contexto, junto a otras científicas norteamericanas, se consolidó el modelo de «la mujer recolectora» con el objetivo prioritario de demostrar la importancia de la recolección en la dieta de los homininos y en su comportamiento en general.

El nuevo modelo, como era de esperar, generó un considerable revuelo, y aquí es necesaria una matización. Dado que la mujer recolectora se articuló en los años setenta, ciertos autores pretendieron teorizar sobre su vínculo con el movimiento feminista de esa época. Así, algunos alegaron que constituía un producto del clima social del momento, que estaba impregnado de las tendencias de la moda dominantes y que carecía de rigor científico. Como resultado de estos argumentos, la tesis de la recolectora fue despreciada o ignorada por muchos paleoantropólogos (la mayoría hombres), limitándola a un mero contraataque feminista al hombre cazador.

Llama notablemente la atención que hubiera autores que aseverasen que la mujer recolectora no era resultado de una interpretación viable y objetiva de los datos, y por ello se creyeron con autoridad suficiente como para tachar el modelo de demasiado «ginocéntrico», con sesgo femenino, concluyendo con su erudición que no podía tomarse en serio. Paradójicamente, sin embargo, la tesis del hombre cazador no era merecedora de tales críticas, pese a ser profundamente androcéntrica y carecer de datos rigurosos en los que basarse (Zihlman, 1997). Una dialéctica de «trincheras» que especulaba sobre la materia alimenticia, algo que era lo sustancial.

Mitos que se derrumban

Las investigaciones posteriores a la década de los setenta han puesto de manifiesto, sin embargo, que tanto el modelo del cazador como el de la recolectora son claramente especulativos (Adovasio *et al*., 2007). Esto quiere decir que, en lo que respecta a la división del trabajo y sus fines, ninguno de estos dos modelos está apoyado en datos científicos que los avalen. No obstante, sí resulta claro que la caza organizada de grandes animales no fue el motor de la evolución, pues se trata de una actividad muy posterior al propio formato humano.

De los últimos estudios emana, y es muy importante subrayarlo, que en realidad no existen razones biológicas por las que las mujeres no hubiesen podido participar en la captura de animales, e igualmente, no hay argumentos para pensar que los hombres sean incapaces de recolectar alimentos de origen

vegetal. O, dicho de otra manera, no hay coartada biológica para dividir el trabajo en función del sexo, y por lo tanto esa segregación debería considerarse un producto procedente de postulados socio-culturales insertos en tiempos contemporáneos. Si el hacerse con alimentos era evidentemente los primordial, resulta muy rebuscado buscar culturizar estrategias de aprovisionamiento.

El papel de la dieta en la evolución humana

Desde que comenzaron los estudios sobre los orígenes de la humanidad, un aspecto importante de las investigaciones ha sido la reconstrucción de la dieta de los homininos (Ungar *et al*. 2006). Las versiones sobre qué comían aquellos lejanos antepasados han cambiado considerablemente en los últimos 50 años, aunque pese a los múltiples debates generados, aún no existe consenso entre especialistas.

Hasta hace unas pocas décadas, la mayoría de los evolucionistas consideraba que la humanidad se desarrolló y evolucionó gracias a una alimentación primordialmente carnívora, que habría permitido a los homininos aumentar el tamaño de su cerebro y de su cuerpo sin perder movilidad, agilidad o sociabilidad. Hoy, sin embargo, cada vez más autores sostienen que la carne ha sido sobrevalorada; concretamente, existen vegetales igualmente válidos o complementarios como fuente de alimentos de alta calidad y, además, los efectos de este tipo de nutrientes en el éxito evolutivo probablemente habrían sido alternativos a una exclusiva dependencia cárnica.

Como señalaba en 2012 la investigadora del Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH, Burgos), Ana Mateos Cachorro, la evolución humana está fuertemente relacionada con ciertos rasgos biológicos, pero también lo está con comportamientos alimenticios. Gran parte de los éxitos adaptativos de nuestro linaje pueden atribuirse a las habilidades de aprovisionamiento, preparación y consumo de alimento a través de un abanico más o menos dilatado de recursos.

Las plantas en la alimentación de los homininos

La antropóloga norteamericana, profesora de la universidad alemana de Tübingen, Linda R. Owen, forma parte desde finales de la década de 1990 del grupo de expertos y expertas que sostienen que la importancia de las plantas en la dieta de los homininos ha sido habitualmente subestimada (Fig. 10). Pese a que a menudo se han descrito como comida suplementaria o de emergencia, los estudios más cuidadosos reflejan con claridad que los

alimentos de origen vegetal jugaron un papel vital en las dietas, no solo por su capacidad nutritiva, sino también porque añaden variedad. Y la variación, como es conocido, juega un papel muy importante en la nutrición humana (Owen, 2014).

Fig. 10. Linda Owen, antropóloga: «Cada vez más estudios reflejan con claridad que los alimentos de origen vegetal jugaron un papel vital en las dietas de nuestros antepasados, no solo por su capacidad nutritiva, sino también porque añaden variedad. Y la variación, como es conocido, juega un papel muy importante en la nutrición humana».

En el nuevo ámbito de investigación y debates en que están sumidos los estudios sobre la evolución humana, han cobrado notable relevancia los microfósiles vegetales, porque pueden indicar el empleo de plantas con fines alimenticios, y también de otro tipo de usos. Estos pequeños fósiles son restos microscópicos con una morfología tan definida que los expertos y expertas pueden identificar con certeza de qué vegetal proceden. Incluyen granos de polen, fitolitos, granos de almidón y otras formas menos conocidas (Fig. 11).

Los granos de polen constituyen el gameto reproductor masculino. Los fitolitos son pequeños depósitos minerales formados en las hojas, cáscaras, tallos, frutos y en algunos órganos subterráneos, como raíces, rizomas o tubérculos. Por su parte, los granos de almidón son hidratos de carbono de reserva energética que se depositan formando corpúsculos principalmente en las semillas u órganos subterráneos (Evert, 2006).

Desde el punto de vista arqueológico, los granos de almidón, fitolitos y granos de polen tienen gran valor porque son restos perdurables que las

plantas dejan tras sí cuando mueren y se descomponen. Aunque conocidos desde hace tiempo, su estudio ha ido avanzando intensamente en las últimas décadas, lo que ha convertido a estas partículas vegetales en una poderosa herramienta para intentar deducir el uso humano de las plantas y, también para reconstruir los ambientes del pasado (Owen, 2005).

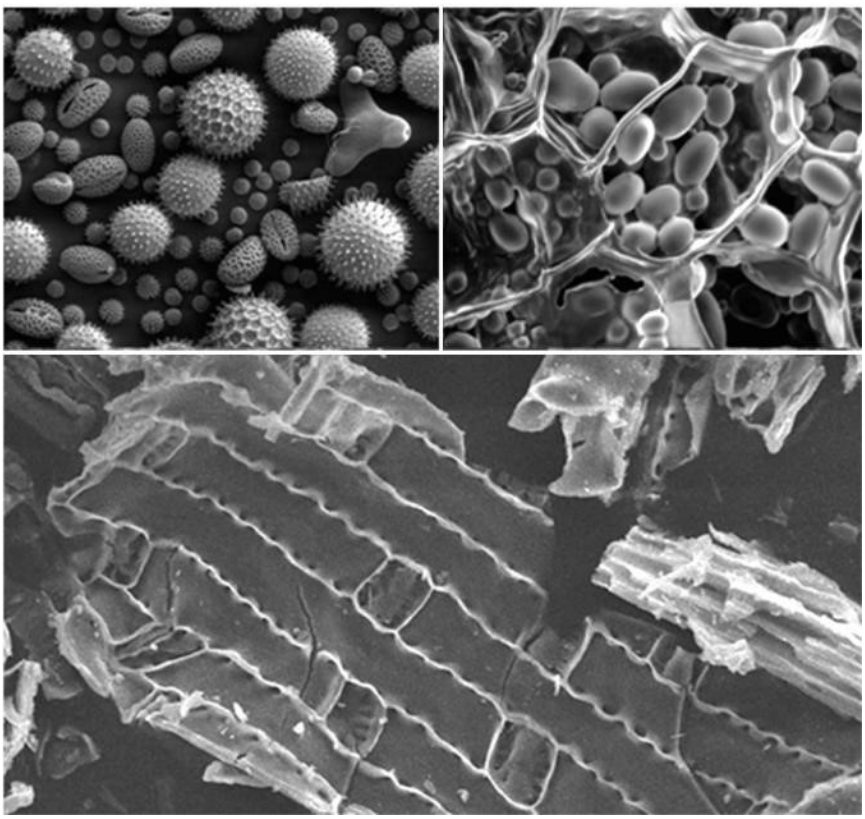


Fig. 11. Los microfósiles vegetales son restos microscópicos con una morfología definida que permite identificar con certeza de qué vegetal proceden. Incluyen principalmente granos de polen, fitolitos, granos de almidón. De arriba a abajo y de izquierda a derecha: granos de polen de varias especies, granos de almidón en células de patata y fitolitos de *Pennisetum purpureum*.

La recuperación de ecosistemas antiguos ha significado un gran impulso renovador porque constituye el punto de partida para conocer los diferentes recursos alimenticios que los homininos tenían a su alcance y las estrategias que seguían para aprovecharlos. Además, también ayuda a visualizar la complejidad de su comportamiento, qué tipo de organización social tenían y, en definitiva, su capacidad para adaptarse al entorno que habitaron.

¿Qué nos dice el registro fósil?

Los restos de homininos, excavados a lo largo de décadas de innumerables investigaciones y en múltiples yacimientos, conforman un registro fósil muy diverso y de gran valor para la ciencia. Los hallazgos incluyen sobre todo huesos del cráneo y del esqueleto poscraneal (del cuello hacia abajo) en distintos grados de conservación. Pero no son los únicos remanentes; en los yacimientos también afloran otros materiales de gran valía para reconstruir vidas y entornos.

Entre los fósiles más abundantes disponibles en paleoantropología destacan los dientes (Fig. 12); a partir de ellos se han obtenido datos reveladores sobre el ambiente en que vivieron nuestros antepasados y sobre los posibles recursos alimenticios que explotaron y fueron parte de sus vidas (Henry, 2012)

Señalemos que los cambios evolutivos que han tenido lugar en la dentadura pueden asociarse a modificaciones en el tipo de dieta. Por ejemplo, los alimentos consumidos, en función de su dureza, dejarán marcas en la superficie dental más o menos intensas (Rosas *et al*., 2013) y, como consecuencia, generan rasgos vinculados al tipo de desgaste: es el llamado microdesgaste que puede detectarse al microscopio. También el tamaño relativo de los dientes fósiles o su análisis químico pueden ofrecer pistas sobre el tipo de alimentación.

Fig. 12. Entre los fósiles más abundantes disponibles destacan los dientes; a partir de ellos se han obtenido datos reveladores sobre los posibles recursos alimenticios que explotaron nuestros antepasados y que fueron parte de sus vidas.

Un componente específico de los dientes es la placa dental, también llamada cálculo dental o «sarro», que se deposita en la dentadura (Fig. 13). Esta placa posee un inesperado valor como indicio o reservorio de información sobre las dietas del pasado. Se forma como consecuencia de la precipitación de minerales en la superficie de los dientes que, en presencia de la saliva atrapa y preserva muchos componentes del entorno, incluyendo bacterias y diversas partículas alimenticias. Todos estos restos con el tiempo se mineralizan y se adhieren fuertemente a la dentadura; cuando el individuo muere se conservan en el contexto arqueológico durante largos períodos de tiempo (Henry, 2012).

Mediante el uso de test bioquímicos y observaciones al microscopio, la placa dental ofrece una fuente fiable de granos de almidón, fitolitos, granos de polen…, entre otros restos, permitiendo inferir de manera directa algunos detalles biográficos de poblaciones humanas antiguas. Los resultados procedentes de numerosos estudios realizados sobre la citada placa han demostrado que los homininos consumían una gran variedad de plantas disponibles en su entorno.

Fig. 13. Un componente específico de los dientes es la placa dental, también llamada cálculo dental o «sarro», que se deposita en la dentadura. Esta placa posee un notable valor como indicio o reservorio de información sobre las dietas del pasado.

Si bien es cierto que los materiales vegetales tienen una naturaleza relativamente perecedera, los últimos hallazgos muestran que los restos de las plantas están casi siempre presentes en los contextos arqueológicos (Adovasio *et. al*, 2007). Diversas indagaciones realizadas sobre polen, esporas, fitolitos, granos de almidón, semillas y otros restos vegetales revelan la variedad de plantas que existieron en regiones habitadas, al tiempo que contribuyen a mejorar nuestros conocimientos sobre la nutrición prehistórica y a percibir otros usos del material vegetal.

La asombrosa complejidad dietética revelada por estudios cada vez más numerosos, están contribuyendo en gran medida a derrumbar la estereotipada imagen de aquellos poderosos cazadores luchando denodadamente contra enormes animales como el mamut o el tigre de dientes de sable, para conseguir carne como alimento fundamental.

Lo expuesto es solo un pequeño botón de muestra de la imagen renovada que viene surgiendo con fuerza en los últimos años sobre el valor de las plantas, hasta ahora minusvalorado por la investigación convencional sobre las poblaciones ancestrales. Y por añadidura, el panorama se enriquece aún más porque las indagaciones recientes sobre la dieta antigua no se han centrado solo en el reino vegetal. También el variado uso de alimentos de origen animal, ha explorado otra sugerente senda, reveladora de una nueva dimensión en los hábitos alimenticios de esos ancestros y fauna cohabitante.

Los animales pequeños en la dieta

En las últimas décadas, numerosas expertas, apoyadas por algunos colegas varones, han empezado a poner en tela de juicio que nuestros antepasados obtuvieran carne para su alimentación gracias a memorables cacerías en las que participaban solo los hombres. Pese a que tradicionalmente los mamíferos pequeños (menores de 20 kg), es decir, las aves, los insectos o los animales acuáticos, se han considerado como recursos menores con poco valor, y por lo tanto apenas se han tenido en cuenta, hoy se asume que con toda probabilidad representaron una rica fuente alimenticia que los homininos seguramente supieron explotar (Owen, 2005).

Concretamente, en la Península Ibérica se han encontrado diversos yacimientos confirmando que, al menos durante el Paleolítico Medio (hace entre 300.000-40.000 años), la dieta humana incluía animales de pequeño tamaño. En la costa gibraltareña, por ejemplo, existen diversos refugios, como la cueva de Gorham situada al este sobre el Mediterráneo, donde un equipo del Museo de Gibraltar, dirigido por el acreditado zoólogo y paleontólogo Clive Finlayson, tras años de novedosas investigaciones, parece confirmar que los habitantes del lugar eran un grupo humano que sabía

aprovechar muy bien el ambiente en que vivían incluida la fauna presencial (Finlayson, 2010).

Según ha podido detectar el citado equipo del museo, en el sur de Europa los mamíferos de gran talla representaban en el pasado sólo un componente escaso del total de alimento disponible. De hecho, sus resultados muestran que más del 80% de los huesos conservados en las cuevas y que probablemente servían de alimento, pertenecían a conejos, liebres y otros animales de poca talla.

En el año 2014, la historiadora española experta en arqueología Ruth Blasco, y Clive Finlayson, junto a otros colegas, publicaron un artículo en el que mostraban que las palomas silvestres (*Columba livia*), formaron parte de la dieta neandertal (Fig. 14). Llegaron a dicha conclusión tras analizar cuidadosamente diversos huesos de estas aves, descubiertos en la cueva de Gorham, en los que detectaron marcas de cortes resultantes del uso de herramientas líticas, lo que puede indicar que aquellas aves habrían sido descuartizadas. Asimismo, también aparecen huellas de dientes humanos. Todo ello pone de manifiesto, según la investigadora, que los animales pequeños podrían haber formado parte de la dieta de los homininos (Blasco, 2014).

Fig. 14. En el año 2014, la arqueóloga Ruth Blasco y el paleontólogo Clive Finlayson, tras analizar cuidadosamente restos óseos en la cueva de Gorham (Gibraltar), demostraron que las palomas silvestres (*Columba livia*) formaron parte de la dieta neandertal.

A lo expuesto hay que añadir que se han recogido y publicado numerosas evidencias de que los animales acuáticos, como moluscos, peces y mamíferos, constituyeron una importante fuente alimenticia para aquellas

poblaciones de homininos que habitaron en las proximidades de lagos, lagunas, ríos o mares (Stringer, 2008). En las cuevas gibraltareñas, se han encontrado significativas evidencias del procesado y consumo no solo de moluscos, sino también de peces y de mamíferos marinos, como focas monje del Mediterráneo (*Monachus monachus*), por parte de los pobladores del lugar de hace entre 300.000-40.000 años (Paleolítico Medio) (Fig. 15).

Es necesario tener presente que los restos de animales pequeños (liebres, zorros, conejos, perdices, faisanes, codornices, patos, gansos, peces, moluscos y un largo etcétera) son evidentemente más difíciles de encontrar y analizar que los grandes, y por ello hay más dificultades para testificar su intensidad de uso y calidad como fuente de alimentación. Además, es cierto que aún resta por calibrar un enorme trabajo (recoger, sintetizar y revisar toda la información que existe al respecto). Sin embargo, hoy se cuenta cada vez con más señales que indican que su papel en la dieta de los homininos fue de notable importancia (Adovasio *et al*., 2007). Probablemente, mucho mayor de la que los «modelos oficiales» están dispuestos a sostener con su fijación en el sustento proporcionado por las grandes especies.

Fig. 15. En las cuevas gibraltareñas se han encontrado significativas evidencias del procesado y consumo por parte de los pobladores del lugar (hace entre 300.000-40.000 años) de moluscos, peces y mamíferos marinos, como focas monje del Mediterráneo (*Monachus monachus*).

En suma, el nuevo escenario que conforman los datos más recientes nos permite constatar que identificar la caza solo masculina de grandes animales como mamuts, tigres u osos gigantescos, con el motor de la evolución humana, ha sido un modelo producto de un imaginario sexista carente del suficiente rigor científico. El número de yacimientos que refuerzan la estrategia de explotación de un amplio abanico de recursos crece día a día, dejando, una vez más, al «gran cazador» acorralado entre los mitos de la prehistoria.

La arqueología: interpretando utensilios antiguos

La arqueología es una disciplina científica fundamental para desentrañar cómo se han desenvuelto las vidas de los pueblos más o menos lejanos en el tiempo. Tiene como fin el estudio e interpretación de los restos materiales, tanto remotos como más recientes, que son resultado de la actividad humana, pues constituyen el único medio disponible para acceder a la mayor parte de nuestro pasado, ya que, no debemos olvidarlo, el 90% del mismo transcurrió sin sistemas de escritura (Adovasio *et al*., 2007).

Los restos arqueológicos se llaman *artefactos* y su conjunto recibe el nombre de *registro arqueológico*, el cual ha ido creciendo con el tiempo y hoy es en su análisis altamente complejo y variado.

La arqueología de género es una especialidad relativamente reciente que se ocupa de recuperar a la mitad femenina de los diversos pueblos del mundo, altamente oculta y olvidada hasta hace muy poco tiempo debido a la dominante visión exclusivamente masculina de nuestro pasado (Sanahuja, 2002).

Un aspecto destacado de la arqueología de género radica en denunciar el profundo arraigo alcanzado por el discurso androcéntrico que nos ha transmitido la idea de que quienes manipulaban las piedras, u otros materiales, eran afanados varones intensamente dedicados a la difícil tarea de la talla, minusvalorando o ignorando la participación femenina (Sanahuja, 2002). En la actualidad, cada vez resulta más difícil mantener esas visiones sexistas de las sociedades antiguas. Nuevas formas de interpretar los datos desde perspectivas más holísticas y englobadoras están abriendo, no sin obstáculos y muchos esfuerzos, prometedores y sugerentes caminos ampliando horizontes a otras miradas.

¿Sólo los hombres fabricaban herramientas?

Los modelos más tradicionales han dado por hecho que, debido a su menor fuerza física y escasa creatividad, las mujeres supuestamente eran incapaces de tallar la piedra o cualquier otro material. A lo sumo, como ha denunciado en diversas ocasiones la arqueóloga y profesora de la Universidad de Berkeley, Margaret Conkey, a las féminas se les ha concedido aptitud para generar una tecnología poco hábil y de mínima calidad en comparación con la masculina (Conkey, 1997).

Parece lógico inferir, sin embargo, que en las sociedades paleolíticas nadie podía permanecer ocioso y que la lucha por la supervivencia implicaba inevitablemente el uso de herramientas para hacer más eficiente la labor de contribuir y supervivir. En este contexto, resulta inverosímil que las mujeres,

necesariamente activas en un entorno duro y en ocasiones probablemente difícil u hostil, cada vez que necesitasen una herramienta tuvieran que pedirle a un compañero varón que se las hiciera o que se las reparara. Lo más razonable es pensar que ellas, que eran inteligentes y fuertes, fuesen capaces de elaborar, manejar y mantener sus propios utensilios (Fig. 16).

En este contexto, Margaret Conkey pronunciaba una frase que resonó en los oídos de la comunidad científica: «No podemos interpretar el material acumulado durante miles de años afirmando que todo él está relacionado con actividades masculinas». Ciertamente, Conkey formó parte de aquellas profesionales que denunciaron con voz alta y clara que la existencia de un paradigma científico presidido por lo masculino era el principal responsable de la ausencia y/o invisibilidad de las mujeres en las sociedades del pasado (Conkey, 1997).

Por su parte, la arqueóloga de la Universidad de Tübingen, Linda Owen, tras cuidadas investigaciones etnográficas, ponía de manifiesto en 2005 que las mujeres de gran número de sociedades del Ártico y Subártico son capaces de grabar o cincelar por sí mismas diversos materiales, ya fueran la piedra, el marfil o cualquier otra materia prima.

Fig. 16. El registro arqueológico disponible no permite afirmar quien elaboró los utensilios descubiertos.

Con posterioridad, partiendo de una argumentada crítica hacia la concepción sesgada que asocia el trabajo de la piedra al hombre y al cazador de manera exclusiva y monolítica, la antropóloga Kathryn Weedman Arthur, en 2010 demostraba que tal asociación es más bien fruto de lugares comunes, ideología y prejuicios historiográficos, y no de hechos probados.

Mediante un riguroso trabajo de investigación, basado en la observación de un grupo de mujeres Konso (sur de Etiopía), Kathryn W. Arthur ha demostrado que ellas tallan, usan y desechan diversas herramientas de piedra. Dado que la tecnología lítica de estas mujeres demuestra un excelente nivel de habilidad, el cual queda reflejado en la calidad de los conjuntos de utensilios que producen, la investigadora sugiere que los arqueólogos deberían considerar que las mujeres del Paleolítico muy bien podrían haber sido responsables al menos de una parte de las primeras tecnologías líticas conocidas (Arthur, 2010).

Kathryn W. Arthur concluye que el trabajo de las mujeres Konso ofrece «una alternativa al modelo del hombre fabricante de herramientas y redefine los roles de género occidentales considerados "naturales"» (Fig. 17). Como consecuencia, Kathryn W. Arthur concluye que no hay coartada biológica para hacer segregaciones en función del sexo, y por lo tanto tales divisiones solo son elucubraciones nacidas desde postulados socio-culturales cargados de prejuicios.

En suma, son diversas las investigaciones que prueban, y es muy importante subrayarlo, que no existen razones biológicas por las que las mujeres no puedan tallar la piedra o cualquier otro tipo de material. Esta deducción concluyente, contrapone su aseveración al argumento convencional y masculinizador de que ellos monopolizaban la construcción y eventuales usos de esos útiles que ayudaban a sobrevivir y prosperar.

La división sexual del trabajo: ¿Jerarquías laborales en el Paleolítico?

Durante largo tiempo, la mayoría del colectivo académico masculino ha sostenido que la separación de tareas en función del sexo se habría originado por diferencias biológicas y, por tanto, sería un hecho universal que justifica que las mujeres solo realizasen una serie limitada de actividades «propias de su sexo». Actualmente, sin embargo, distintas autoras, apoyadas por cada vez más colegas varones y basándose en los hallazgos más recientes, insisten en que la división sexual del trabajo debe considerarse un constructo social, o sea, una actividad que no es innata sino el producto de la historia cultural y contextual en sus diversas dimensiones (Owen, 2014).

Como apuntaba en 2004 la profesora de la Universidad Autónoma de Barcelona, Verena Stolke, ya en los años 30, la conocida antropóloga estadounidense Margaret Mead (1901-1978) había expuesto una reflexión sobre la división sexual de los roles sociales. La experta mantenía que los roles reputados como femeninos y masculinos lo eran, esencialmente, por cuestión de convenciones culturales, ya que son objeto de aprendizaje en todas las sociedades. Además, señalaba, algunas sociedades mal llamadas

«primitivas» viven de manera mucho más armoniosa e igualitaria que las nuestras (Mead, 1935).

Fig. 17. Kathryn W. Arthur (2010) concluye que no hay coartada biológica para hacer segregaciones en función del sexo, y por lo tanto tales divisiones solo son elucubraciones nacidas desde postulados socioculturales cargados de prejuicios. El trabajo de las mujeres Konso (Etiopía), ofrece una clara prueba de que las mujeres puedan tallar la piedra o cualquier otro tipo de material.

Sin pretender profundizar en los debates inherentes a un tema complejo y muy extenso, sí creemos necesario incorporar a la cuestión una faceta significativa: si en algún momento a lo largo de nuestra historia evolutiva, las mujeres y los hombres empezaron a desempeñar labores distintas, tal cosa

no tendría inexorablemente que implicar que unas tareas fueran socialmente más valoradas que otras.

En otras palabras, la división del trabajo en función del sexo no conduce necesariamente a la subordinación de un colectivo frente a otro. La comunidad académica, sin embargo, al equiparar diferentes tareas con jerarquías de desigualdad, ha impulsado y fortalecido esa tendencia generalizada que presupone la universalidad del dominio masculino, provocando importantes distorsiones al interpretar los orígenes de las sociedades humanas.

La antropóloga Margaret Ehrenberg, en su libro *Mujeres en la Prehistoria,* considerado por diversos autores como una valiosa fuente de información y análisis de evidencias antiguas, fue una de las pioneras en sostener que entre los primeros homininos recolectar productos de origen vegetal o conseguir carne, eran actividades que tenían igual valor para la supervivencia del grupo, y por tanto quienes más recolectaban disfrutaban del mismo estatus que quienes aportaban alimentos de origen animal. Las tareas serían entonces complementarias o diferentes, pero igualmente necesarias y valoradas (Ehrenberg, 1989).

Las tesis más recientes sostienen que no hay razones para suponer que todas las sociedades del pasado presentaran la opresión de un sexo por el otro (Lents, 2015). Es posible que en muchas colectividades estratificadas las posiciones más altas en cualquier campo pudieran estar abiertas a favorecer a unos u otras. Muy bien pudo existir, en muchos supuestos, una convivencia igualitaria en vez de caracterizada por el dominio masculino. La opresión de los hombres sobre las mujeres no habría sido tan universal como tradicionalmente se ha creído: nuevos hallazgos que estimulan el debate. La necesidad de cooperación relegaría a la subordinación de papeles, en múltiples las tareas.

La polémica sobre la división sexual del trabajo y sus orígenes encendió aún más el debate en 2006 debido la publicación de un artículo firmado por los antropólogos de la Universidad de Arizona, Steven L. Kuhn y Mary C. Stiner. Tras un minucioso estudio de numerosos huesos fósiles de *Homo neanderthalensis*, detectaron que estos huesos presentaban diversas cicatrices, probablemente resultantes de fracturas producidas por la dureza de las condiciones de vida de aquellos humanos (Kuhn & Stiner, 2006).

Los autores separaron los restos óseos procedentes de hombres y de mujeres y los analizaron con gran detalle. Tras sus metódicas observaciones, llegaron a la conclusión de que no había diferencias en la morfología ni en el patrón de las cicatrices encontradas en los restos de uno y otro sexo. Interpretaron este hecho asumiendo que tal similitud sólo podía atribuirse a que las heridas óseas tenían un origen muy parecido y que, por lo tanto, supuestamente las mujeres y los hombres neandertales llevaban vidas semejantes y realizaban trabajos análogos (Fig. 18).

Fig. 18. Los esqueletos de las mujeres neandertales estaban tan robustamente construidos que parece improbable que ellas simplemente se sentaran en casa cuidando a sus hijos.

Además, Kuhn y Stiner certificaron que la evidencia empírica señalaba que las mujeres neandertales eran personas fuertes y autosuficientes, muy parecidas anatómicamente a sus compañeros varones. Esas pruebas contradecían el atribuido comportamiento sedentario femenino, una hipótesis que resultaba, cuanto menos, poco coherente. En palabras de los investigadores: «Los esqueletos de las mujeres neandertales estaban tan robustamente construidos que parece improbable que ellas simplemente se sentaran en casa cuidando a sus hijos» (Kuhn & Stiner, 2006).

En suma, en la cultura neandertal los hombres y las mujeres dan la impresión de haber realizado labores muy semejantes entre sí, lo que no impediría, advierten los científicos, que desempeñaran algunas labores diferentes. Eso sí, siempre dentro de un esquema general compartido.

En los últimos años, también se han realizado estudios basados en el examen de los dientes fósiles y en el patrón del desgaste dental observado. Un equipo español, compuesto por la doctora en paleontología Almudena Estalrrich y el acreditado experto en neandertales, profesor de investigación del CSIC y director del grupo de paleoantropología del Museo Nacional de Ciencias de la Naturaleza (Madrid), Antonio Rosas, publicaban en 2015 un interesante estudio centrado en los dientes fósiles de *Homo neanderthalensis* y su posible relación con la división sexual del trabajo (Fig. 19).

Fig. 19. Antonio Rosas y Almudena Estalrrich muestran una ilustración en la que los neandertales se ayudan de la boca, como si se tratara de una «tercera mano», para realizar diversas tareas. (Comunicación CSIC).

La investigación desvelaba un perceptible desgaste dental en los incisivos y los caninos; unas marcas que sugerían que los neandertales habrían usado la dentadura para manipular objetos al sujetarlos o sostenerlos con la boca tal como si fuese una «tercera mano». Lo sorprendente de este estudio fue que ambos sexos presentaban huellas ligeramente distintas. Diferencias en el desgaste que, aunque sutiles, parecen indicar que las mujeres y hombres neandertales utilizaban sus dientes con fines algo distintos. Cabría entonces pensar que aquellos humanos dividían algunas de sus faenas entre mujeres y hombres (Estalrrich & Rosas, 2015). Y siendo esto así, tampoco lo sería la pretendida subordinación femenina.

Los autores no tienen claro qué actividades eran las que realizaba cada género, pero suponen que la especialización o división del trabajo solo estaba limitada a unas pocas labores. «Lo que hemos descubierto ahora es que las estrías detectadas en las piezas dentales de las mujeres adultas son más largas que las encontradas en los hombres adultos. Por eso suponemos que las tareas que realizaban eran diferentes», puntualiza Antonio Rosas.

Dado que los fósiles de neandertales con que hoy se cuenta revelan que las mujeres eran fuertes y vigorosas, parece razonable pensar que con toda probabilidad ellas participaban en la vida comunitaria como sujetos activos, trabajando codo con codo junto a los hombres con el fin de sobrevivir en aquellos ecosistemas tan duros y difíciles.

Comentario final: piezas destacadas que articulan la complejidad del tema

El conocimiento hoy disponible pone de manifiesto cada vez con más coherencia que las mujeres han desarrollado múltiples actividades durante la evolución de nuestro linaje. Es probable que en el pasado los quehaceres masculinos no tuviesen mayor protagonismo ni centralidad que los femeninos y, por lo tanto, la separación y jerarquización de las tareas no habría sido tan universal, antigua y natural como se ha creído.

No obstante, los estereotipos sexuales continúan aún vigentes en nuestra sociedad, pese a que diversos estudios realizados en las últimas décadas han puesto claramente en tela de juicio la imagen reinante hasta hace poco sobre la insignificancia del papel económico y cultural de las mujeres en las sociedades paleolíticas. De hecho, sirven de pretexto argumental a cierto número de investigadores que pretenden, a partir de estereotipos anquilosados y cuestionados, adjudicar determinadas funciones sociales a las mujeres del pasado. Se trata de un forzado intento por describir las sociedades antiguas (incluso muy antiguas) como si fueran un calco de la sociedad occidental del presente (el sesgo del presentismo). Una cantinela que termina distorsionando los orígenes ancestrales del comportamiento humano.

En suma, el añejo modelo femenino de sumisión, pasividad y dependencia, tan querido y alardeado por el pensamiento convencional, se está desmoronando con gran estruendo. Como resultado, cambia el paradigma dominante: surge toda una revolución y reconversión de ideas-fuerza en esa nueva mirada interpretativa.

Es verdaderamente sorprendente y hasta patético que, en la comunidad científica exista esa cerrazón pese a la evidencia empírica del comportamiento y protagonismo femenino. Actitud sujeta a imperativos y supuestos claramente androcéntricos. Algo que interpela más, mucho más, a los rasgos psicológicos y culturales de los personajes convencionales que a los hechos históricos.

Bibliografía

ADOVASIO, J.M., OLGA SOFFER & JAKE PAGE (2008). *El sexo invisible. Una nueva mirada a la historia de las mujeres*. Lumen. Barcelona.

ARTHUR, KATHRYN WEEDMAN (2010). Feminine knowledge and skill reconsidered: women and flaked stone tools. *American Anthropologist* 112(2): 228-243.

BLASCO, RUTH, C. FINLAYSON, J. ROSELL, A.S. MARCO, S. FINLAYSON & G. FINLAYSON (2014). The earliest pigeon fanciers. *Scientific Reports* 4(1): 1-7.

CONKEY, MARGARET (1997). Mobilizing ideologies: Paleolithic "Art", gender trouble and thinking about alternatives, pp: 172-207. En L. Hager (ed.), *Women in Human Evolution*. Routledge. London & New York.

EHRENBERG, MARGARET (1989). *Women in Prehistory*. British Museum Publications. London.

EICHLER, MARGRIT (1988). *Nonsexist research methods. A practical guide*. Allen & Unwin. Boston.

ESTALRRICH, ALMUDENA & A. ROSAS (2015). Division of labor by sex and age in Neandertals: an approach through the study of activity-related dental wear. *Journal of Human Evolution* 80: 51-63.

EVERT, R.F. (2006). *Esau. Anatomía Vegetal*. 3 ed. (Botánica). Omega. Barcelona.

FINLAYSON, C. (2010). *El sueño del Neandertal*. Crítica. Barcelona

GÓMEZ, AMPARO (1995). Racionalidad y normatividad en el conocimiento científico. *Isegoría* 12:148-159.

GÓMEZ, AMPARO (2004). *La estirpe maldita. La construcción científica de lo femenino*. Minerva Ediciones. Madrid.

HAGER, LORI. (1997). Sex and gender in Paleoanthropology, pp: 1-28. En L. Hager (ed.), *Women in Human Evolution*. Routledge. London & New York.

HENRY, AMANDA (2012). Recovering dietary information from extant and extinct primates using plant microremains. *International Journal of Primatology* 33: 702-715.

HUBBARD, RUTH (1979). Have only men evolved?, pp. 7-36. En R. Hubbard, M.S. Henifin & B. Fried (eds), *Women look at biology looking at women*. MA: Schenkman. Cambridge.

JOLY, ALISON (1997). Social intelligence and sexual reproduction: evolutionary strategies, pp: 262-269. En M. Morbeck, A. Galloway & A. Zihlman (eds.), *The evolving female. A life-history perspective*. Princeton University Press.

KUHN, S.L. & MARY C. STINER (2006). What's a mother to do? The division of labor among Neandertals and modern humans in Eurasia. *Current Anthropology* 47(6): 953-981.

LENTS, N. (2015). Did Neanderthals have gender roles in their division of labor? The Human Evolution Blog. https://thehumanevolutionblog.com/2015/04/12/did-neanderthals-have-gender-roles-in-their-division-of-labor/.

MARTÍNEZ PULIDO, CAROLINA (2012). *La senda mutilada. La evolución humana en femenino*. Minerva-Biblioteca Nueva. Madrid.

MATEOS CACHORRO, ANA (2012). Los orígenes de la alimentación humana: una perspectiva evolutiva. Centro de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH). https://cir.cenieh.es/handle/20.500.12136/2393

MEAD, MARGARET (1935). *Sex and temperament in three primitive societies*. W. Morrow & Company. New York. Peren. an impr. of HarperCollins Publ., 2003.

OWEN, LINDA R. (2005). *Distorting the past: gender and the division of labor in the European Upper Paleolithic*. Kerns Verlag. Tübingen.

OWEN, LINDA R. (2014). Clichés de la Edad de Piedra. *Mente y Cerebro* 67: 16-21.

PÉREZ SEDEÑO, EULALIA (1999). Feminismo y estudios de ciencia, tecnología y sociedad: nuevos retos, nuevas soluciones, pp: 17-37. En M. Barral, C. Magallón, C. Miqueo & M.D. Sánchez (eds.), *Interacciones Ciencia y Género*. Icaria, Barcelona.

QUEROL, MARÍA ÁNGELES & C. TRIVIÑO (2004). *La mujer en el origen del hombre*. Ediciones Bellaterra. Barcelona.

ROSAS, A., A. ESTALRRICH, S. GARCÍA-VARGAS, A. GARCÍA TABERNERO, R. HUGUET, C. LALUEZA-FOX & M. DE LA RASILLA (2013). Identification of Neandertal individuals in fragmentary fossil assemblages by means of tooth associations: The case of El Sidrón (Asturias, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 12(5): 279-291.

SANAHUJA YLL, MARÍA ENCARNA (2002). *Cuerpos sexuados, objetos y prehistoria*. Cátedra. Madrid.

SLOCUN, SALLY LINTON. (1975). Women the gatherer: male bias in anthropology, pp: 36-50. En R.R. Reiter (ed), *Toward an anthropology of women*. University of Illinois Press.

STOLKE, VERENA (2004). La mujer es puro cuento: la cultura del género. *Revista de Estudos Feministas*, *Florianópolis* 12(2): 77-105.

STRINGER, CHRIS J., C. FINLAYSON, R.N.E. BARTON, Y. FERNÁNDEZ-JALVO, I. CÁCERES, R.C. SABIN *et al.* (2008). Neanderthal exploitation of marine mammals in Gibraltar. *PNAS* 105(38): 14319-14324.

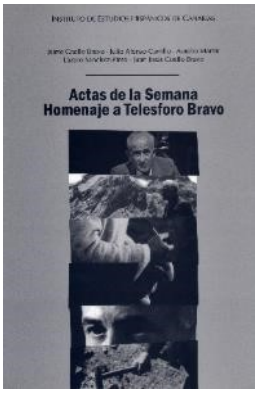
TANNER, NANCY. & ADRIENNE ZIHLMAN (1976). Women in evolution: Part I: Innovation and selection in human origins. *Signs* 1(3): 585-608.

UNGAR, P.S., F.E. GRINE & M.F. TEAFORD (2006). Diet in early *Homo*: A review of the evidence and a new model of adaptive versatility. *Annual Review of Anthropology* 35: 209-228.

ZIHLMAN, ADRIENNE (1997). The Paleolithic glass ceiling: Women in human evolution, pp: 91-113. En L. Hager (ed.), *Women in human evolution*. Routledge. London & New York.

Títulos previos de la colección

‘Semana Científica Telesforo Bravo’



Actas de la Semana Homenaje a Telesforo Bravo (2006) – 147 pp.

[ISBN 84-611-0482-X]

Jaime Coello Bravo - El hombre que hablaba con las piedras. Una visión de la vida de Telesforo Bravo.

Julio Afonso-Carrillo - Amenazas a la diversidad de plantas marinas por el desarrollo urbano en el litoral: el ejemplo de Puerto de la Cruz.

Aurelio Martín - Aportaciones de D. Telesforo Bravo al conocimiento de la fauna de vertebrados terrestres de las islas Canarias.

Lázaro Sánchez-Pinto - Don Telesforo y la Macaronesia.

Juan Jesús Coello Bravo - Telesforo Bravo y la teoría de los deslizamientos gravitacionales.

Reflexiones sobre una naturaleza en constante evolución (2007) – 155 pp.

[ISBN 978-84-61189-571]

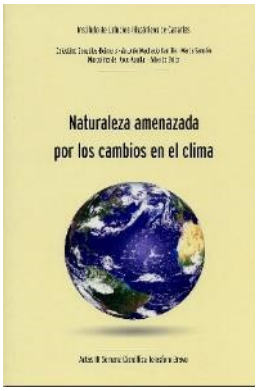
Luis Espinosa García - Recordando a Telesforo Bravo.

Joaquín Araujo - ¿Es compatible turismo y medio ambiente?

Octavio Rodríguez Delgado - El paisaje vegetal de Las Cañadas: su transformación por la intervención humana.

Guillermo Delgado – Colonización y evolución de vertebrados canarios: reptiles, aves y mamíferos.

Eustaquio Villalba - Evolución del conocimiento geológico de Tenerife.



Naturaleza amenazada por los cambios en el clima (2008) – 147 pp.

[ISBN 978-84-61264-568]

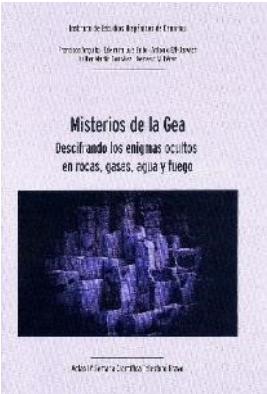
Emilio González Reimers - Paleodieta y paleonutrición.

Antonio Machado Carrillo - Estudiando a los chascones, récord de biodiversidad en Canarias.

Marta Sansón - Arrecifes y manglares: ecosistemas en la frontera entre la tierra y el mar.

Marcelino del Arco Aguilar - La flora y la vegetación canaria ante el cambio climático actual.

Alberto Brito - Influencia del calentamiento global sobre la biodiversidad marina de las islas Canarias.



Misterios de la Gea. Descifrando los enigmas ocultos en rocas, gases, agua y fuego (2009) – 172 pp.
[ISBN 978-84-613-4817-6]

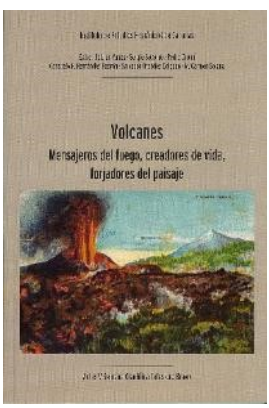
Francisco Anguita - Marte y la Tierra: historia de dos planetas.

Edelmira Luis Brito - Los recursos hídricos de La Caldera de Taburiente.

Antonio Eff-Darwich - Tenerife bajo las leyes de la física.

Esther Martín González - El legado paleontológico de nuestras islas: un patrimonio a conservar.

Nemesio M. Pérez - Emisiones difusas, dispersas y silenciosas de dióxido de carbono en los volcanes.



Volcanes. Mensajeros del fuego, creadores de vida, forjadores del paisaje (2010) – 156 pp.
[ISBN 978-84-614-3579-1]

Esther Beltrán Yanes - Conviviendo con volcanes en el Valle de Santiago: el paisaje de la comarca de Santiago del Teide antes de la erupción del Chinyero en 1909.

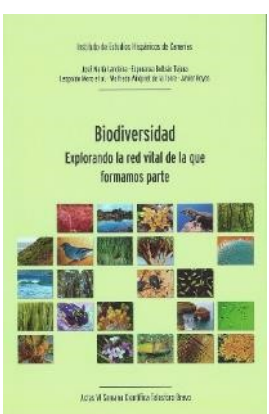
Segio Socorro - Cavidades volcánicas de Canarias. Tipos y génesis.

Pedro Oromí - La fauna subterránea de Canarias: un viaje desde las lavas hasta las cuevas.

Consuelo E. Hernández Padrón - El desconocido y sorprendente mundo de los líquenes que pueblan las lavas.

Salvador Ordóñez Delgado – Estudio de la erupción del Chinyero por Lucas Fernández Navarro, una investigación vulcanológica pionera.

M. Carmen Solana - Peligros asociados a las erupciones de Tenerife, su impacto y reducción en caso de erupción futura.



Biodiversidad. Explorando la red vital de la que formamos parte (2011) – 190 pp.
[ISBN 978-84-615-3089-2]

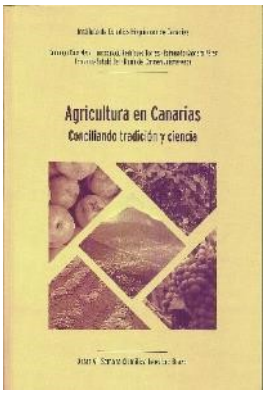
José María Landeira – Plancton: un universo marino diverso y desconocido.

Esperanza Beltrán Tejera – Los hongos: notables protagonistas en la biodiversidad canaria.

Leopoldo Moro, Juan José Bacallado y Jesús Ortea – Babosas marinas de las islas Canarias.

Wolfredo Wildpret de la Torre – Reflexiones sobre la biodiversidad canaria en el año internacional de la biodiversidad.

Javier Reyes – Sebadales: explosión de biodiversidad en desiertos de arena submarinos.



Agricultura en Canarias. Conciliando tradición y ciencia (2012) – 174 pp.
[ISBN 978-84-616-0641-2]

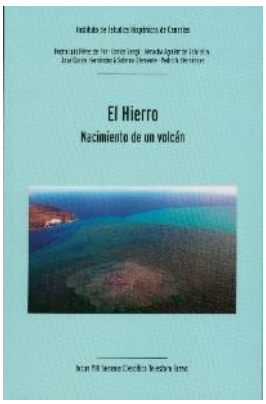
Domingo Ríos Mesa – Las papas antiguas de Canarias: origen y diver-sidad.

Inmaculada Rodríguez Torres – Patrimonio vitícola de Canarias.

Raimundo Cabrera Pérez – Control de plagas agrícolas: una historia de ida y vuelta.

Fernando Sabaté Bel – Recuerdos del futuro: la experiencia vernácula y la sostenibilidad.

María del Carmen Jaizme-Vega – La vida en el suelo. Papel de los micro-organismos en la agroecología.



El Hierro. Nacimiento de un volcán (2013) – 179 pp.
[ISBN 978-84-616-5651-6]

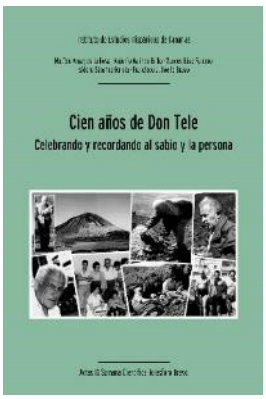
Pedro Luis Pérez de Paz – El Hierro: volcán de naturaleza y melancolía.

Carlos Sangil – Cambios en la biodiversidad vegetal submarina del Mar de Las Calmas tras la erupción volcánica de La Restinga: una oportunidad para profundizar en el conocimiento de los ecosistemas marinos de Canarias.

Natacha Aguilar Soto, Mark Jonson, Patricia Arranz, Alejandro Escánez, Cristina Reyes, Agustina Schiavi, Meter Madsen y Alberto Brito – Volcanes, zifios y otros valores naturales de las aguas profundas de El Hierro.

José Carlos Hernández y Sabrina Clemente – Reservas marinas, cambio climático y catástrofes naturales: el caso del Mar de Las Calmas en la isla de El Hierro.

Pedro A. Hernández – La erupción volcánica de El Hierro: la importancia de vigilar los volcanes.



Cien años de Don Tele. Celebrando y recordando al sabio y la persona (2014) – 157 pp.
[ISBN 978-84-617-1648-7]

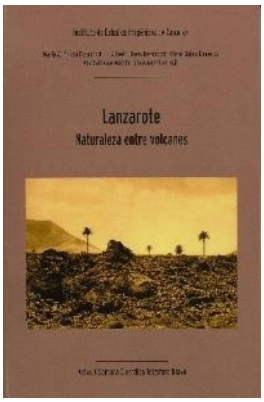
Matilde Arnay de la Rosa – Las observaciones arqueológicas de un natu-ralista.

Antonio Galindo Brito – Metabolitos secundarios y defensas de las plantas.

Marcos Báez Fumero – Un paseo por los Parques Nacionales del mundo.

Isidoro Sánchez García – Telesforo Bravo, maestro de la convivencia.

Francisco Javier Coello Bravo – Telesforo Bravo, una vida a la búsqueda del agua.



Lanzarote. Naturaleza entre volcanes (2015) – 185 pp.
[ISBN 978-84-608-1557-0]

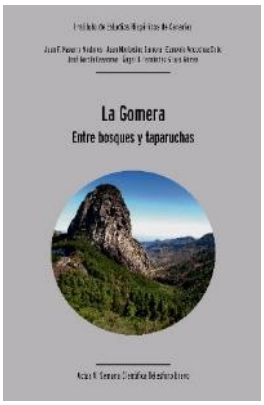
María Antonia Perera Betancort – Arqueología de Lanzarote. Particularidades insulares.

J. Alfredo Reyes Betancort – Las hijas de Lanzarote. Un paseo por su flora endémica.

Elena Mateo Mederos – La gestión del Patrimonio Geológico de Lanzarote.

Ana Carrasco Martín – Lanzarote, Reserva de la Biosfera: veintidós años de trayectoria y cambio de fase.

Silvia González Ruiz – El mar y los recursos marinos del Archipiélago Chinijo.



La Gomera. Entre bosques y taparuchas (2016) – 240 pp.
[ISBN 978-84-617-4752-8]

Juan Francisco Navarro Mederos – Arqueología en La Gomera: lo que va de ayer a hoy.

Juan Montesino Barrera – Los paisajes y la gente de La Gomera.

Eumenio Ancochea Soto – Evolución geológica de la isla de La Gomera.

José García Casanova – Tesoros botánicos de La Gomera.

Ángel B. Fernández y Luis Gómez – Qué son los bosques antiguos de laurisilva. Su valor y situación en Canarias.

Investigando el mar. Viaje al planeta agua (2017) – 202 pp.
[ISBN 978-84-697-6097-0]

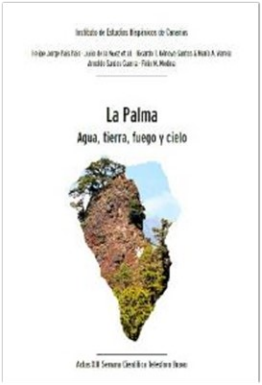
Inés Galindo, Carmen Romero, Miguel Llorente, Juan C. Rubio, Juana Vegas, Nieves Sánchez y Gonzalo A. Díaz – Resultados preliminares del inventario de lugares de interés geológico submarinos del Geoparque Mundial UNESCO de Lanzarote y Archipiélago Chinijo.

Eladio Santaella Álvarez – La acuicultura en Canarias: situación y perspectivas. La acuicultura de túnidos.

Pablo Martín-Sosa – La pesca artesanal y la conservación de la biodiversidad: avances en la gestión integrada de la pesca y el medio ambiente en el mar de Canarias.

Ramiro Martel Reyes – El buceo en el Valle de La Orotava.

Francis Pérez – Una vuelta al mundo bajo el agua.



La Palma. Agua, tierra, fuego y cielo (2018) – 193 pp.
[ISBN 978-84-09-04922-6]

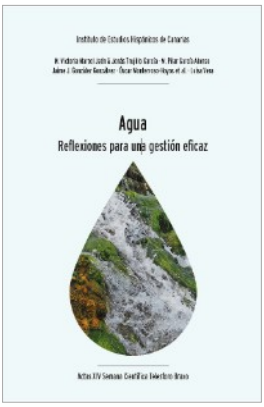
Felipe Jorge Pais Pais – El uso del agua entre los benahoaritas.

Julio De la Nuez Pestana, Ramón Casillas Ruiz, Juan R. Colmenero Navarro, Carlos Fernández Rodríguez, Réka Lukács, Szabolcs Harangi y Fred Jourdan – La Palma: desde las entrañas hasta la piel de un volcán.

Ricardo Tanausú Génova Santos y María Antonia Varela – El cielo de Canarias: una ventana al Universo.

Arnoldo Santos Guerra – Singularidades florísticas de la isla de La Palma.

Félix Manuel Medina – Fauna vertebrada de la isla de La Palma: estado de conservación y gestión.



Agua. Reflexiones para una gestión eficaz (2019) – 163 pp. [ISBN 978-84-09-15374-9]

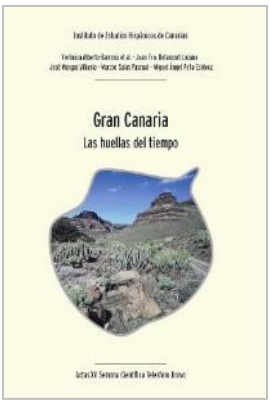
Mª Victoria Marzol Jaén y Jonás Trujillo García – El comportamiento del mar de nubes durante el verano en la isla de Tenerife a partir de su observación desde las torres de vigilancia.

María Pilar García Alonso – Estado actual del aprovechamiento del agua subterránea en Canarias.

Jaime J. González Gonzálvez – Construcción de grandes presas en Canarias: la singularidad de Gran Canaria.

Óscar Monterroso-Hoyos, Myriam Rodríguez, Eva Ramos, Óscar Pérez, Omar Álvarez, Lorenzo Cruces y Amaya Miguel – Estudios ambientales en relación con los vertidos de tierra al mar en Canarias.

Luisa Vera – Aguas residuales y oportunidades asociadas a su depuración y regeneración.



Gran Canaria. Las huellas del tiempo (2020) – 196 pp.
[ISBN 978-84-09-23213-0]

Verónica Alberto-Barroso, Javier Velasco-Vázquez, Teresa Delgado-Darias y Marco A. Moreno Darias – Los antiguos canarios ante la muerte. Tradición *vs* ruptura.

Juan Francisco Betancort Lozano – El patrimonio paleontológico de Gran Canaria: ventanas abiertas a la historia del Atlántico Norte.

José Mangas Viñuela – Génesis y evolución geológica de Gran Canaria: un buen ejemplo de la geodiversidad de una isla volcánica intraplaca oceánica.

Marcos Salas Pascual – Flora y vegetación de Gran Canaria.

Miguel Ángel Peña Estévez – Apuntes sobre la fauna de Gran Canaria.

Reflexiones medioambientales en tiempos de un coronavirus (2021) – 167 pp.
[ISBN 978-84-09-33875-7]

Isidoro Sánchez García – Caminando entre pandemias por los Parques Nacionales de Canarias.

Julio Afonso-Carrillo – Tiempos de profundas transformaciones en los paisajes submarinos del litoral canario.

Jaime Coello Bravo – Respeta la Tierra, honra la Cultura, deja las rocas en su lugar adecuado. #Pasasinhuella.

Juan J. Coello Bravo – El patrimonio geológico: una oportunidad para la conservación del medio natural de Canarias.

Javier González – La salud en los tiempos de la COVID-19.

INSTITUTO DE ESTUDIOS HISPÁNICOS DE CANARIAS

Gobierno
de Canarias

CABILDO DE TENERIFE

PUERTO
DE LA CRUZ
AYUNTAMIENTO

CajaCanarias
FUNDACIÓN