



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

***Luminiscencia en seres vivos desde una
perspectiva física y química***

Experiencia Profesional

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A

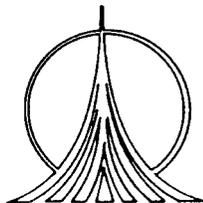
JOSÉ ALEJANDRO AGUILAR GARCÍA

Directora: BIÓL. MA. MAGDALENA ORDÓÑEZ RESÉNDIZ

MUSEO DE ZOOLOGÍA

MÉXICO, D.F.

2009





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A Maru

Por tu estímulo constante

A Bety y Sandy

Por el apoyo frecuente

A mis padres

Por la vida

A mis amigos

Por su consejo

AGRADECIMIENTOS

A la Bióloga María Magdalena Reséndiz Ordóñez por la acertada dirección y motivación para la realización de este trabajo

A la Doctora Leonora Sánchez García Figueroa

M. en C Carlos Pérez Malvárez

Q. María Guadalupe Cruz Corona Vargas

Bióloga Eloísa A. Guerra Hernández

Por todas las observaciones realizadas para el mejoramiento de cada uno de los elementos que conforman esta tesis.

CONTENIDO

	Página
Índice de figuras	ii
Índice de cuadros	iv
Resumen	1
Introducción	2
Objetivos	4
Estudios sobre bioluminiscencia	5
Fundamentos físicos	6
Teorías científicas	6
Espectro electromagnético	8
Luminiscencia	10
Fluorescencia y fosforescencia	11
Fundamentos químicos	14
Complejo luciferina-luciferasa	14
Tipos de luciferina	15
Proceso luminiscente en bacterias	19
Genes Lux	21
Seres vivos bioluminiscentes	23
Bacterias	24
Hongos	25
Parazoa	26
Protozoa	27
Radiolaria	27
Dinoflagellata	27
Cnidaria	29

Ctenophora	30
Nematoda	31
Annelida	32
Arthropoda	33
Crustacea	33
Insecta	34
Cephalopoda	36
Protocordados	38
Peces	39
Aplicaciones	41
Proteína verde fluorescente (GFP)	41
Reacción en cadena de polimerasa (PCR)	42
Hibridación <i>in situ</i> con fluorescencia (FISH)	43
Cariotipificación de espectro (SKY)	43
Intercambio de cromátidas hermanas (ICH)	44
Conclusiones	47
Literatura citada	48
Apéndice A. Lista de organismos luminiscentes	53
Apéndice B. Área luminosa en Coleóptera	57

INDICE DE FIGURAS

Figura	página
1.- Representación de una onda electromagnética	7
2.- Espectro electromagnético	9
3.- Representación de la orientación de los spines	12
4.- Proceso químico bioluminiscente	15
5.- Estructura química de flavín mono nucleótido reducido (FMNH ₂)	16
6.- Estructura química de la luciferina de dinoflagelados	17
7.- Estructura química de la luciferina de ostrácodos	17
8.- Estructura química de luciferina celenterazina	18
9.- Estructura química de la luciferina de luciérnaga	18
10.- Mecanismo para producir luz en Halobacterias	20
11.- Representación de un plásmido	22
12.- Simbiosis luminosa (esquemas)	25
13.- Hongo bioluminiscente	26
14.- Dinoflagelado: <i>Noctiluca scintillans</i>	29
15.- Sifonóforos: a) <i>Erenna sp.</i> , b) medusa, c) <i>Pelagia noctiluca</i> .	30
16.- Ctenóforos. a) <i>Pleurobrachia sp.</i> , b) <i>Beröe forscali</i> , c) <i>Beröe</i> , d) <i>Cestum sp.</i> , e) <i>Leucotea sp.</i> , f) <i>Mnemiopsis sp.</i>	31
17.- Polychaeta: <i>Odontosyllis phosphorea</i>	33
18.- Crustacea: <i>Cypridina hilgendorfi</i>	34
19.- Luciérnaga: <i>Photinus pyralis</i>	35
20.- Área luminosa en coleópteros	36
21.- Cefalópodo: <i>Taningia danae</i>	38
22.- Protocordado: <i>Pyrosoma atlanticum</i>	39
23.- Pez con lamparita: <i>Melanocetus johnsonii</i>	40

24.-	Tiburón pigmeo: <i>Squaloides laticaudus</i>	41
25.-	Amplificación del ADN por el método de reacción en cadena de polimerasa (PCR)	43
26.-	Intercambio de cromátidas hermanas (ICH)	45
27.-	Aplicación en la industria alimentaria	46

INDICE DE CUADROS

Cuadro	Página
1. Colores del espectro visible	8
2.- Clasificación de genes Lux	22

RESUMEN

En este trabajo se documenta la información física y química sobre el fenómeno de la luminiscencia en los seres vivos. Se describen aspectos básicos de la óptica, como las teorías corpuscular y ondulatoria sobre la naturaleza de la luz, el espectro electromagnético, la luminiscencia, la fluorescencia y fosforescencia.

Se resaltan los aspectos químicos involucrados en el mecanismo de la bioluminiscencia, como son el complejo luciferina–luciferasa. Se documentan los distintos tipos de luciferina y los genes lux que codifican la síntesis de luciferasa. Así mismo, se describe el proceso luminiscente que ocurre en las bacterias.

Se describen algunas características importantes de cada uno de los grupos de organismos luminiscentes, dando ejemplos de géneros o especies con este fenómeno e ilustrando la mayoría de ellos, indicando en cada uno, los parámetros de su ambiente. Se presenta al final una lista de los organismos luminosos con las referencias bibliográficas correspondientes.

Por último, se resalta la importancia de la bioluminiscencia en áreas como la salud o la industria alimentaria.

INTRODUCCIÓN

La luz solar es la principal fuente de energía para los seres vivos, ésta influye en el crecimiento y los ciclos reproductores de animales y vegetales (Seoáñez 2001). La energía solar captada como energía química es indispensable para la fotosíntesis, proceso que permite a los organismos que tienen clorofila (plantas, algunos protistas, proclorobacterias y cianobacterias) utilizar el dióxido de carbono y liberar oxígeno para producir su alimento (Higashida 1992).

En las plantas verdes, la energía solar además de ser precursora de la fotosíntesis, genera los procesos de movimiento y formativos, como movimientos de orientación, tropismos o movimientos tácticos, alargamiento del tallo, expansión de la hoja, formación de pigmentos, floración, formación de fotoclorigenina y antocianina, etc. (Seoáñez 2001). En los ecosistemas terrestre y acuático, la energía solar es la fuente principal que absorben los organismos fotosintéticos (Higashida 1992, Smallwood y Green 1992), son excepciones los sistemas cerca de los lechos oceánicos y cuevas oscuras, donde los productores son bacterias que obtienen energía de la oxidación del sulfuro de hidrógeno y la emplean para producir compuestos orgánicos de manera similar a las plantas superiores; este proceso se llama *quimiosíntesis* porque se sirve de energía química en vez de la solar (Nebel *et al.* 1999).

Existen en la naturaleza ciertos fenómenos relacionados con la emisión de luz, donde los electrones excitados de determinadas sustancias desprenden cierta cantidad de luz para volver a su estado normal. Esta característica se denomina luminiscencia y se llevan a cabo a través de reacciones químicas (quimioluminiscencia) o por la acción de enzimas catalizadoras (bioluminiscencia) (Silva y García 2006). El fenómeno de la luminiscencia, se produce sin la intervención de una fuente de calor (Maeda Martínez 2002).

La bioluminiscencia es la emisión de luz fría y visible por parte de algunos seres vivos, constituye una forma amplificada de un proceso más general que ocurre en toda célula, la quimioluminiscencia biológica, que

convierte en luz la energía contenida en las uniones químicas de compuestos orgánicos (Viviani 2005). Este proceso tiene poca eficiencia (relación entre el número de moléculas que reaccionan y el número de fotones que se emiten) y el ojo humano no puede detectarlo (Viviani 2005).

Este fenómeno se observa en las noches cálidas, en donde es posible ver a las luciérnagas hembras iluminarse para atraer a los machos que vuelan por encima; si algo las molesta apagan la luz de inmediato. Estos insectos generan la luz (en intervalos de seis a ocho segundos) mediante un órgano especial situado bajo la cutícula (ectodérmico), ubicado en la parte inferior del abdomen. Esta luz es producto de un proceso de oxidación de la luciferina que ocurre muy rápidamente, se emite una luz muy brillante con poca elevación de temperatura (Lawrence y Newton 1995).

Las luciérnagas, como *Photinus pyralis* no son los únicos organismos que presentan luminiscencia, algunos autores reportan este fenómeno en otros seres vivos desde bacterias hasta peces: diversas especies de *Vibrio* y *Photobacterium* (Stanyer *et al.* 1992), el tunicado *Pyrosoma* (Jeffery *et al.* 1987), algunos dinoflagelados (Audesirk *et al.* 2004, Gama y García 2004, Volcy 2004), el sepioideo *Heteroteuthis* (Marshall *et al.* 1980), el pez hacha (*Argyropelecus*), algunas especies del género *Pachystomias* (Jeffery *et al.* 1987), entre otros.

La bioluminiscencia es un buen ejemplo para estudiar de forma interdisciplinaria los fenómenos de la naturaleza, debido a que este proceso involucra diversas áreas del conocimiento como son la física, química, fisicoquímica, bioquímica, biología, genética, geografía, ecología, etc. Sin embargo, de acuerdo a la experiencia docente del autor, en este trabajo únicamente se abordan los aspectos físicos y químicos más importantes, así como algunos aspectos biológicos de los seres vivos bioluminiscentes.

La luminiscencia es un fenómeno multifacético que es posible analizar desde diferentes puntos de vista, por ejemplo, en el aspecto biológico se pueden considerar aspectos reproductivos y fisiológicos de los seres vivos, así

como la diversidad de formas de vida que presentan este fenómeno y sus relaciones filogenéticas; en el ámbito físico la luz se explica a partir del espectro electromagnético, incluyendo los elementos de una onda y en consecuencia el tipo de luz producida; en el área química se estudian algunos elementos químicos, iones y compuestos con su símbolo y nombre, así como las reacciones químicas involucradas en el proceso.

OBJETIVOS

General

Conjuntar la información física y química que fundamenta el fenómeno de la luminiscencia, así como documentar los seres vivos que la presentan.

Particulares

- * Describir los fenómenos físicos que ocurren en la luminiscencia.
- * Explicar los aspectos químicos que se presentan en la bioluminiscencia.
- * Elaborar una lista de los grupos de organismos que presentan luminiscencia y describir algunas características de ellos y de su ambiente.

ESTUDIOS SOBRE BIOLUMINISCENCIA

Desde siempre, el fenómeno de la bioluminiscencia ha despertado el interés de grandes pensadores como Aristóteles (384-322 a.C.), que en su obra *De Anima*, describió la bioluminiscencia presente en peces muertos y en ciertos hongos (Fuentes *et al.*1997).

Según McElroy y Seligen (en Dworkin 2006), la función de la bioluminiscencia en bacterias surgió como un proceso de desoxigenación para retirar el oxígeno (O₂) considerado como tóxico en los inicios de la vida sobre la Tierra. Una forma de eliminar el oxígeno es reducirlo a agua (Chang 1986). Para sobrevivir, algunos organismos anaerobios primitivos tuvieron la capacidad de usar la energía que se libera durante la eliminación del oxígeno para excitar a ciertas moléculas o intermediarios, como la luciferina, los cuales emiten luz (Chang 1986, Dworkin 2006).

En la actualidad, la mayoría de los organismos terrestres llevan a cabo trayectorias aerobias y el mecanismo de la bioluminiscencia es innecesario (Chang 1986). Sin embargo, en el medio acuático la bioluminiscencia es un proceso que se ha diversificado en los grupos que la presentan. McElroy y Seligen (en Dworkin 2006) plantean que los compuestos primarios de luciferina y luciferasa evolucionaron de manera conjunta con los seres vivos hasta tener la variabilidad química actual.

Estudios químicos realizados por Harvey (1922), en aproximadamente treinta grupos de organismos luminiscentes, sentaron las bases para analizar los componentes principales del proceso bioluminiscente. Los resultados de Harvey (1922) permitieron establecer que el complejo luciferina-luciferasa, iniciador el fenómeno, es específico de cada grupo de organismos; asimismo, permitieron reconocer que algunas especies emiten luz como resultado de una estimulación, mientras que otras son bioluminiscentes de manera independiente al estímulo.

FUNDAMENTOS DE FÍSICA

Los aspectos físicos del fenómeno de la bioluminiscencia son parte del estudio de la Óptica, ésta se define como la “ciencia de la luz”.

Teorías científicas

A finales del Siglo XVII se propusieron dos teorías para explicar la naturaleza de la luz: la teoría corpuscular y la teoría ondulatoria. La teoría corpuscular, propuesta por Isaac Newton, indica que las partículas muy pequeñas, de masa insignificante, eran emitidas por fuentes luminosas, estas partículas viajaban desde la fuente luminosa en línea recta con enorme rapidez, cuando las partículas entraban al ojo se estimulaba el sentido de la vista. La propagación rectilínea se explica pensando en términos de partículas (Tippens 2007). La teoría ondulatoria propuesta por Christian Huygens en 1690, explica la propagación de la luz de la siguiente forma:

“Si, además, prestamos atención y valoramos la extraordinaria rapidez con la que la luz se propaga en todas direcciones, tomando en cuenta el hecho de que proviene de direcciones diferentes e incluso opuestas, los rayos se penetran sin obstaculizarse, por lo que podemos entender que siempre que veamos un objeto luminoso, esto no puede deberse a la transmisión de materia que nos llega desde el objeto” (Tippens 2007).

En 1865, James Clerk Maxwell explicó que, bajo el aspecto de una onda, un rayo de luz consiste en la propagación de dos campos: un campo eléctrico y uno magnético (Berthier 2007), pues la energía en una onda electromagnética se divide por igual entre los campos eléctricos y magnéticos que son perpendiculares entre sí (Fig. 1); por tanto, una onda luminosa no tendría que depender de una materia que vibrara, se propagaría mediante campos oscilatorios transversales. Una onda de este tipo surgiría de los alrededores de una carga acelerada y cruzaría el espacio con la velocidad de la luz (Martínez *et al.* 2005, Tippens 2007).

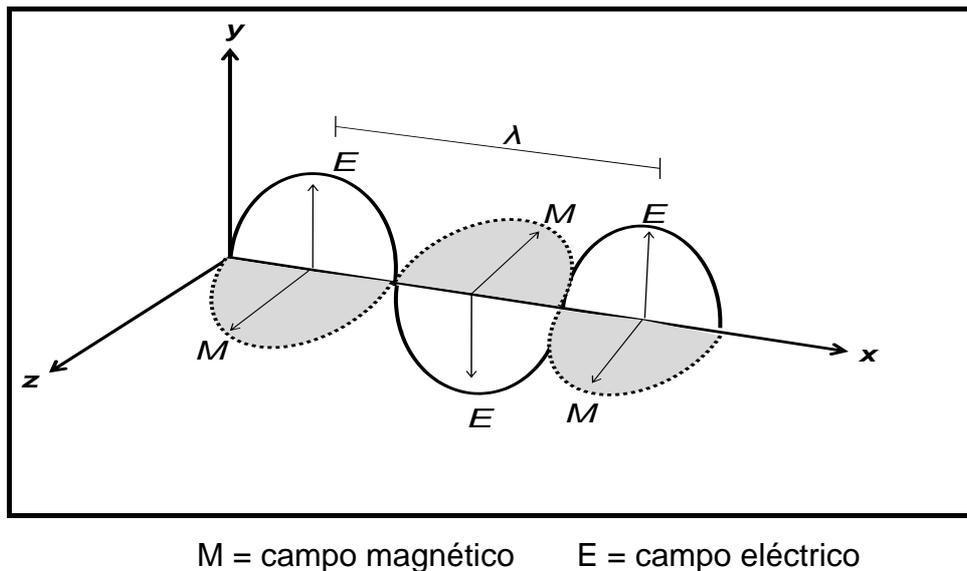


Fig. 1. Representación de una onda electromagnética.

Una onda electromagnética es una onda portadora de energía, emitida por cargas de vibración (e^-), formada por campos eléctricos y magnéticos oscilantes que se regeneran entre sí, las ondas de radio, las microondas, la radiación infrarroja, la luz visible, la radiación ultravioleta, los rayos X y los rayos gamma están formados por ondas electromagnéticas (Hewitt 2007).

Actualmente se considera que la luz tiene una naturaleza dual, porque algunas veces se comporta como onda y en otras como partícula. En conclusión, la luz es una energía radiante transportada a través de fotones y transmitida por un campo ondulatorio (Pérez 2000).

La radiación electromagnética transporta energía a través del espacio y por ello también se le conoce como energía radiante. Hay muchos tipos de radiación electromagnética además de la luz visible. Estas diferentes formas —como las ondas de radio que llevan música a nuestros radios, la radiación infrarroja (calor) de una fogata y los rayos X— al parecer son muy distintas, pero tienen en común ciertas características fundamentales. Las características ondulatorias de la radiación electromagnética se deben a las oscilaciones periódicas de las intensidades de las fuerzas electrónicas y magnéticas asociadas a la radiación (Brown *et al* 2007).

Al observar todas las cosas de nuestro alrededor, encontraremos que algunas de ellas emiten luz y otras la reflejan. A los cuerpos productores de luz, como el sol, un foco, una hoguera o una vela, se les nombra cuerpos luminosos o fuentes de luz. A los cuerpos que reciben rayos luminosos, como es el caso de un árbol, una mesa, una piedra, una pelota, etc., se les denomina cuerpos iluminados (Pérez 2000). En la mayoría de las lámparas para iluminación, el principio de funcionamiento se basa en la incandescencia o sea que la causa de emisión de luz es la elevada temperatura que adquieren los elementos productores de luz. Los medios para producir este efecto son por combustión o circulación de energía eléctrica (Maeda-Martínez 2002).

Espectro electromagnético

La luz es la porción visible del espectro electromagnético (Fig. 2) que cubre la banda de frecuencias f . ($4 \times 10^{14} \leq f \leq 8 \times 10^{14}$) Hz. La luz blanca es simplemente la mezcla de todas las frecuencias del espectro visible. Las diferentes sensaciones que la luz produce en el ojo se denominan colores y dependen de la frecuencia (o de la longitud de onda) de la onda electromagnética asociada a cada color (onda monocromática). La luz blanca es por ello policromática, pues resulta de la combinación de varias ondas monocromáticas (Cuadro 1), correspondientes al espectro visible para el hombre (Rodríguez 1997).

Cuadro1. Colores del espectro visible (Rodríguez 1997).

COLOR	λ (m)	f (Hz)
Violeta	$3.90 - 4.55 \times 10^{-7}$	$7.69 - 6.59 \times 10^{14}$
Azul	4.55 – 4.92	6.59 – 6.10
Verde	4.92 – 5.77	6.10 – 5.20
Amarillo	5.77 – 5.97	5.20 – 5.03
Naranja	5.97 – 6.22	5.03 – 4.82
Rojo	6.22 – 7.8	4.82 – 3.84

La luz se descompone en siete colores y forma una banda que recibe el nombre de espectro de la luz visible, esto se logra cuando se hace pasar un haz de rayos provenientes del sol por un prisma de cristal. Los colores que se presentan en el espectro son: rojo, anaranjado, amarillo, verde, azul, índigo y violeta (Ocampo *et al.* 2006). El color proviene de los saltos cuánticos de los electrones más externos en los átomos o moléculas. Todos los cuerpos son capaces de absorber y reflejar radiaciones electromagnéticas, los colores son mezclas de longitudes de onda que provienen de la absorción parcial de la luz blanca (Ocampo *et al.* 2006).

La luz visible a nuestros ojos comprende una estrecha banda del espectro de radiaciones electromagnéticas, se ubica entre las longitudes de onda de 400 y 700 nm (Fig. 2) (Tippens 2007).

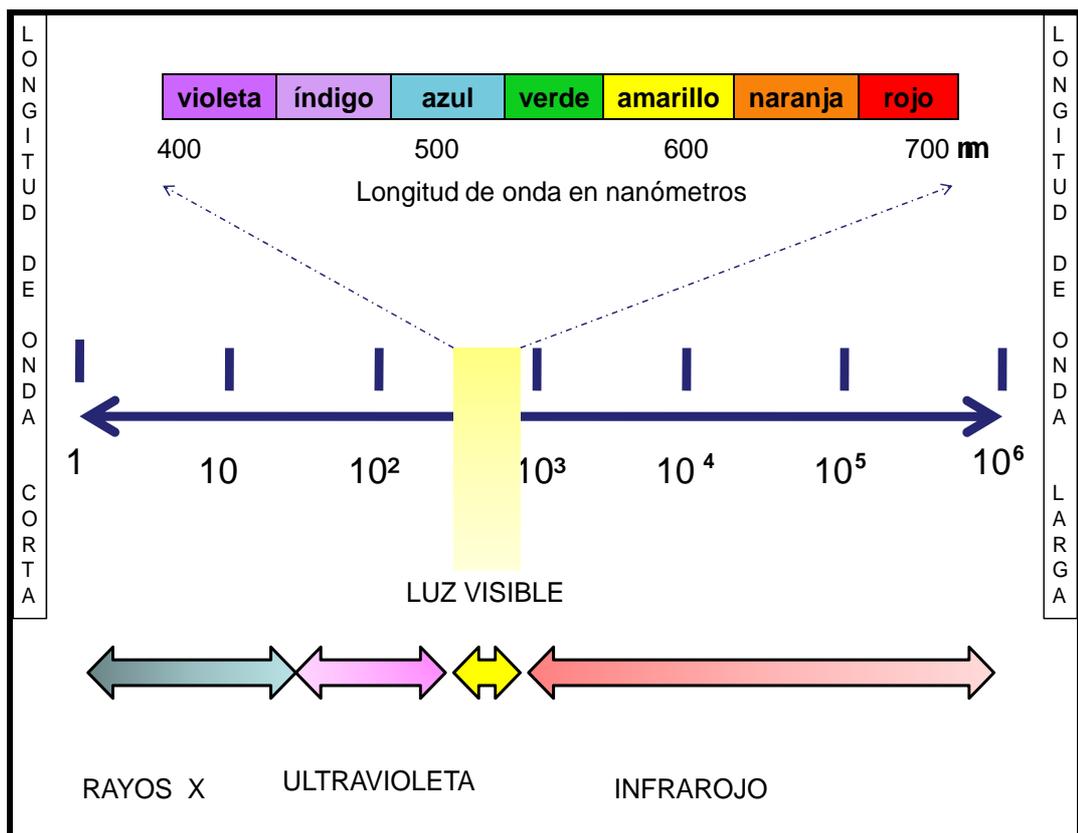


Fig. 2. Espectro electromagnético con énfasis en el rango visible. Modificado de Tippens (2007).

Luminiscencia

La luminiscencia es la emisión de luz por una sustancia que no se halla en estado de incandescencia (Larousse 1988). La luminiscencia se define como la des-excitación de un átomo o molécula por emisión de fotones (Cabriales 2004). De acuerdo a la fuente de excitación electrónica, el proceso luminiscente puede nombrarse como (Larousse 1988, Fuentes *et al.* 1997, Cabriales 2004):

- * Fotoluminiscencia. Cuando se utilizan fotones de baja energía para excitarlo (como puede ser luz visible o ultravioleta).
- * Electroluminiscencia. Cuando se utiliza un campo eléctrico para excitar los electrones.
- * Quimioluminiscencia. Se presenta en el momento que la energía se deriva de una reacción química.
- * Bioluminiscencia. Si la reacción química se produce en un organismo vivo.
- * Sonoluminiscencia. Cuando el material se excita por vibraciones sonoras o ultrasonoras.
- * Termoluminiscencia. Cuando el material se excita térmicamente.
- * Triboluminiscencia. En materiales sólidos cuando son excitados por acción mecánica.
- * Magneto luminiscencia. Cuando la excitación es inducida por campos magnéticos.

Sea cual fuere la causa de la excitación, la luminiscencia se caracteriza por su elevado rendimiento energético, dado que no es acompañada de emisión de calor, de ahí el nombre de luz fría que se da a veces a la luz así producida. Ejemplos comunes de luminiscencia son, entre otros, los tubos o lámparas de fluorescencia y las pantallas de los televisores, en ambos casos el cristal está revestido interiormente de una sustancia que por sí misma no emite luz, pero que se vuelve luminosa cuando es excitada por rayos ultravioleta en las lámparas o por un flujo de electrones en el televisor (Larousse 1988).

La emisión luminiscente involucra transiciones entre estados electrónicos característicos de la sustancia radiante, esta emisión puede observarse en todos los estados de la materia: sólidos, líquidos y gases (xenón, criptón), así como en materiales semi cristalinos y en sólidos orgánicos (Cabriales 2004).

Fluorescencia y fosforescencia

El fenómeno luminiscente puede también clasificarse de acuerdo con la duración de la emisión después de la excitación (Cabriales 2004). Cuando la excitación se suspende, siempre existe un decaimiento exponencial de la luz emitida. El proceso luminiscente se denomina **fluorescencia** cuando el tiempo para que la intensidad inicial de emisión decaiga de su valor original a $1/e$ (donde “e” es la carga del electrón) es del orden de 10^{-3} s o menor. Cuando ese tiempo es de segundos, o aún de horas, entonces el fenómeno luminiscente se denomina **fosforescencia**.

La emisión luminiscente involucra transiciones entre estados electrónicos característicos de la sustancia radiante, esta emisión puede observarse en todos los estados de la materia: sólidos, líquidos y gases, así como en materiales semi cristalinos y en sólidos orgánicos (Cabriales 2004). Los electrones se hallan formando orbitales moleculares de diferente contenido energético. En mecánica cuántica, un orbital es la función que describe la región del espacio que circunda el núcleo de un átomo y en la cual se da la probabilidad máxima de encontrar un electrón (orbital atómico) (Martínez *et al.* 2005). De acuerdo al principio de exclusión de Pauli, un orbital no puede estar ocupado por más de dos electrones:

“En un mismo átomo no pueden existir dos electrones que tengan los cuatro números cuánticos iguales. Como máximo pueden ser tres iguales.” (Kotz *et al.* 2005, Larousse 2006).

Cuando un electrón está confinado en un átomo o molécula, su movimiento angular de spin está cuantizado y puede tener uno de los dos únicos valores posibles (+1/2, -1/2). En su estado fundamental los electrones que ocupan el mismo orbital deben tener distintos valores de spin (Fig. 3) y en este caso se dice que los electrones están apareados (Fuentes *et al.* 1997).

En estado excitado, uno de los dos electrones tiene la posibilidad de ocupar orbitales desocupados de más alta energía (Fuentes *et al.* 1997, Cabriales 2004). Si los electrones toman la misma orientación del spin, como en el estado fundamental, los orbitales pueden tener distintos valores de spin (electrones apareados), la resultante es cero y el estado excitado es llamado **singulete** (Fig. 3). Si los electrones tienen el mismo valor de spin (electrones desapareados), la resultante es un valor total igual a uno y el estado excitado se denomina **triplete** (Fig. 3).

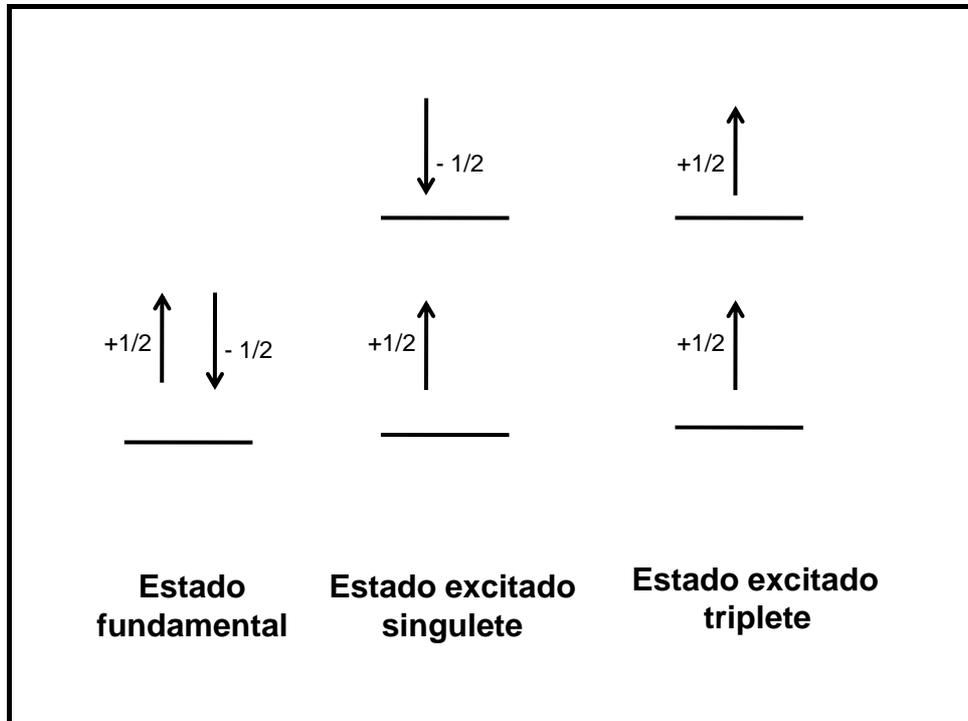


Fig. 3. Representación de la orientación de los espines de los electrones.

Esta distinción es importante pues afecta a las características de la luminiscencia producida por los estados excitados. Un estado de triplete tiene una energía menor que la correspondiente al estado de singulete (Cabriales 2004). La **fluorescencia** ocurre en el momento que la emisión de un fotón tiene lugar desde un estado excitado de singulete y la **fosforescencia** en un estado de triplete (Fuentes *et al.* 1997, Cabriales 2004). En presencia de un campo magnético, el estado de triplete se desdobra en tres subniveles cuya separación es proporcional a la cuantía del campo magnético, de ahí el término de triplete (Fuentes *et al.* 1997).

FUNDAMENTOS QUÍMICOS

Los organismos que poseen la enzima luciferasa son capaces de llevar a cabo el fenómeno de la luminiscencia. Esta enzima difiere en los diversos grupos de seres vivos. En las bacterias, la luciferasa está constituida de dos péptidos codificados por genes lux A y lux E (Cuadro 2); en las luciérnagas esta enzima consiste de un poli péptido codificado por un gen lux (Parés 1997).

Complejo luciferina-luciferasa

Para que funcione el mecanismo de bioluminiscencia se requieren dos componentes esenciales: la *luciferina* (un fenol heterocíclico termoestable) y la *luciferasa* (enzima termoestable). Este mecanismo se lleva a cabo a nivel celular y consta de dos etapas, una física y la otra química (Puig Durán 1999). En la primera parte, la membrana vacuolar se polariza, manteniendo un voltaje más negativo con respecto a su ambiente. En seguida, los iones de hidrógeno son expulsados de los depósitos adyacentes a la membrana vacuolar, en las que se encuentra la enzima luciferasa; esto provoca la reducción del pH. En un medio ácido, la luciferina se desprende de su proteína y se activa. La luciferasa cataliza la oxidación de la luciferina, produciendo una luz y un producto intermedio llamado Oxiluciferina. Se debe proporcionar energía en la forma de ATP para regenerar la luciferina.

El complejo *luciferina–luciferasa* (Fig. 4) se encarga de convertir la energía química asociada al ATP en luz mediante una reacción estequiométrica. De esta manera, la concentración de ATP presente es proporcional a la cantidad de luz emitida (Puig Durán 1999, Pujol Moix 2001).

En la luciérnaga americana (*Photinus pyralis*), para la producción de luz, el ATP actúa como cofactor de la enzima *photinus-luciferina-4-monooxigenasa* (hidrolizante de ATP), también conocida como luciferasa que requiere además Mg^{2+} y oxígeno molecular, la reacción tiene lugar en condiciones óptimas a 25°C y en tampón glicina con pH igual a 7.8. Los cambios en el pH, fuerza

iónica y temperatura pueden alterar la potencia radiante y la longitud de onda de la emisión de luz (Chang 1986, Fuentes *et al.*1997).

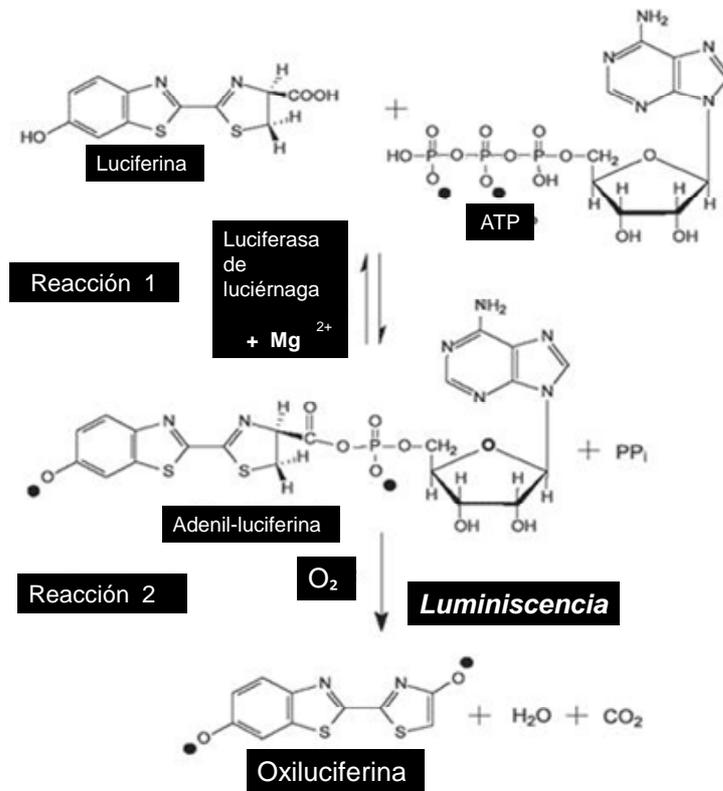


Fig. 4. Proceso químico bioluminiscente

Tipos de Luciferina

Dentro del proceso químico luminiscente (Fig. 5), el complejo luciferina-luciferasa depende de cada grupo de organismos. La naturaleza química de la luciferina de los insectos luminosos se desconoce por completo, pero se cree que puede estar relacionada con la flavina (Wille 1987). La estructura de la luciferina difiere entre algunos grupos taxonómicos, pero la reacción es similar (Brusca y Brusca 2003). Los electrones externos de los compuestos implicados, pasan a un estado electrónico de mayor energía, denominado excitado (A^*) y posteriormente vuelven a su estado fundamental (A), emitiendo energía luminosa característica (Pérez 1996). El proceso general se puede representar de la siguiente forma:



El rendimiento cuántico de una reacción quimioluminiscente es el cociente entre el número de fotones emitidos y el número de moléculas que reaccionan. En las reacciones quimioluminiscentes el rendimiento cuántico rara vez es mayor de 0.01. Sin embargo, en las reacciones bioluminiscentes es mucho mayor, incluso se aproxima a la unidad (Fuentes *et al.*1997).

Desde 1922, Harvey reportó especificidad de la luciferina en escarabajos (luciérnagas), moluscos (*Pholas*), ostrácodos y anélidos (*Odontosyllis*). Actualmente se reconocen cinco tipos de luciferina (Figuras 5 a 9), cada una asociada a uno o a varios grupos de organismos (Haddock *et al.* 1997).

- I. Luciferina bacteriana. Este compuesto se conoce como flavín mono nucleótido reducido (FMNH₂) (Fig. 5), su reacción de oxidación se asocia a un aldehído de cadena larga en presencia de oxígeno y luciferasa. Se encuentra en las bacterias, en algunos peces, en algunos calamares y posiblemente en pirosonas (Haddock *et al.* 1997), como el de la figura 20.

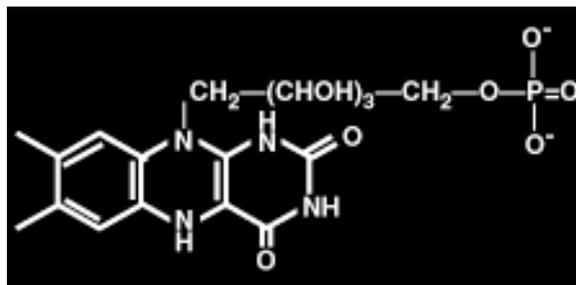


Fig. 5. Estructura química del Flavín mono nucleótido reducido (FMNH₂). Tomada de Haddock *et al.* (1997).

- II. Luciferina de dinoflagelados. Este compuesto se encuentra sólo en dinoflagelados y parece ser un derivado de la clorofila, su estructura entre ellas es muy similar (Fig.6). En el género *Gonyaulax*, a pH 8 la molécula es “protegida” de la luciferasa por una proteína unida a la luciferina, pero cuando el pH baja alrededor de 6, la luciferina libre reacciona y la luz es

producida. Una forma modificada de esta luciferina se ha detectado en renacuajos herbívoros eufásidos, quizá indicando un eslabón dietético para la adquisición de luciferina (Haddock *et al.*1997).

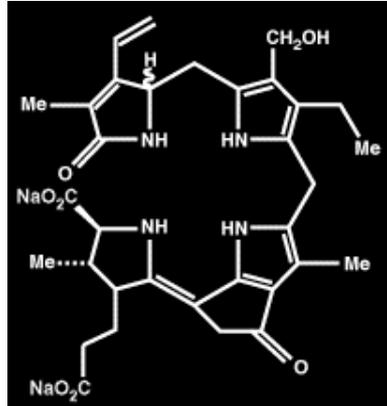


Fig. 6. Estructura química de la luciferina de dinoflagelados. Tomada de Haddock *et al.* (1997).

- III. Vargulin. Luciferina tipo cipridina está establecida en los ostrácodos *Vargula* y *Cypridina* también es usado por el pez *Porichthys*. Ahora aquí es un claro eslabón dietario, con el pez que va perdiendo su habilidad para la luminiscencia hasta que es alimentado con alimento que contiene luciferina. Estos han mostrado que los ostrácodos sintetizan esta molécula de los aminoácidos triptófano, isoleucina y arginina. Se encuentra en algunos peces y ostrácodos (Fig.7).

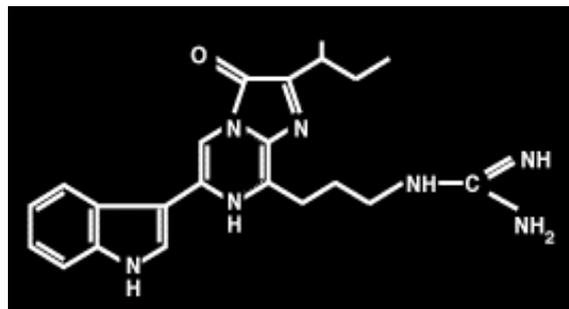


Fig. 7. Estructura química de la luciferina de ostrácodos. Tomada de Haddock *et al.* (1997).

- IV. Coelentarazine o Celenterazina es la luciferina marina, se encuentra en una amplia variedad de phyla (Fig. 8). Esta molécula puede estar presente en sistemas luciferina –luciferasa y es famosa por ser el emisor de luz de la foto proteína “aequorin”. Este compuesto se ha localizado en radiolarios, ctenóforos, cnidarios, calamares, copépodos, decápodos, algunos peces.

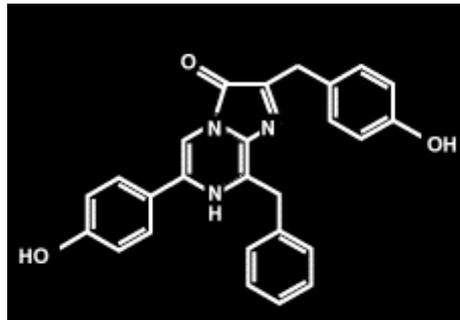


Fig. 8. Estructura química de la luciferina celenterazina. Tomada de Haddock *et al.* (1997).

- V. Luciferina de luciérnaga. Este compuesto es usado en un sistema luciferina-luciferasa que requiere ATP como un cofactor (Fig. 9) (Haddock *et al.*), mas oxígeno que llega al interior del cuerpo de *Photinus pyralis* pasando por los espiráculos y de ahí las tráqueas que recorren a todo el individuo (Audesirk *et al.*2004). El ión Ca^{++} complementa todo el sistema reaccionante (Fig. 4) (Chang 1986, Pujol Moix 2001)

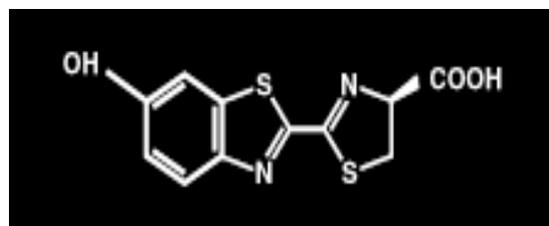


Fig. 9. Estructura química de la luciferina de luciérnaga. Tomada de Haddock *et al.* (1997).

Proceso luminiscente en bacterias

La producción de luz, depende de varios factores, por ejemplo, las células emiten luz continuamente siempre que dispongan de oxígeno, una suspensión bacteriana sin airear se oscurece rápidamente como consecuencia del agotamiento de oxígeno debido a la respiración (Stanyer *et al.* 1992). En algunas especies de *Halobacterium*, la luminiscencia no se desarrolla a concentraciones de NaCl inferiores a 2.5 M, siendo la óptima 5M de NaCl. También en este género se han encontrado especies capaces de crecer anaeróbicamente, bien fermentando azúcares, bien respirando. En este último caso utilizan nitrato, azufre elemental o tiosulfato como aceptor terminal de electrones. El crecimiento en ambientes hipersalinos condiciona la fisiología de estos microorganismos, los cuales, para mantener una presión osmótica intracelular superior a la del medio externo (situación común en el mundo bacteriano), bombean K^+ al interior de la célula (la concentración intracelular de este ión suele ser de 3M). El Na^+ también es requerido para el mantenimiento de la estructura de su pared celular (Parés 1997).

En las halobacterias, la excitación producida por la luz provoca que el retinal en estado *trans* pase a la forma *cis*, lo que a su vez provoca la expulsión de un protón hacia el exterior (Fig. 10). La forma *cis* vuelve a la *trans* en un proceso no foto dependiente y que incorpora un protón del citoplasma. El gradiente protónico puede utilizarse para sintetizar ATP mediante la ATP-asa. P es igual a la proteína que está unida el retinal a través del residuo lisina (lys) (Parés 1997).

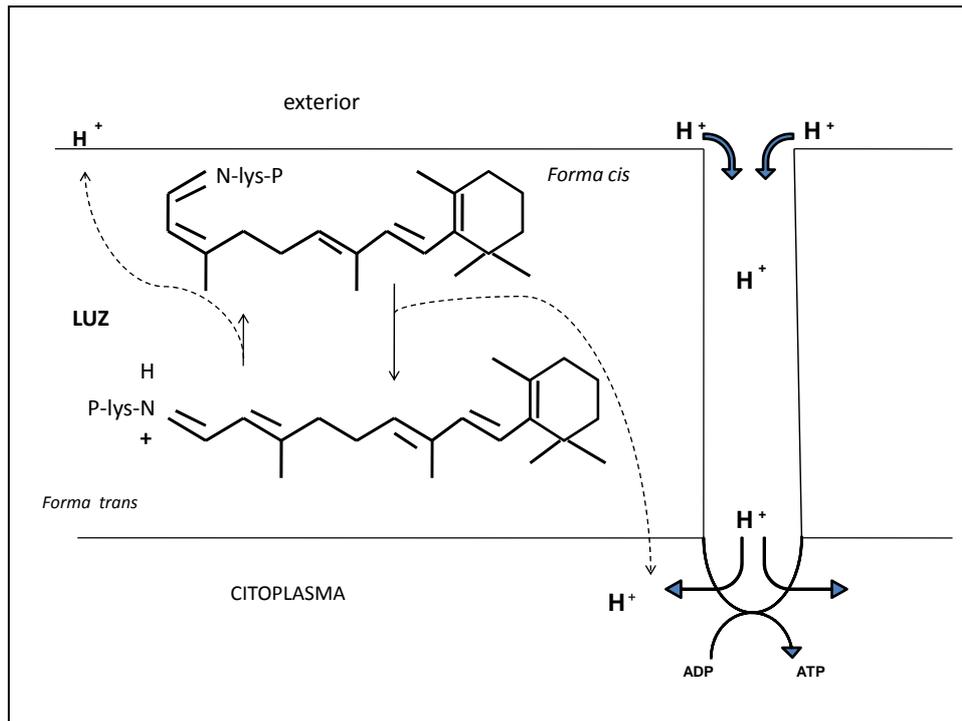


Fig. 10. Mecanismo para producir luz en Halobacterias (Parés 1997).

Estas bacterias emiten luz cuando la enzima llamada luciferasa transforma la energía química en energía luminosa (Reacción 1). Las reacciones de luminiscencia se inician con la transferencia enzimática de electrones al O_2 (Wille 1987), una molécula de ATP transfiere un grupo fosfato a una sustancia muy fluorescente llamada luciferina (flavín mono nucleótido reducido —FMNH₂—). Esta excita la molécula y se suceden reacciones que incluyen transferencias de electrones. En uno de los pasos de reacción, parte de la energía se libera a manera de luz fluorescente. Este tipo de emisión luminosa se produce cuando cualquier molécula desestabilizada regresa a su configuración estable (Starr *et al.* 2004).

luciferasa



El producto inmediato de la oxidación del FMNH₂ es el flavín mono nucleótido electrónicamente excitado, FMN*. La emisión de luz debe resultar del retorno de FMN* al estado no excitado (Reacción 2) (Stanyer *et al.* 1992, Rheinheimer 1994, Fuentes *et al.* 1997).



El flavín mono nucleótido (FMN) es un transportador de electrones que interviene en la movilización de las partículas negativas desde los sustratos, conforme son oxidados en las mitocondrias (Thews et al. 1983).

Genes Lux

Los genes lux son estructuras de ácido desoxirribonucleico (ADN) que tienen la función de generar luz en los organismos (Dworkin 2006). Estos genes han sido bien estudiados en las bacterias por Dworkin (2006), quien distingue tres categorías: Núcleo Lux, Adjunto Lux y Genes Reguladores (Cuadro 2). Algunos investigadores han logrado introducirlos a células que no presentan bioluminiscencia, con la finalidad de dotarlos de esta función; para ello sólo se necesita introducir un plásmido recombinante (Parés 1997) que contenga alguno de los genes enlistados en el cuadro 2.

El término *plásmido* fue introducido por el biólogo molecular Joshua Lederberg en 1952 para explicar la herencia extra cromosómica (Claros 2003). Los *plásmidos* se refieren a moléculas de ADN bacteriano extra cromosómico de doble cadena, circular, covalentemente cerrado o lineal, que se replican y transcriben de forma independiente al ADN cromosómico (Baca *et al.* 1993). Estos plásmidos están presentes en todos los tipos de bacterias, archibacterias y cianobacterias (Baca *et al.* 1993) y algunas veces en organismos eucariotas como las levaduras (Fig. 11).

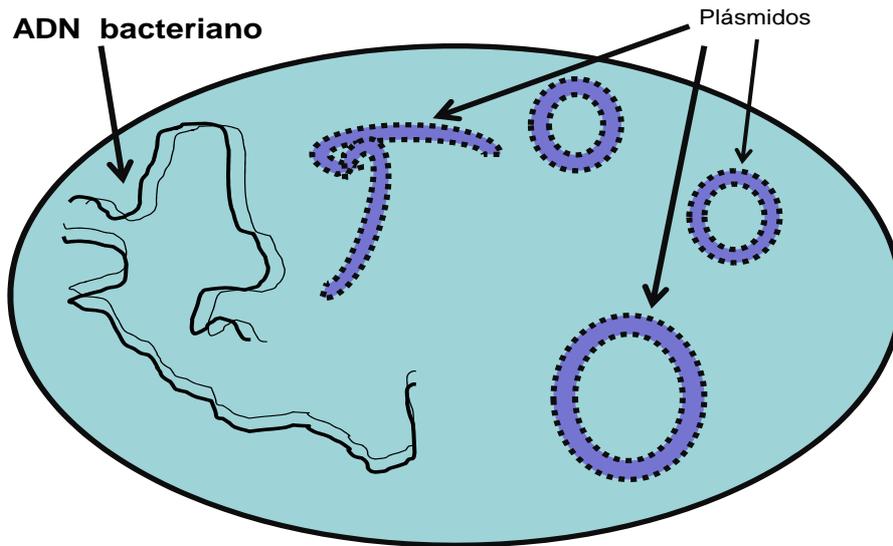


Fig. 11 Representación de plásmidos en bacteria.

Cuadro 2. Clasificación de genes Lux (Dworkin 2006).

GEN BACTERIANO LUX	GEN LUX	ORGANISMO QUE LO PRESENTA	ENZIMA CODIFICADA
NÚCLEO LUX	<ul style="list-style-type: none"> ▪ A ▪ B ▪ C ▪ D ▪ E 	COMUNES EN TODAS LAS BACTERIAS LUMINOSAS.	<ul style="list-style-type: none"> • LUCIFERASA • LUCIFERASA • ÁCIDO GRASO – REDUCTASA (en C,D,E).
ADJUNTO LUX	<ul style="list-style-type: none"> ▪ F ▪ G ▪ H 	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Photobacterium phosphoreum</i> • <i>Photobacterium leiognati</i> • <i>Vibrio harveyi</i> 	FLAVÍN REDUCTASA NAD(P)H
GENES REGULADORES	<ul style="list-style-type: none"> ▪ R 	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Vibrio fischeri</i> • <i>Vibrio harveyi</i> 	ACYL-HOMOSERINA LACTONA

SERES VIVOS BIOLUMINISCENTES

En ausencia de la luz solar, ya sea durante la noche o en las profundidades del mar, es posible observar la luz emitida por luciérnagas, algunas bacterias, esponjas, celentéreos, ctenóforos, nemertinos, anélidos, crustáceos, miriápodos, insectos, equinodermos, moluscos, hemicordados, tunicados y peces, medusas, lombrices, calamares y peces (Vilsee 1968, Stanyer *et al.* 1992, Brusca y Brusca 2003).

Menos del 1% de las especies biológicas con bioluminiscencia se han estudiado con detalle (Fuentes *et al.* 1997), a pesar de que existen varios grupos de organismos bioluminiscentes (Apéndice A). La luminiscencia es un proceso de alto rendimiento, que incluso llega a darse sin pérdida térmica en grado importante. Ello implica que se emite luz fría, sin producir calentamiento (Fuentes *et al.* 1997).

Fotobacterias y otros animales (las conocidas luciérnagas, entre otros) se han llegado a emplear en el alumbrado. El proceso foto biológico propio de las luciérnagas (gusanos de luz, las hembras y las larvas de aspecto vermiforme) es una bioluminiscencia y nunca debe confundirse con fosforescencia, como indebidamente se suele decir (Requena y Tomás 2008).

Se conocen dos tipos de bioluminiscencia que reciben las denominaciones de simbiótica e intrínseca. En el caso de la bioluminiscencia simbiótica la luz es emitida por bacterias del género *Photobacterium* que viven en glándulas localizadas sobre la bolsa de la tinta o a los lados del intestino. La bioluminiscencia intrínseca es debida a la oxidación de la luciferina, situada en unas células denominadas fotocitos (Padilla *et al.* 2003).

En este trabajo se documentan 15 grupos de organismos bioluminiscentes, algunos de ellos se ejemplifican en el apéndice A.

BACTERIAS

La mayoría de los estudios sobre bacterias marinas bioluminiscentes se ha centrado en dos tipos: *Beneckea harveyi* (*Photobacterium fischeri*) y *Vibrio fischeri* (Fuentes *et al.*1997, Parés 1997). *In vitro*, los componentes requeridos para la producción de luz son FMN reducido, generado a partir de FMN por oxidación de NADH o NADPH, un aldehído alifático de cadena larga, oxígeno y *alcanal-monooxigenasa* (unida a FMN), también conocida como luciferasa bacteriana (Fuentes *et al.*1997).

Halobacterium son arqueobacterias adaptadas a vivir en ambientes de alta concentración salina (Parés 1997). No se desarrollan a concentraciones de NaCl inferiores a 2.5 M, siendo óptima para su crecimiento una concentración de 5 M de NaCl. La membrana de las halobacterias presenta ciertas peculiaridades, como la presencia de carotenoides que protegen a la célula de la agresión fotoquímica. Estos carotenoides, denominados bacteriorruberas, de color anaranjado a rojizo, confieren a la célula un color rojo (Parés 1997).

Algunas bacterias viven asociadas de manera simbiote a varios organismos. En el cefalópodo *Euprymna morsei* (Fig. 12A) se observa que por debajo de los lentes (Fig. 12A-1) se encuentran los órganos luminosos que albergan las bacterias simbiotes (Fig. 12A-2) (Rheinheimer 1994, Stanier *et al.*1996, Brusca y Brusca 2003). En los peces (Fig. 12B), las bacterias se ubican a los costados del cuerpo, en los pliegues de la piel; un ejemplo de esta simbiosis se presenta en *Anomalops katoptron* (Jeffery *et al.* 1987). En los tunicados, como *Pyrosoma*, las bacterias viven intracelularmente en los llamados bacteriocitos (Fig. 12C) (Rheinheimer 1994). Una bacteria del género *Photorhabdus* presenta luminiscencia y vive en forma simbiote con nemátodos de la familia Heterorhabditidae (Caballero y Avilla 2005).

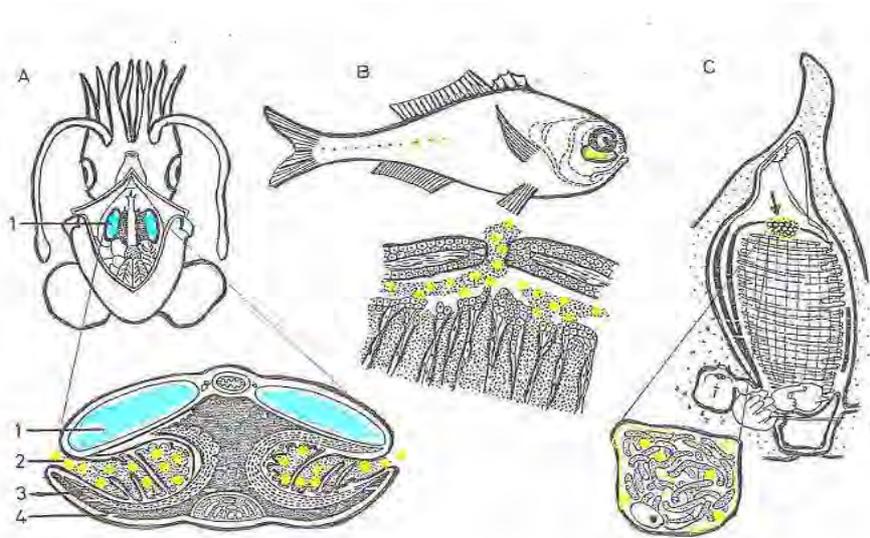


Fig. 12. Simbiosis luminosa de bacterias con a) cefalópodos, b) peces, c) tunicados. Tomado de Rheinheimer (1994).

HONGOS

Un número de hongos, en la mayoría basidiomicetos, muestran la propiedad de la bioluminiscencia (Fig.13), por ejemplo, algunas especies de *Panellus*, *Pleurotus*, *Omphalotus* y *Mycena*, así como, *Armillaria mellea*. Se cree que la luminiscencia en el cuerpo del hongo sirve para atraer insectos y ayudar a dispersar las esporas (Carlile *et al.* 2001). *Armillaria mellea* es un hongo parásito de diversos árboles como el cazahuate, pinos, encinos y algunos frutales como el manzano. Crece en el suelo formando grandes conjuntos, al pie de los troncos, de donde se extiende a los árboles. Se caracteriza por tener el sombrero pegajoso y con escamas, presenta láminas continuas hacia el pie, a su vez por tener anillo en éste. Debajo de las cortezas de los árboles forma largos cordones blancos que parasitan la madera, es comestible. Todas las especies grandes de *Pleurotus* son comestibles y siempre presentan colores claros, las especies tropicales y aquella que crece debajo de las pencas del maguey son blancas. *Mycena* es un hongo común no comestible que se localiza en el mantillo de los bosques de abetos, la especie *sanguinolenta* se caracteriza por secretar un jugo de color rojo cuando se corta en cualquiera de sus partes. No es tóxico ni comestible, pero tiene importancia ecológica por ser formador de suelos (Guzmán 1985).



Fig.13. Hongo bioluminiscente. Tomado de www.olgui.com/archivos/ciencia_science.

PARAZOA: PORIFERA (ESPONJAS)

Las esponjas son animales acuáticos, principalmente marinos, cuyo cuerpo amorfo presenta poca diferenciación celular, en ellas se observa un sistema de canales, que comienza en los poros que se localizan por todo el cuerpo, en este sistema pasa una corriente de agua que es impulsada por los flagelos de unas células denominadas coanocitos hasta el orificio llamado ósculo. El género *Grantia* es una esponja compleja, pues la cavidad atrial no está revestida de coanocitos, debido a que estas estructuras ahora forman los canales radiales cuyo origen se debe al crecimiento de la pared del cuerpo de la esponja. Entre los organismos luminiscentes descritos por Harvey (1922), se encuentra *Grantia* que presenta un tipo de luminiscencia provocado por estimulación, en este estudio refiere que la luciferina de este organismo es específica de esta especie (Rioja *et al.* 1961).

PROTOZOA

RADIOLARIA

Los protozoarios son los organismos mas sencillos del reino animal, generalmente son microscópicos, constituidos por una sola célula capaz de efectuar todas las funciones vitales de los seres vivos. Generalmente son acuáticos, marinos o de aguas dulces, algunos están adaptados a vivir en aguas estancadas o en cuerpos de agua que contienen materia orgánica en descomposición. Algunas especies pueden vivir en aguas con temperatura cercana a 0 °C, otras se han encontrado en aguas termales. Dentro de este Phylum se encuentran los radiolarios, de vida completamente marina y casi todas las especies son pelágicas. Su citoplasma está dividido en dos partes por una cápsula central perforada, el esqueleto está formado por una sustancia denominada acantina nombre común del sulfato de estroncio o por sílice. El género *Thalassicolla* que estudió Harvey (1922), también presenta luminiscencia intracelular y por estimulación (Rioja *et al.*1961).

DINOFLAGELLATA

Los dinoflagelados, pertenecen al Phylum Pyrrophyta, deben su nombre al movimiento que crean sus dos flagelos semejantes a látigos (*dino*, significa “remolino” gr.). Un flagelo circunda la célula y el segundo se proyecta detrás de ella. La mayoría de los dinoflagelados poseen una membrana celular en forma de armadura celulósica que los protege, la cual puede presentar pequeñas placas o estriaciones, así como dos surcos, uno transversal y otro longitudinal (Gama y García 2004). Todas las especies son acuáticas, pero son más abundantes las marinas, donde son una importante fuente de alimento para organismos más grandes (Audesirk *et al.* 2004).

La bioluminiscencia de los dinoflagelados se produce en la noche. Es un fenómeno cíclico, un reloj biológico perteneciente a los llamados “ritmos circadianos”. Ese reloj se puede alterar artificialmente. Se puede “entrenar” a los dinoflagelados para que emitan su luz a diferentes horas del día. Se piensa que ese ritmo circadiano es una adaptación evolutiva que permite a los dinoflagelados anticipar la salida del Sol y migrar en una columna de agua para subir a la superficie tan pronto como la luz esté disponible para

comenzar a la fotosíntesis. Pero los dinoflagelados no siempre brillan. La bioluminiscencia de los dinoflagelados se puede producir por tres causas:

Estimulación mecánica. Fuerzas de corte, tales como las causadas por el movimiento del agua, de las ondas de un barco, de un pez nadando o de una ola que se rompe, deforman la membrana de la célula de los dinoflagelados, lo que produce un destello corto de aproximadamente 1/100 segundo de fotones 10^8 .

Estímulo químico. La reducción del pH de su medio externo agregando ácido puede hacer que algunos dinoflagelados brillen intensa y continuamente.

Estímulo de la temperatura. Algunas especies de dinoflagelados, tal como *Gonyaulax polyhedra*, pueden brillar intensamente si baja la temperatura. El brillo lo utilizan como una especie de alarma sobre la posible presencia de predadores potenciales. Al encenderse, los dinoflagelados señalan la posición de su supuesto atacante. Los microorganismos se ponen en movimiento; la luz puede asustar al depredador y los más pequeños, incluso, pueden quedar tostados.

Muchos dinoflagelados son bioluminiscentes por la noche y producen “chispas” en las olas del mar, por ejemplo, *Gonyaulax* y *Noctiluca* (Fig.14), producen una brillante luz verde azulada cuando se les molesta (Audesirk *et al.* 2004). Algunas especies suelen ser de color rojo, como el género *Gonyaulax* que ocasiona las mareas rojas, y producen fuertes toxinas que matan a los peces y se concentran en los tejidos de moluscos, si el hombre ingiere estos moluscos le producen parálisis y envenenamiento (Gama y García 2004).



Fig.14. *Noctiluca scintillans* (dinoflagelado). Tomado de:
www.iescarin.educa.aragon.es/depart/biogeo/

Noctiluca es una forma marina de un protozoo esférico de 1 mm o más y es el principal responsable de la fosforescencia o luminosidad del mar, debido a unos granos luminiscentes que se hallan en su citoplasma (Volcy 2004).

CNIDARIA

El filum Cnidaria ó sifonóforos son colonias de hidrozoarios, son predadores dominantes en el océano, algunos alcanzan 10 metros de longitud. La medusa es de forma acampanada como un paracaídas (figs. 15B y 15C). Casi todos los miembros de éste grupo son luminosos, son muy frágiles. *Erenna sp.* (fig.15A) tiene numerosas ramificaciones a los lados, cada una consiste de una larga cnidobanda (arreglos de 3000 células) atadas a una rama central. La rama transparente termina en un bulbo que contiene manchas blancas, llamadas Bocelli. Se cree que cuando se rompe el CaCl_2 estas manchas producen luminiscencia, indicando que ellas son en realidad fotóforos llenos con Ca_2b -fotoproteína regulada. *Erenna sp.* puede producir luz a 1600 metros bajo el nivel del mar (Haddock *et al.*2005).

En la medusa *Aequorea victoria* se observa emisión de luz de color azul, algunos trabajos realizados por Shimomura (Erhenberg 2008), lo llevaron a identificar la proteína que emite fluorescencia verde al ser iluminada con luz ultravioleta, por lo que la nombró “proteína verde fluorescente” (**GFP**) por sus siglas en inglés

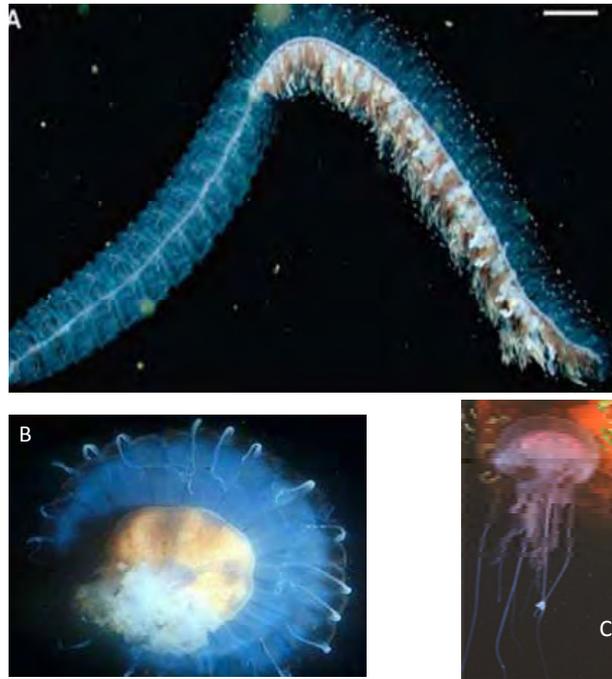


Fig. 15. Sifonóforos: a) *Erenna* sp. a 1662 m (imagen tomada de Haddock *et al.* 2005), b) Medusa, c) *Pelagia noctiluca* (medusa). Tomado de www.recercaenaccio.cat/agaur_reac/AppJava

CTENOPHORA

Este pequeño grupo de animales marinos tienen una vida pelágica, la transparencia de sus tejidos hace que tengan aparentes analogías con las medusas. La forma de estos organismos es globulosa (Fig. 16) o acintada (*Cestum veneris* o cinturón de venus), se mueven por medio de la acción de ocho filas de paletas dispuestas al modo como lo están las púas de un peine, con las que el animal bate el agua (Rioja *et al.* 1961). Ctenophora se compone de dos clases: Tentaculados (con tentáculos) y desnudos (sin tentáculos). Estos organismos son conocidos como nueces de mar, son de cuerpo ovalado con un orificio oral, tienen ocho hileras de placas (Brusca y Brusca 2003)

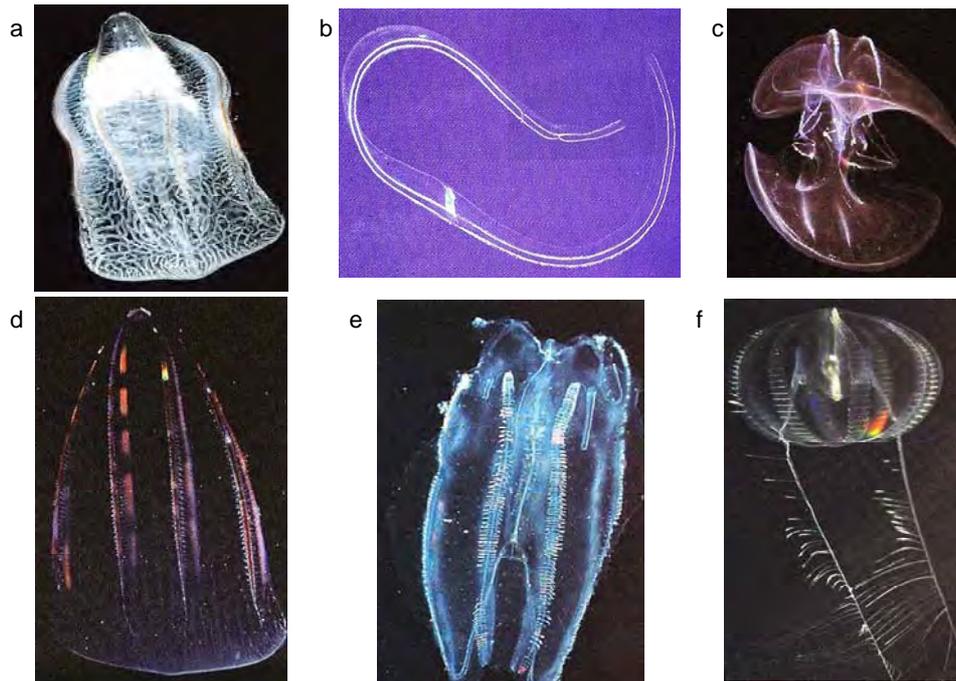


Fig.16. **Ctenóforos.** a) *Beröe forscali*, b) *Cestum* sp., c) *Mnemiopsis* sp. d) *Beröe*, e) *Leucotea* sp., f) *Pleurobrachia* sp. Imágenes tomadas de Brusca y Brusca (2003).

NEMATODA

La clase *Nematoda* está integrada por organismos de cuerpo cilíndrico, alargado, la cavidad del cuerpo no contiene epitelio, el tubo digestivo está perfectamente desarrollado, no presentan probóscide, generalmente son unisexuales. Los nematodos entomopatógenos son parásitos obligados de insectos, que presentan una relación simbiótica con una bacteria que les confiere las particulares características del complejo nematodo-bacteria y la enorme potencialidad como bioinsecticidas. Los nematodos entomopatógenos pertenecen a dos familias de nematodos del orden Rhabditida: la familia Steinernematidae y la familia Heterorhabditidae. En el segundo caso, la bacteria simbionte pertenece al género *Photorhabdus* (Enterobacteriaceae), que presenta luminiscencia (Caballero y Avilla 2005).

ANNELIDA

Los anélidos (griego *annulatus* que significa anillado) son gusanos con segmentación homómera, excepto en el clitelo. Se encuentran en ambiente marino, agua dulce o en la tierra. El cuerpo es alargado, cilíndrico o semicilíndrico, poseen simetría bilateral, se mueven por la acción de pequeñas cerdas o quetos, las cuales permiten clasificarlos en los grupos oligoquetos y poliquetos, algunos de ellos luminiscentes (Rioja *et al* 1961 y Brusca y Brusca 2003).

OLIGOCHAETA

Los oligoquetos, son gusanos principalmente terrestres, muy parecidos a la lombriz de tierra, pocas especies son marinas. Las estructuras sensoriales cefálicas son reducidas, las cerdas en cada segmento son pocas, de ahí el nombre oligoqueto. (Rioja *et al* 1961) El fenómeno luminoso en oligoquetos fue observado en algunas ciudades rusas por Rota y colaboradores (2003), entre ellos, *Microscolex phosphoreus* que se descubrió en minas de carbón a 230m de profundidad. Otra especie es *Fridericia heliota*, que produce una luz azul brillante, la cual inicia en el momento de un disturbio en el ambiente, esta respuesta se da en adultos y jóvenes. El material luminoso está distribuido a lo largo de todo el cuerpo de *Fridericia heliota*, siendo mas abundante en el prostomio y en el pigidio, la luz que produce parece estar limitada a la pared del cuerpo, pues se observa que, si los gusanos se comprimen y se extrae el fluido celómico, el cuerpo seguirá emitiendo luz por algún tiempo, mientras que, el fluido extraído, en pocas ocasiones se iluminará, por ejemplo en *Pontodrilus bermudensis* y *Microscolex phosphoreus*. Otros gusanos que presentan luminiscencia son *Eisenia fetida*, que produce una débil luz blanca azulada, atribuida a secreciones glandulares epidérmicas. *Eisenia submontana* produce luz como respuesta a un estímulo, causando exudación del fluido celómico a través de poros dorsales. El gusano *Henlea ventriculosa*, observado en las ciudades rusas de Kaluga y Perm, producen luz al final del cuerpo como respuesta a estímulos mecánicos, térmicos o químicos.

POLYCHAETA

Son gusanos principalmente marinos, se diferencian de las lombrices de tierra porque su prostomio o primer segmento del cuerpo, posee apéndices, los siguientes segmentos presentan gran cantidad de cerdas (poliquetos), que intervienen en la locomoción (Rioja *et al* 1961). Organismos del género *Odontosyllis phosphorea*, (fig. 17) viven de manera colectiva, formando enjambres, la bioluminiscencia de estos gusanos ocurre en la superficie del agua, donde se reúnen y aparean en días de luna llena (Tsuji y Hill 1983).



Fig. 17. *Odontosyllis phosphorea*. Imagen tomada de:
http://creaturecast.org/uploads/odontosyllis_phosphorea_52png

ARTHROPODA

CRUSTACEA

Son artrópodos de respiración branquial, la cabeza está dividida en seis segmentos, dos de ellos llevan dos pares de antenas, en el tercero los ojos, en los tres siguientes las mandíbulas. Los crustáceos son un grupo de invertebrados entre los que se encuentran, langostas, cangrejos, camarones, así como otros con una amplia gama de formas y tamaños, que viven en diferentes ambientes como el fondo marino, aguas salobres o cuerpos de agua dulce. Lo más característico de los crustáceos es su cubierta o tegumento de gran dureza, debido a que la quitina está incrustada de sales calcáreas, formando una costra (Rioja *et al* 1961 y Brusca y Brusca 2003). El crustáceo *Cypridina hilgendorfi* (fig.18) ha sido ampliamente estudiado

(Harvey 1917, 1921, Herring 1985 y Shimomura (en Ehrenberg 2008)) desde el punto de vista luminiscente, pues en este organismo se logró identificar que la luciferina es una proteína, a partir de esto, darle ciertas aplicaciones.

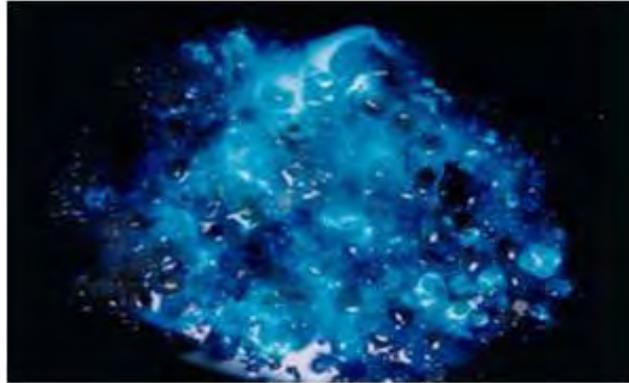


Fig. 18. *Cypridina hilgendorfi*. Imagen tomada de: educastur.princast.es/.../p.nobQ08.htm

INSECTA

Los organismos de la clase Insecta son artrópodos terrestres, en su inmensa mayoría, presentan respiración aérea por tráqueas, un par de antenas, tres pares de patas y tres regiones en el cuerpo: cabeza, tórax y abdomen. Ejemplo: mariposa, chapulín, mosca, cucaracha, mosquito, hormiga, abeja, etc. Los coleópteros son el grupo mas numeroso de los insectos, los cuales se caracterizan por su boca masticadora, sus alas anteriores coriáceas, en forma de élitros, que ajustan una con otra, como formando un estuche (del latín *coleos* = estuche). Debajo de los élitros se protegen las alas membranosas del segundo par, que son muy largas y se doblan transversalmente. Su metamorfosis es completa. La luciérnaga (Fig.19 y 20) es un ejemplo de este orden (Rioja *et al.* 1961 y White 1983).



Fig.19. Luciérnaga. (*Photinus pyralis*). Imagen tomada de: jpg –
upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/

La captura de presas tiene un alto nivel de sofisticación en la predación de escarabajos lampíridos del género *Photuris*. En la familia Lampyridae, machos y hembras se buscan mutuamente por la emisión de señales luminosas. Los machos volando emiten luz de acuerdo a altos patrones específicos, las hembras, usualmente quietas, responden a los patrones de luz de los machos de su especie con patrones específicos suyos. El macho en vuelo responde a la apropiada señal de la hembra para acercarse, aterrizar, cortejar y aparearse. La mayoría de las luciérnagas son de vida corta y no hay alimento para todos, pero las hembras del género *Photuris* han sido encontradas alimentándose de otros escarabajos, incluyendo lampíridos del género *Photinus*: para contestar a un destello del macho *Photinus*, la hembra *Photuris* responde con un destello que imita a la hembra *Photinus*; cuando el macho *Photinus* se acerca, la hembra *Photuris* reduce la intensidad de sus destellos, de esta manera semeja la débil señal de la pequeña hembra *Photinus*; cuando el macho aterriza, es atrapado y comido por la hembra *Photuris* (Huffaker y Gutiérrez 1999).



FIG. 20. Área luminosa en coleópteros. Imagen tomada de jpg-pilotlight.files.wordpress.com/2007/06/firefly.

En los lampíridos, los esternitos o segmentos abdominales 5, 6 ó 7 son luminosos. El tamaño de la superficie luminosa, su ubicación y la cantidad de esternitos productores de luz son variables entre géneros y entre especies, como se detalla en el apéndice B (Zaragoza Caballero 1989, 1995, 1996 y 2000). Parece que está bien determinado que las intermitencias de luz que salen del abdomen de la luciérnaga (Fig. 19 y 20) sirven para prevenir a los insectos y les ayuda también para atraer al consorte (Smallwood y Green 1992).

CEPHALOPODA

Muchas especies de cefalópodos tienen órganos luminosos (fotóforos), la posición corporal de los fotóforos es muy variable, su número oscila entre uno y varios miles (Padilla *et al.* 2003).

La bioluminiscencia es frecuente entre los Coleoideos, especialmente desarrollada en las especies de aguas profundas. La luz puede ser producida por el mismo animal, en tejidos fotogénicos, a menudo provistos con refinamientos tales como lentes, reflectores y copas pigmentadas, o bien por bacterias simbiotas situadas en el tegumento, en los conductos de las glándulas nidamentales accesorias, o, como en el caso del sepioideo *Heteroteuthis*, de aguas profundas. Cuando se le asusta, *Sepia* reacciona con

ondas y destellos de color recorriendo su cuerpo. Los machos de *Sepia* también utilizan los cromatóforos para el cortejo sexual (Marshall 1980).

Los cefalópodos son notados por su notable pigmentación y exhiben un fuerte color. Los tegumentos contienen muchas células coloridas o cromatóforos, la mayoría de ellos están probablemente bajo el control del sistema nervioso y quizá de hormonas. Agregado al color formado por cromatóforos, algunos cefalópodos son bioluminiscentes (Fig.21). Cuando presentan órganos luminosos, o fotóforos, son arreglados en varios diseños sobre el cuerpo, en algunos casos ocurre sobre el globo ocular. La luminiscencia es algunas veces debido a bacterias simbióticas, pero en la mayoría de los casos ésta es intrínseca. Los fotóforos de algunas especies tienen un complejo reflector y lente de enfoque, algunos tienen un filtro con demasiado color o cromatóforo obturador para controlar el color o patrón de destello. Algunas especies luminiscentes son formas de profundidad marina y poco se conoce sobre el rol de la producción de luz en su vida. Otros seres vivos en la zona fótica probablemente usan sus patrones incandescentes o destellantes como un medio de comunicación, las señales sirven para atrapar animales juntos en cardumen o para atacar presas, así como para la atracción de compañeros. El calamar de fuego *Lycoteuthis* puede producir algunas luces de colores: blanco, azul, amarillo y tinta. Al menos un género de calamar, *Heteroteuthis*, produce una tinta luminiscente. La luz proviene de bacterias luminiscentes cultivadas en una pequeña glándula cercana al saco de tinta, desde el cual la tinta y las bacterias son arrojadas simultáneamente (Brusca y Brusca 2003).



Fig.21. Cefalópodo. *Heteroteuthis* sp. Tomado de:
1.bp.blogspot.com/.../heteroteuthis_dispar.bmp

PROTOCORDADOS

Grupo de animales diferenciados y complejos que muestran tres caracteres fundamentales: (a) presencia de notocordio, (b) la región anterior del tubo digestivo se adapta a la respiración y (c) el sistema nervioso está representado por un tubo nervioso muy estrecho. Aquí encontramos tres clases: Hemicordios, Tunicados y Cefalocordios (Rioja *et al.* 1961). *Pyrosoma* es un tunicado colonial (Fig. 22), cuya colonia consta de numerosos individuos que forman un tubo gelatinoso en forma de cilindro. Algunos pirosoomas pueden crecer hasta alcanzar más de un metro de longitud, con una anchura del tubo de hasta 30 cm. Son comunes en aguas cálidas, en profundidades de 500 m, siendo unos pocos abisales. La cavidad interna, cerrada por un extremo y abierta por el otro, actúa como cloaca común para todos los zooides. Presentan una asombrosa luminiscencia. La luz es producida por bacterias simbiotas endocelulares, y como pueden invadir los huevos, la luz puede presentarse en todos los estadios del ciclo biológico de *Pyrosoma* Fig. 12C. Los órganos luminosos no están innervados. Se activan a un tiempo, como resultado de un estímulo, pudiendo iluminarse todo el conjunto de la colonia. En los mares donde los *Pyrosoma* son abundantes, la luminosidad puede ser

suficientemente intensa como para permitir escribir o leer. La luminiscencia probablemente es un ingenio protector ya que indica al depredador la existencia de una presa cuando ésta interrumpe el haz de luz que va del *Pyrosoma* al depredador (Jeffery *et al.* 1987).



Fig. 22. *Pyrosoma atlanticum*. Tomado de: www.euskalnatura.net/10069/Pirosoma.jpg

PECES

Muchos teleósteos de las grandes profundidades son luminiscentes. En algunas especies, órganos especiales luminosos están alineados en filas a lo largo del cuerpo y cada uno de ellos está provisto de una lente y otras partes accesorias, no distintas a las de los ojos, el órgano en su conjunto parece una linterna diminuta. *Pachystomias* presenta un par de órganos luminiscentes relativamente complejos, en cada ojo. Una disposición parecida se encuentra en otros peces y se cree que se trata de órganos de prospección. El pez hacha (*Hargyropelecus*) presenta un aspecto deslumbrante, pues la mayor parte de la superficie lateral está iluminada por filas de órganos luminosos. El aparato luminoso puede ser estimulado por inyecciones de adrenalina, shocks eléctricos u otras interferencias. Algunas especies dependen de la presencia de bacterias simbiotes fotógenas, localizadas en áreas especiales, para producir luz (Fig. 12).

Muchos de estos peces y otros distintos (Fig. 23), tienen, además, órganos luminosos anteriores que actúan como faroles centelleantes que iluminan a los copépodos que estos peces engullen como alimento. Los rápidos destellos pueden tener carácter defensivo y en algunos casos, incluso puede tener una función sexual. La luminiscencia de los teleósteos, aunque a veces de origen bacteriano, lo mas frecuente es que se deba a células glandulares (con un pigmento negro y un reflector plateado) pasando a través de un filtro que a su vez altera (pasándola a roja, violeta o verde) para terminar saliendo a través de una lente. Un solo pez puede tener miles de puntos luminosos. Los fotóforos están ricamente vascularizados y existen pruebas de algunos están bajo control hormonal (Jeffery *et al.* 1987). La Lucerna (*Porichthys porosissimus*), también conocida como “bagre sapo luminoso” (no tiene parentesco con los bagres) es un ejemplo de pez luminiscente no abisal (Laiata y Aparicio 2005).



Fig. 23. *Melanocetus johnsonii*. Tomado de: www.gg-online.de/.../schwarsangler.jpg

Los tiburones del orden Escualiformes son abundantes y ampliamente distribuidos. Todos tienen dos aletas dorsales y muchas tienen espinas precediendo a una o ambas aletas. Aunque el tiburón *Dalatiidae* puede exceder 6 metros de longitud, la mayoría de los tiburones escualiformes rara vez excede 2 metros de longitud. En realidad, los pequeños tiburones conocidos provienen de este orden. El escualido *Squaliolus laticaudus* (Fig. 24) es maduro entre 11cm y 15 cm. Otro pequeño tiburón es *Etmopterus perryi* (pequeño tiburón perro) que proviene de aguas oscuras (300 m) del mar Caribe, el cual

madura entre 16 y 20 cm. Todos estos pequeños tiburones son aparentemente habitantes de aguas oscuras y algunos son luminiscentes (Moyle y Cech 2000).



Fig.24. *Squaliolus laticaudus* (Tiburón pigmeo). Tomado de:
www.geocities.com/.../requin/img/squ_lat.jpg

APLICACIONES

El fenómeno bioluminiscente ha sido empleado en diversas ramas del quehacer humano, como en la industria alimentaria para detectar la presencia de microorganismos en los alimentos procesados (Stannard y Gibbs 1986, Puig Durán 1999) o en medicina para medir ciertos compuestos en formulaciones farmacéuticas o fluidos biológicos (Starr y Taggart 2004, Karim *et al.* 2008), oncológicos o daños genéticos (Nussbaum *et al.* 2004).

Para la realización de tales pruebas ha sido necesario conocer y reproducir los compuestos marcadores que proporcionan la iluminación. Los estudios iniciaron con los trabajos de Harvey (1922) al diseñar y documentar diversas técnicas para la identificación de los compuestos que participan en el proceso bioluminiscente. Las aportaciones de Osamu Shimomura (en Ehrenberg 2008) sobre proteínas fluorescentes marcó el inicio de la síntesis de compuestos colorantes empleados en microbiología, ingeniería genética o fisiología, entre otras áreas (Ehrenberg 2008). Shimomura aisló de los cnidarios (*Aequorea victoria*) la proteína verde fluorescente (**GFP**) y la proteína amarilla fluorescente (YFP), por sus siglas en inglés, e identificó el sitio de la molécula en donde se efectúa la fluorescencia (Ehrenberg 2008).

La inserción de ácido desoxirribonucleico (ADN) recombinante o de algún material genético al interior de células inicia con la incorporación de ADN_c (ADN correcto) en diversos medios que funcionan como portadores de genes y copian correctamente la información en la célula objetivo. La incorporación del ADN ajeno ocurre a través de la membrana celular empleando varios métodos independientes uno del otro, como es el caso de la precipitación del ADN con fosfato cálcico, la fusión de liposomas, la electroporación, la micro inyección, la inyección balística o la infección vírica. Al mismo tiempo, la proteína fluorescente verde (GFP) es cotransferida con los genes deseados a la célula. La fluorescencia producida por la proteína verde se detecta con el microscopio de fluorescencia, así será posible distinguir la expresión genética en células vivas (Schatzberg y Nemeroff 2006).

Otra prueba luminiscente es la reacción en cadena de polimerasa (**PCR**), esta reacción permite amplificar selectivamente una molécula de ADN o de ácido ribonucleico (ARN) varios millones de veces en unas horas, el estudio es tan sensible que puede aplicarse a muestras muy pequeñas. La reacción en cadena de polimerasa (PCR) es una técnica que consiste en la amplificación *in vitro* de secuencias específicas de ácidos nucleicos a través de ciclos repetidos de síntesis dirigidos por iniciadores (primers), los cuales se alinean a sitios específicos de la región requerida de ADN (Fig. 25). El mecanismo inicia con la desnaturalización de la cadena de ADN para que la enzima polimerasa elabore una copia complementaria del ADN original empleando desoxirribonucleótidos en solución. La replicación de las cadenas surge a partir de la posición de la cadena iniciador, que permite continuar con un segundo evento de síntesis. A continuación, se repiten los ciclos de desnaturalización, alineación y extensión, la duplicación es de manera exponencial únicamente en el o en los segmentos ubicados entre los iniciadores. Al cabo de 25 repeticiones es posible obtener un millón de copias del producto (Schatzberg y Nemeroff 2006).

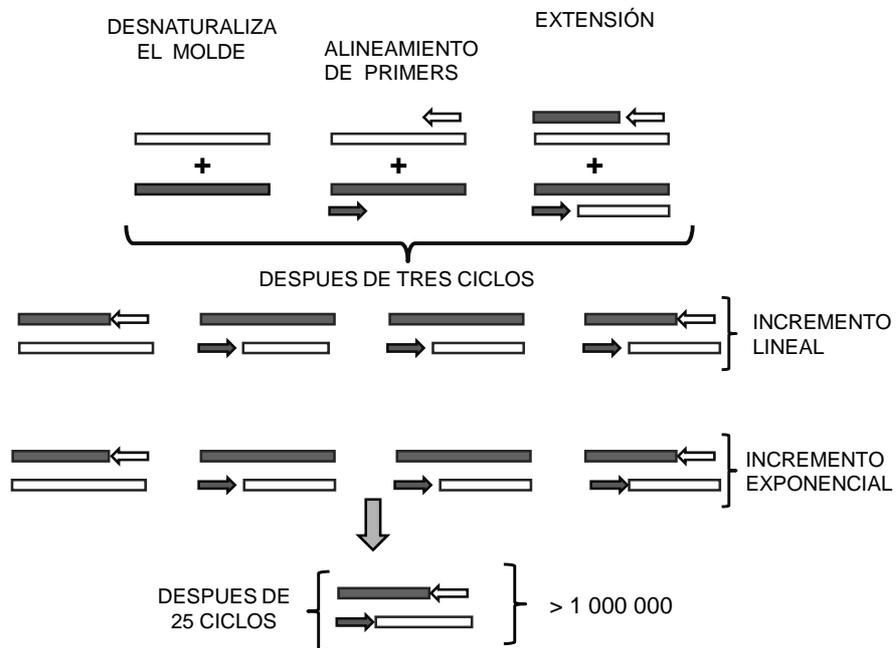


Fig. 25. Amplificación del ADN por el método de reacción en cadena de polimerasa (PCR).

Los estudios genéticos apoyados con la fluorescencia han revelado una serie de afecciones humanas que era difícil determinar por métodos sencillos, ahora a través de técnicas como la hibridación *in situ* con fluorescencia (**FISH**) o la técnica de cariotipificación de espectro (**SKY**) permiten conocer el origen genético de algunos daños (Nussbaum *et al.*2008).

La hibridación *in situ* con fluorescencia (**FISH**) se emplea para examinar la presencia o ausencia de una determinada secuencia de ADN y para evaluar el número o la organización de un cromosoma o de una región cromosómica. Para marcar el ADN se emplean sondas de ácidos nucleicos que pueden hibridarse con ADN o digerido por enzimas, también pueden hibridarse con el ADN contenido en los cromosomas fijados en portaobjetos. La técnica se denomina hibridación *in situ* debido a que el ADN de los cromosomas en metafase fijados en los portaobjetos es desnaturalizado allí mismo para exponer las dos cromátidas de ADN, lo que permite que una sonda marcada se hibride con el ADN cromosómico. Una vez preparado el material genético, se tiñe con un colorante fluorescente. La sonda híbrida despidе luz fluorescente cuando se observan los cromosomas con luz de una longitud de onda que excita el pigmento fluorescente. De esta manera se puede observar con el microscopio el segmento de ADN que fue hibridado y por tanto, marcado con la sonda, esta técnica se utiliza en citogenética clínica y en el mapeo clínico (Nussbaum *et al.*2008).

Una adaptación de FISH, es la técnica definida como cariotipificación de espectro (**SKY**) que requiere 24 sondas teñidas con colores fluorescentes diferentes, uno para cada cromosoma humano, logrando así teñir todos los cromosomas. Los cambios ocurridos en el material genético aparecen iluminados con diferentes colores, ahora se analizan con un software de tratamiento de imágenes. La fotografía que se obtiene muestra un color diferente para cada una de las 24 imágenes cromosómicas producidas con fluorescencia (Nussbaum *et al.*2008).

La técnica de Intercambio de Cromátidas Hermanas (**ICH**) (Fig. 26) se emplea para determinar el daño genético de algunos compuestos tóxicos,

como el tiner, el tolueno, benceno, n-hexano, n-heptano, etil-acetato, insecticidas organofosforados (folimat y metil paratión), dicromato de potasio, etc. Las pruebas se pueden efectuar *in vitro* en *Allium cepa*, *Vicia faba*, *Tradescantia paludosa* y *Secale cereale*, así como en personas expuestas en forma accidental u ocupacional a alguno de los compuestos. Este método se basa en el empleo del compuesto 5-Bromodesoxiuridina (Brd-Urd), que se incorpora al ADN al reemplazar a la Timina, así mismo se utiliza el colorante Hoechst 33258 que produce fluorescencia en los cromosomas, también se agrega el colorante Giemsa para efectuar la tinción diferencial permanente para visualizar fácilmente los ICH. La metodología aplicada por Flores (1980), Gómez Arroyo y colaboradores (1981, 1986), Gómez Arroyo y Villalobos Pietrini (1983), Romero (1984), Cortés (1985), Gómez Arroyo y Castillo Ruíz (1985), Barrera (1986), emplea las especies vegetales *Vicia faba*, *Tradescantia paludosa*, cuyo número cromosómico es ($2n=12$), *Secale cereale* ($2n=14$) y *Allium cepa* ($2n=16$). Estas poseen cromosomas grandes (de 10μ a 20μ) que se distinguen fácilmente en el microscopio (Lacadena 1996).

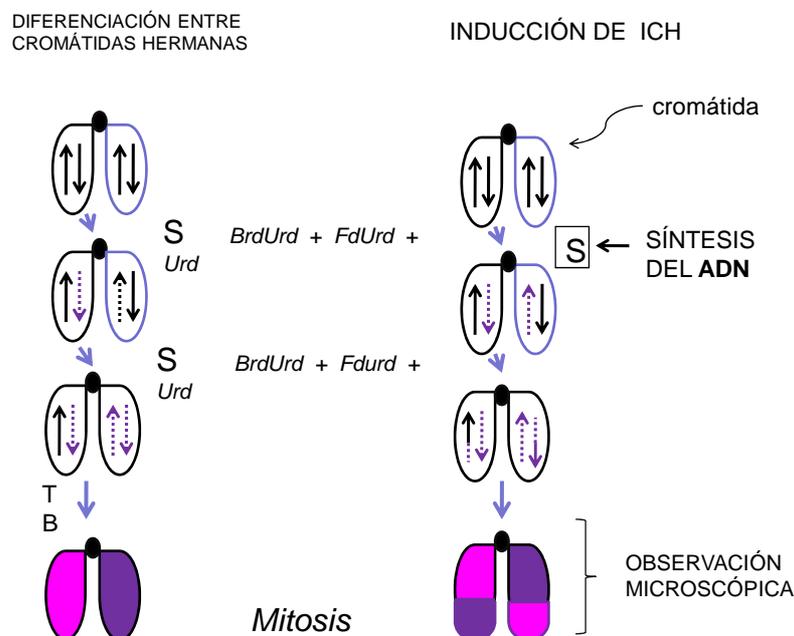


Fig.26. Intercambio de cromátidas hermanas (ICH) Tomado de Romero (1984) y Cortes (1985).

En investigaciones realizadas en la enfermedad pulmonar provocada por *Mycobacterium tuberculosis*, se observa que no se cuenta con un antibiótico eficaz contra todas las distintas cepas de ésta bacteria, de modo que la persona infectada no recibe un tratamiento eficaz hasta que se identifica la cepa que le provoca la infección. Una manera rápida de hacer esto es exponiendo una muestra de células bacterianas tomadas del paciente a genes de luciferasa. Dichos genes generalmente se transfieren al ADN bacteriano de algunas células. Los científicos aíslan éstas células y exponen las colonias de los descendientes a distintos antibióticos. Cuando el antibiótico no funciona, las colonias emiten brillo, sus células continúan fabricando productos genéticos, entre ellos la luciferasa. Se sabe que el antibiótico funciona cuando las células no emiten brillo, esto se debe a que el antibiótico las mata (Starr y Taggart 2004).

La bioluminiscencia permite observar tumores *in vivo* en un comportamiento no destructivo. Esta técnica muy sensitiva está basada en la emisión de luz por la reacción de luciferina con la enzima luciferasa y medida por un foto detector. A partir del desarrollo recombinante de células tumorales, éstas han sido diseñadas para producir luciferasa, con esto se ha logrado desarrollar un amplio número de experimentos en donde es posible examinar el crecimiento del tumor, la metástasis del tumor y el efecto del régimen terapéutico. Una limitante es el ciclo de vida corto de la luciferina, para alargar este periodo *in vivo*, los autores proponen el uso de 6-amino-*d*-luciferina, de ésta manera es posible la observación en animales a largo plazo (Chandran *et al.* 2009).

En la técnica de bioluminiscencia por “ATP metría”, es posible observar el fenómeno luminoso, dado que el ATP desaparece muy rápidamente de las células muertas y que la concentración de ATP de una célula viva permanece relativamente constante, se puede asumir que la luz emitida durante la reacción es directamente proporcional al número de células metabólicamente activas presentes en la muestra. Este proceso ha sido aplicado en la industria alimentaria en dos campos (Fig. 27): la determinación de la carga microbiana

de distintos productos alimenticios y la evaluación de la eficacia de las prácticas de limpieza y desinfección (Puig Durán 1999). La cantidad de luz emitida es proporcional a la cantidad de ATP liberado (Pujol Moix 2001).

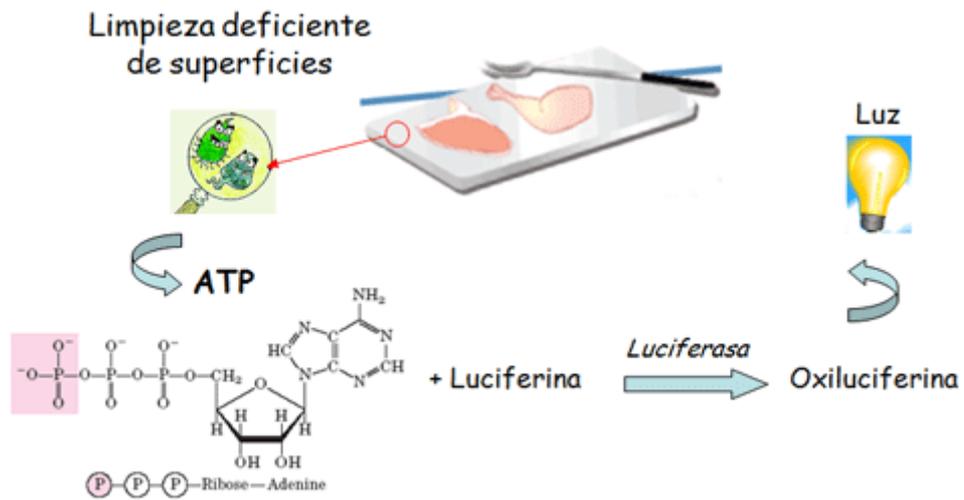


Fig.27. Bacterias presentes en áreas mal aseadas Imagen tomada de weblogs.madrimasd.org/alimentación/.

CONCLUSIONES

El fenómeno luminiscente ocurre por la excitación de los electrones externos de algunos materiales, los cuales al regresar a su órbita original, generan la emisión de luz. La fluorescencia y la fosforescencia, son fenómenos diferentes, en la primera ocurre un destello instantáneo de corta duración, mientras que en la segunda, se observa una prolongada difusión luminosa.

El proceso luminiscente en los seres vivos se realiza a través de reacciones óxido-reducción del sistema luciferina-luciferasa en presencia de oxígeno, iones de magnesio y ATP.

Desde bacterias hasta peces se han reconocido 15 grupos de organismos que llevan a cabo luminiscencia de forma intrínseca o por simbiosis. La mayoría de estos seres luminosos son acuáticos.

El color de luz emitida, la intensidad de luz o el área corporal iluminada pueden ser empleados en la taxonomía de los grupos, como en los lampíridos (Coleóptera).

El conocimiento de la bioluminiscencia ha permitido desarrollar métodos en la industria alimentaria y en medicina.

LITERATURA CITADA

- Audesirk, T., G. Audesirk y B.E. Byers. 2004.** *Biología: ciencia y naturaleza*. 6ªed. Pearson Educación. México, p. 341.
- Baca, B.E., M.L. Ygnacio y C.C. Vázquez. 1993.** La herencia extracromosómica en las bacterias. *Elementos*. 18(3):29-34
- Barreda, O.M. 1978.** *Ictiología general*. 3ª. Ed. La popular. P.194.
- Barrena, G. C.1986.** Intercambios de cromátidas hermanas inducidos por dicromato de potasio y cromato de calcio en *Vicia faba*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Berthier, S. 2007.** *IRIDISCENCES, The physical colors of insects*. Ed. Springer, Francia, pp. 57-64.
- Brown, T.E., B.E. Bursten, H.E. Lemay, y J.R. Burdge. 2007.** *Química*. Prentice Hall. p. 200.
- Brusca, R.C. y G.J. Brusca. 2003.** *Invertebrados*. 2ª. Sinauer Associates, Inc. Publishers. USA. p. 82.
- Caballero, P. y J. Avilla. 2005.** *El control biológico de plagas y enfermedades: la sostenibilidad de la agricultura mediterránea*. Ed. Castellón de la Plana. España. p. 88.
- Cabriales, G.R.C. 2004** *Luminiscencia en polímeros semiconductores*. FIME-UANL. Ingenierías, Vol. VII, N° 23.
- Carlile, J.M., C.S. Watkinson y W.G. Gooday. 2001.** *The Fungi*. 2ª ed. Academic Press. Reino Unido, pp. 168-169.
- Chang, R. 1986.** *Fisicoquímica con Aplicaciones a Sistemas Biológicos*. CECSA, México, D.F. pp.697-698.
- Chandran, S. S., S.A. Williams y S.R. Denmeade. 2009.** Extended-release PEG- luciferin allows for long-term imaging of firefly luciferasa activity *in vivo*. *Luminiscence*. 24:35-38.
- Claros, G. 2003.** Aproximación histórica a la biología molecular a través de sus protagonistas, los conceptos y la terminología fundamental. *Panace@*. 4(12):168-179.
- Cortés, E. J. 1985.** Intercambios de cromátidas hermanas inducidos por los insecticidas organofosforados Folimat y metil paratión en *Vicia faba*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México.

- Dworkin, M. 2006.** *The Prokaryotes: Ecophysiology and biochemistry*. 3^a ed. Springer. Vol. II. New York. Pp. 875-884.
- Ehrenberg, M. 2008.** Scientific Background on the Nobel Prize in Chemistry. The green fluorescent protein: discovery, expression and development. The Royal Swedish Academy of Sciences.
- Flores, M.A. 1980.** Efectos del cromo en las células gaméticas de *Gibasis pulchella*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Fuentes, A.X., M.J. Castiñeiras y J.M. Queraltó 1997.** *Bioquímica clínica y patología molecular*. 2^a ed. Reverté. Barcelona, p 254.
- Gama, F.M. y B.L. García. 2004.** *Biología: Biogénesis y microorganismos*. 2^a ed. Pearson Education. México, p.176.
- Gómez Arroyo, S., M. Altamirano y R. Villalobos Pietrini (1981).** Sister-chromatid exchanges induced by some chromium compounds in human lymphocytes *in vitro*. *Mutat. Res.* 90: 425-431.
- Gómez Arroyo,S. y R. Villalobos Pietrini (1983).** Chromosomal alterations induced by some chromium salts. *Cytologia*. 48: 185-193.
- Gómez Arroyo,S. y P. Castillo Ruíz(1985).**Sister chromatid exchanges induced by thinner in *Vicia faba*. *Cont. Amb.* 1: 17-23
- Guzmán, G. 1985.** *Hongos*. 2^a reimpresión. Ed. Limusa. México. P. 50.
- Haddock, S.H.D., C.M. McDougall y J.F. Case. 1997.** The Bioluminescence Web Page, <http://lifesci.ucsb.edu/~biolum/> (actualizada en 2009; acceso 30/05/09).
- Haddock, S.H.D., C.W. Dunn, P.R. Pugh y C.E. Schnitzler. 2005.** Bioluminiscent and red-fluorescent lures in a deep-sea siphonophore. *Science*. 309: 263.
- Harvey, E.N. 1922.** Studies on bioluminescence. XIV. The Specificity of Luciferin and Luciferase. *The Journal of General Physiology*. 285-295.
- Herring, P.J. 1985.** Bioluminescence in the crustacea. *Journal of crustacean biology*. 5(4):557-573.
- Hewitt, P.G. 2007** *Física conceptual*, 10^a ed. Pearson Education. México. P. 772.
- Higashida, B. 1992.** *Ciencias de la Salud*. 2^a ed. Mc Graw Hill.México. p. 28.
- Huffaker, C.B. y A.P. Gutierrez. 1999.** *Ecological entomology*. 2^a ed. John Wiley and Sons, Inc. USA. P. 210.

- Jeffery P. T., W.A. Haswell, A.J. Marshall y P.J. Nadal 1987.** *Zoología. Cordados. Vol. II.* 7^a ed. Reverté. Argentina. Pp. 42-43, 335-336.
- Karim, M.M., S.M. Alam y S.H. Lee 2008.** Application of lanthanide composite nanoparticle - sensitized luminescence method for the determination of salicylic acid in pharmaceutical formulations and human – plasma. *Luminescence.* 23(6):357-438.
- Kotz, J.C., P. Treichel y G.C. Weaver 2005.** *Química y reactividad química.* 6^a ed. Thomson. México. P.299.
- Lacadena, J.R. 1996.** *Citogenética.* Ed. Complutense. Madrid. P.79.
- Laiata, H. y G. Aparicio 2005.** *100 Peces argentinos.* Ed. Albatros, p 127.
- Larousse. 1988.** *Diccionario ilustrado de las ciencias.* Tomo 3. Ed. Larousse. México. P. 865.
- Larousse. 2006.** *Diccionario esencial Química.* Ed. Larousse. México. P.289.
- Lawrence, J.F. y A.F. Newton Jr. 1995.** Families and subfamilies of Coleoptera (with select genera, notes, references and data on family-group names). In: Pakaluk y Slipinski (Eds.). *Biology, phylogeny and classification of Coleoptera: Papers celebrating 80th birthday of Roy A. Crowson.* Muzeum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa Pp. 779-1006.
- Maeda Martínez, A. 2002.** *Los moluscos pectínidos de Iberoamérica: ciencia y acuicultura.* Ed. Limusa. México. 308 p.
- Marshall, A.J., W.D. Williams, C.F. Pablos y P.T. Jeffery. 1980.** *Zoología.* 7^a ed. Reverté. España. P. 805.
- Martínez, A.R., B. Jerry y M.J. Rodríguez. 2005.** *Química.* Editorial Reverté. España. 226 p.
- Moyle, B.P. y J.J. Cech Jr. 2000.** *Fishes: An introduction to Ichthyology.* 4^a ed. Prentice-Hall. Inc. U.S.A., P. 229.
- Nebel, B.J., R.T. Wright y F.J. Davila. 1999.** *Ciencias ambientales: Ecología y desarrollo sostenible.* Prentice Hall.6^a ed. México. Pp. 70.
- Nussbaum, R.L., R.R. MacInnes y H.F. Willard. 2004.** *Genética en medicina.* Ed. Masson. Barcelona. Pp. 158-168.
- Ocampo, C.O., Y.O. Torres, C.O. Ocampo. 2006.** *Física general.* International Thompson. México. 280 p.
- Padilla, A.F., F. Padilla, L.A.E. Cuesta y A. Cuesta. 2003.** *Zoología aplicada.* Ed. Díaz de Santos. España. 64 p.

- Parés, I. F.R. 1997.** *Bioquímica de los microorganismos*. Reverté. España. P.317
- Pérez, C.C. 1996.** *Sensores ópticos*. Ed. Valencia Universitat. España. P. 84.
- Pérez, M.H. 2000.** *Física general*. Publicaciones Cultural. Cuarta reimposición. México. Pp.543-544.
- Puig-Durán, F.J. 1999.** *Ingeniería, autocontrol y auditoría de la higiene en la industria alimentaria*. 3ª ed. Ediciones Mundi-Prensa. Pp. 130-131.
- Pujol Moix. 2001.** *Trombocitopenias*. España. 2ª ed. Elsevier .España. Pp.129.
- Requena Rodríguez, A. y L.M. Tomás Balibrea. 2008.** *Triadas. Nuevas lecturas en Ciencia y Tecnología*. Oleiros: Netbiblo. España. 88 p.
- Rioja, L.B.E., O.M. Ruiz, R.I. Larios. 1961.** *Zoología*. 5ª ed. Porrúa. México. 739 p.
- Rheinheimer, G. 1994.** *Aquatic Microbiology*. 4ª ed. John Wiley and Sons. U.S.A. Pp159-162.
- Rodríguez, G.J. 1997.** *Fundamentos de óptica geométrica*. Publicaciones Universidad de Oviedo. España. Pp.:17,18, 19, 22, 23.
- Romero, P. T. 1984.** Intercambio de cromátidas hermanas inducido por tiner en *Vicia faba*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Rota, E., N.T. Zalesskaja, N.S. Rodionova y V.N. Petushkov 2003.** Redescription of *Fridericia heliota* (Annelida, Clitellata: Enchytraeidae), a luminous worm from the Siberian taiga, with a review of bioluminescence in the Oligochaeta. *Journal of Zoology*. 260: 291-299
- Schatzberg, F.A. y C.B. Nemeroff. 2006.** *Tratado de psicofarmacología*. 3ª ed. Elsevier. España. Pp. 60-67.
- Seoánez, C. M. 2001.** *Tratado de gestión del medio Ambiente Urbano*. Mundi-Prensa Libros.1ª Ed. España. Pp. 140.
- Silva, G.M.C. y B.M.J. García. 2006.** *Laboratorio de bioquímica: Técnico superior en laboratorio de diagnóstico clínico*. Editorial Mad. 1ª ed. España. Pp. 39-40.
- Smallwood, W.L. y E. R. Green.1992.** *BIOLOGIA*. XXII reimposición Publicaciones Cultural. México, Pp.99
- Stannard, C.J. y P.A. Gibbs. 1986.** Rapid microbiology: Applications of bioluminescence in food industry a review. *Journal of bioluminescence and chemiluminescence*.1(1):3-10.

- Stanyer, R.Y., J.R. Villanueva, R. Guerrero. 1992.** *Microbiología*. 2ª ed. Reverté. España. Pp. 480-481.
- Starr, C. y R.Taggart. 2004.** *Biología: la unidad y la diversidad de la vida*. Thomson Learning. 10ª ed. México. Pp. 110-111.
- Tippens, P. 2007.** *FISICA conceptos y aplicaciones*. 7ª Mc Graw Hill. Pp. 643-646.
- Thews, G., E. Mutschler, P. Vaupel, A. Nuñez Cachaza. 1983.** *Anatomía, fisiología y patofisiología del hombre*. Reverté. España. P.330.
- Tsuji, F.I. y E. Hill. 1983.** Repetitive cycles of bioluminescence and spawning in the Polychaeta *Odontosyllis phosphorea*. *Biol. Bull.*165: 444-449.
- Villee, C.1968.** *Biología*. 5ª. Editorial Interamericana. Pp.79-80.
- Viviani, V.R. 2005.** Luciferasas: las enzimas de la luz. *CIENCIA HOY*. 15(90): 40-47.
- Volcy, C. 2004.** *Lo malo y lo feo de los microbios*. 2ª. Ed. Universidad Nacional de Colombia. Colombia. Pp. 68.
- Wille, T.A. 1987.** *Corcovado, meditaciones de un biólogo: Un estudio ecológico*. 2ª. Ed. Universidad Estatal a Distancia, Universidad de Texas. U.S.A. p 148.
- White, R.E. 1983.** A Field Guide to the Beetles of North America. Peterson Field Guide Series. New York, USA.
- Zaragoza Caballero, S. 1989.** Trece especies nuevas de *Bicellonycha* Motschutsky, 1852 (Coleoptera: Lampyridae; Photurinae) de América. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoológica*. 59(2): 253-286.
- Zaragoza Caballero, S. 1995.** Descripción de ocho especies nuevas de *Photinus* (Coleoptera: Lampyridae, Photinini) de México. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie), 66: 1-21.
- Zaragoza Caballero, S. 1996.** Especies nuevas de *Cratomorphus* (Coleoptera: Lampyridae, Photinini) de México. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoológica*, 67(2): 319-329.
- Zaragoza Caballero, S. 2000.** *Cantaroidea* (Coleoptera) de México. IV. Nuevos *Photinus* (Lampyridae) del Estado de Morelos. *Dugesiana*, 7(1): 1-17.

Apéndice A.-Lista de organismos bioluminiscentes

Bacterias		
Nombre común	Nombre científico	Referencia
	<i>Beneckea harveyi</i>	Fuentes 1997
Bacteria marina	<i>Halobacterium</i> spp.	Parés 1997
	<i>Photobacterium leiognathi</i>	Rheinheimer 1994, Parés 1997 y
		Padilla <i>et al.</i> 2003
Bacteria simbiote	<i>Photorhabdus</i> spp.	Caballero y Avilla 2005
	<i>Vibrio fischeri</i>	Fuentes 1997 y Parés 1997

Hongos (basidiomicetos)		
Nombre común	Nombre científico	Referencia
babosito	<i>Armyllaria mellea</i>	Carlile <i>et al.</i> 2001
	<i>Armyllaria</i> sp	Harvey 1922
	<i>Genorrema viridilucens</i>	
	<i>Mycena</i> spp.	Carlile <i>et al.</i> 2001
	<i>Omphalotus</i> spp.	Carlile <i>et al.</i> 2001
	<i>Panellus</i> spp.	Carlile <i>et al.</i> 2001
	<i>Pleurotus</i> spp.	Carlile <i>et al.</i> 2001
	<i>Clytocybe</i> sp.	Harvey 1922

Radiolaria		
Nombre común	Nombre científico	Referencia
	<i>Talassicola</i> spp.	Harvey 1922

Dinoflagellata		
Nombre común	Nombre científico	Referencia
	<i>Gonyaulax</i> spp.	Harvey 1922, Gama y García 2004
	<i>Noctiluca scintillans</i>	Volcy 2004
	<i>Noctiluca</i> sp.	Harvey 1922
	<i>Alexandrium</i> spp.	Brusca y Brusca 2003
	<i>Gymnodinium catenatum</i>	Brusca y Brusca 2003
	<i>Pyrodinium bahamense</i>	Brusca y Brusca 2003
	<i>Ceratium</i> spp.	Harvey 1922

Porifera (esponjas)		
Nombre común	Nombre científico	Referencia
Esponja	<i>Grantia</i> spp.	Harvey 1922

Apéndice A. Continuación. Lista de organismos bioluminiscentes

Cnidaria (Sifonóforos)		
Nombre común	Nombre científico	Referencia
	<i>Erenna</i> spp.	Haddock <i>et al.</i> 2005
Medusa	<i>Aequorea</i> spp.	Harvey 1922, Fuentes 1997 y
		Ehrenberg 2008
	<i>Marrus orthocana</i>	
	<i>Mitrocoma</i> sp.	Harvey 1922

Ctenophora		
Nombre común	Nombre científico	Referencia
	<i>Berøe forscali</i>	Brusca y Brusca 2003
	<i>Bolina</i> sp.	Harvey 1922
Cinturón de Venus	<i>Cestum veneris</i>	Brusca y Brusca 2003
	<i>Leucothea</i> sp.	Brusca y Brusca 2003
	<i>Mnemiopsis</i> sp.	Brusca y Brusca 2003
	<i>Pleurobrachia</i> sp.	Brusca y Brusca 2003

Annelida		
Nombre común	Nombre científico	Referencia
	<i>Chaetopterus</i> sp.	Harvey 1922
	<i>Microscolex</i> sp.	Harvey 1922
	<i>Odontosyllis</i> sp.	Harvey 1922
	<i>Polynöe</i> sp.	Harvey 1922
	<i>Tomopteris</i> sp.	Harvey 1922
	<i>Eisenia fetida</i>	Rota <i>et al.</i> 2003
	<i>Eisenia submontana</i>	Rota <i>et al.</i> 2003
	<i>Fridericia heliota</i>	Rota <i>et al.</i> 2003
	<i>Henlea ventriculosa</i>	Rota <i>et al.</i> 2003
	<i>Microscolex phosphoreus</i>	Rota <i>et al.</i> 2003
	<i>Octochaetus</i> sp.	Rota <i>et al.</i> 2003
	<i>Pontodrilus bermudensis</i>	Rota <i>et al.</i> 2003

Crustacea		
Nombre común	Nombre científico	Referencia
	<i>Cypridina</i> sp.	Harvey 1922 y Herring 1985
	<i>Pyrocypis</i> sp.	Harvey 1922
	<i>Metridia</i> sp.	Harvey 1922
	<i>Pleuromma</i> sp.	Harvey 1922
	<i>Meganyctiphanes</i> sp.	Harvey 1922
	<i>Gnathophausia</i> sp.	Harvey 1922
	<i>Sergestes</i> sp.	Harvey 1922

	<i>Heterocarpus</i> sp.	Harvey 1922
	<i>Paratya</i> sp.	Herring 1985
	<i>Penaeus indicus</i>	Herring 1985

Molusca		
Nombre común	Nombre científico	Referencia
	<i>Pholas</i> sp.	Harvey 1922
	<i>Phyllirrhoe</i> sp.	Harvey 1922

Cephalopoda		
Nombre común	Nombre científico	Referencia
Calamar	<i>Euprymna morsei</i>	Rheinheimer 1994
Calamar	<i>Euprymna</i> spp.	Stanier <i>et al.</i> 1996
Calamar	<i>Heteroteuthis</i> spp.	Harvey 1922
Calamar	<i>Logilo vulgaris</i>	Rheinheimer 1994
Calamar	<i>Lycoteuthis</i> sp.	Brusca y Brusca 2003
Sepia	<i>Sepia officinalis</i>	
Calamar	<i>Watasenia</i> sp.	Harvey 1922

Insecta		
Nombre común	Nombre científico	Referencia
Luciérnaga	<i>Photinus pyralis</i>	Marshall <i>et al.</i> 1980
Luciérnaga	<i>Photinus</i> spp.	Huffaker y Gutiérrez 1997
Luciérnaga	<i>Bicellonycha brasiliana</i>	Zaragoza Caballero 1989
Luciérnaga	<i>Bicellonycha catharina</i>	Zaragoza Caballero 1989
Luciérnaga	<i>Bicellonycha gorhami</i>	Zaragoza Caballero 1989
Luciérnaga	<i>Bicellonycha peruana</i>	Zaragoza Caballero 1989
Luciérnaga	<i>Bicellonycha pici</i>	Zaragoza Caballero 1989
Luciérnaga	<i>Cratomorphus hoffmannae</i>	Zaragoza Caballero 1996
Luciérnaga	<i>Cratomorphus anitae</i>	Zaragoza Caballero 1996
Luciérnaga	<i>Cratomorphus ayalai</i>	Zaragoza Caballero 1996
Luciérnaga	<i>Cratomorphus rodriguezae</i>	Zaragoza Caballero 1996
Luciérnaga	<i>Cratomorphus ramirezi</i>	Zaragoza Caballero 1996
Luciérnaga	<i>Cratomorphus huautlaensis</i>	Zaragoza Caballero 1996
Luciérnaga	<i>Geophilus</i> sp.	Harvey 1922
Luciérnaga	<i>Luciola</i> sp.	Harvey 1922
Luciérnaga	<i>Photinus Platyphallos</i>	Zaragoza Caballero 1995
Luciérnaga	<i>Photinus pararuficollis</i>	Zaragoza Caballero 2000
Luciérnaga	<i>Photinus amoenoides</i>	Zaragoza Caballero 2000
Luciérnaga	<i>Photinus toledo</i>	Zaragoza Caballero 2000
Luciérnaga	<i>Photinus furcatus</i>	Zaragoza Caballero 2000
Luciérnaga	<i>Pyrophorus</i> sp.	Harvey 1922

Apéndice A. Continuación. Lista de organismos bioluminiscentes

Protochordata		
Nombre común	Nombre científico	Referencia
	<i>Pyrosoma</i> sp.	Harvey 1922 y Jeffery <i>et al.</i> 1987

Pisces		
Nombre común	Nombre científico	Referencia
	<i>Anomalops</i> sp.	Harvey 1922
	<i>Anomalops katoptron</i>	Rheinheimer 1994
Pez hacha	<i>Argyropelecus</i> sp.	Jeffery <i>et al.</i> 1987
Pez con lámpara	<i>Ceratias holboelli</i>	
	<i>Leiognatus elongatus</i>	Rheinheimer 1994
	<i>Leiognatus stercorarius</i>	Rheinheimer 1994
Pez con filamentos	<i>Linophryne arborifera</i>	
	<i>Malacocephalus laevis</i>	Rheinheimer 1994
Pez con Lámpara	<i>Melanocetus johnsonii</i>	
	<i>Pachystomias</i> sp.	Jeffery <i>et al.</i> 1987
	<i>Photoblepharon</i> sp.	Harvey 1922 y Rheinheimer 1994
Lucerna, bagre sapo luminoso	<i>Porichthys porosissimus</i>	Aparicio y Laiata 2005, Harvey 1922
Tiburón pigmeo	<i>Squaloides laticaudus</i>	Moyle y Cech 2000
Tiburón perro	<i>Etmopterus Perryi</i>	Moyle y Cech 2000
	<i>Isistius brasiliensis</i>	Moyle y Cech 2000
	<i>Gonostoma</i> sp.	Harvey 1922
	<i>Maurolicus</i> sp.	Harvey 1922

Apéndice B. Área luminosa en coleópteros (Zaragoza Caballero 1989, 1995, 1996, 2000)

Especie	Área luminosa
<i>Bicellonycha boliviana</i>	Dos pequeñas manchas circulares amarillas en esternitos V-VI
<i>Bicellonycha brasiliana</i>	Toda el área de los esternitos V-VI
<i>Bicellonycha thiemeni</i>	Toda la superficie de los esternitos V-VI
<i>Bicellonycha colombiana</i>	En esternitos V-VI
<i>Bicellonycha catharina</i>	Dos manchas transversales en la parte media de esternitos V-VI
<i>Bicellonycha oliveri</i>	En esternitos V-VI
<i>Bicellonycha gorhami</i>	Una mancha amarilla en la mitad del esternito V
<i>Bicellonycha sallei</i>	Toda la superficie de los esternitos V-VI
<i>Bicellonycha championi</i>	Toda la superficie de los esternitos V-VI
<i>Bicellonycha albomarginata</i>	Toda la superficie de los esternitos V-VI
<i>Bicellonycha peruana</i>	Toda la superficie de los esternitos V-VI
<i>Bicellonycha panamensis</i>	Una pequeña mancha circular amarilla en esternito V
<i>Bicellonycha pici</i>	Una pequeña mancha circular amarilla en esternito V
<i>Photinus platiphallus</i>	Dos pequeñas manchas laterales en esternito VII
<i>Cratomorphus hoffmannae</i>	Esternitos V-VI parcialmente luminosos
<i>Cratomorphus anitae</i>	Dos manchas en la parte media de los esternitos V-VI
<i>Cratomorphus ayalai</i>	Luz en gran parte de esternitos V-VI
<i>Cratomorphus rodriguezae</i>	Dos pequeñas manchas en esternitos V-VI
<i>Cratomorphus ramirezi</i>	Dos grandes manchas en esternitos V-VI
<i>Cratomorphus huautlaensis</i>	Dos manchas en esternitos V-VI
<i>Photinus pararuficolli</i>	Esternitos V-VI
<i>Photinus amoenoides</i>	Parte media del esternito V
<i>Photinus toledo</i>	Parte media del esternito V
<i>Photinus furcatus</i>	Parte media del esternito V