

Luz en las profundidades: la ciencia y el arte de la bioluminiscencia marina

Light in the Depths: The Science and Art of Marine Bioluminescence

Diana Carolina Pachón Contreras^{ac}, Angela María Wilches Flórez^{bd}

^a Estudiante, Programa de Biología, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Colombia

^b Docente Titular Facultad de Ciencias Matemáticas y Naturales, Programa de Biología, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Colombia

^c dcpachonc@udistrital.edu.co | <https://orcid.org/0009-0009-8554-2493>

^d amwilchesf@udistrital.edu.co | <https://orcid.org/0000-0002-8928-0373>

Citation: Pachón Contreras, D.C., Wilches Flórez, A. M. (2026). Luz en las profundidades: la ciencia y el arte de la bioluminiscencia marina. *Mutis*, 16(1). 1-27. <https://doi.org/10.21789/22561498.2173>

Recibido: 5 de julio de 2025
Aceptado: 13 de febrero de 2026

Copyright: © 2026 por los autores. Licenciado para *Mutis*. Este artículo es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos y condiciones de la licencia Creative Commons Attribution (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

RESUMEN

La bioluminiscencia es un fenómeno bioquímico mediante el cual ciertos organismos vivos producen luz a partir de una reacción que involucra oxígeno, una molécula sustrato (luciferina) y enzimas como la luciferasa o fotoproteínas. Este proceso puede ocurrir de manera intracelular, extracelular o a través de simbiosis con bacterias luminosas. Se encuentra ampliamente distribuido en ecosistemas marinos, estando presente en bacterias, dinoflagelados, cnidarios, moluscos, crustáceos, anélidos y peces de aguas profundas.

Desde una perspectiva evolutiva, la bioluminiscencia ha surgido como estrategia adaptativa, cumpliendo funciones esenciales como defensa frente a depredadores, atracción de presas, camuflaje por contrailuminación, comunicación y reproducción. Asimismo, su estudio ha impulsado importantes avances científicos, entre ellos el desarrollo de la proteína verde fluorescente (GFP), herramienta fundamental en biomedicina y biología molecular.

No obstante, factores como el calentamiento global, la acidificación oceánica y la contaminación lumínica costera están modificando la distribución, abundancia y comportamiento de los organismos bioluminiscentes, comprometiendo su papel ecológico y su estabilidad poblacional. Además de su relevancia ecológica, la bioluminiscencia se ha convertido en un recurso aplicado en monitoreo ambiental y en el estudio de alteraciones climáticas.

Este artículo revisa el origen evolutivo, los mecanismos bioquímicos, las funciones ecológicas y las aplicaciones científicas de la bioluminiscencia, analizando su vulnerabilidad frente a las transformaciones ambientales actuales y destacando su importancia para la conservación de la biodiversidad marina.

Palabras clave: Bioluminiscencia; luciferina; simbiosis bacteriana; luciferasa; ciencias naturales.

ABSTRACT

Bioluminescence is a biochemical phenomenon by which certain living organisms produce light through a reaction involving oxygen, a substrate molecule (luciferin), and enzymes such as luciferase or photoproteins. This process can occur intracellularly, extracellularly, or through symbiosis with bioluminescent bacteria. It is widely distributed in marine ecosystems, being present in bacteria, dinoflagellates, cnidarians, mollusks, crustaceans, annelids, and deep-sea fish.

From an evolutionary perspective, bioluminescence has emerged as an adaptive strategy, fulfilling essential functions such as defense against predators, attracting prey, camouflage through counter-illumination, communication, and reproduction. Furthermore, its study has driven significant scientific advances, including the development of green fluorescent protein (GFP), a fundamental tool in biomedicine and molecular biology.

However, factors such as global warming, ocean acidification, and coastal light pollution are altering the distribution, abundance, and behavior of bioluminescent organisms, compromising their ecological role and population stability. In addition to its ecological relevance, bioluminescence has become a valuable tool for environmental monitoring and the study of climate change.

This article reviews the evolutionary origin, biochemical mechanisms, ecological functions, and scientific applications of bioluminescence, analyzing its vulnerability to current environmental transformations and highlighting its importance for the conservation of marine biodiversity.

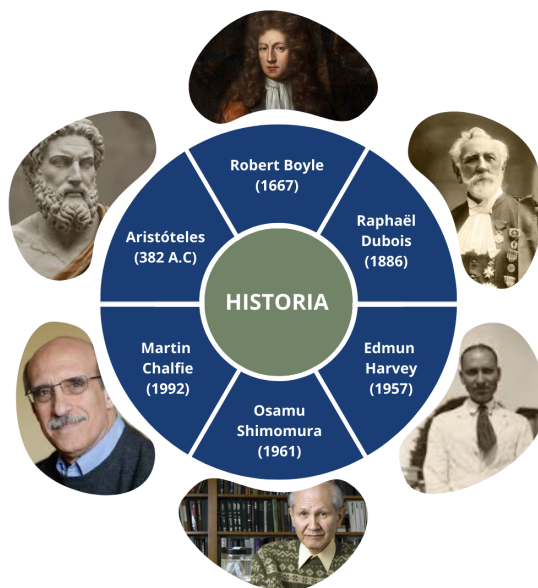
Keywords: bioluminescence; luciferin; bacterial symbiosis; luciferase; natural sciences.

APORTES HISTÓRICOS Y CONTRIBUCIONES CIENTÍFICAS AL ESTUDIO DE LA BIOLUMINISCENCIA

El inicio del estudio del fenómeno de bioluminiscencia tuvo lugar en la antigüedad, siendo Aristóteles el año 382 a.C. el primero en hacer referencia a la luz que emanaba de la madera (Gonzales, 2015); sin embargo, la primera descripción de un organismo bioluminiscente fue realizada por Plinio Segundo (23-79 DC), quien en su Historia Natural habló sobre unas medusas en la Bahía de Nápoles que resplandecían con un tono verdoso luego de ser expuestas a luz solar. Mucho más adelante, en 1667 Robert Boyle demostró que la bioluminiscencia dependía del aire, sentando las bases de la importancia del oxígeno en la bioluminiscencia (Schramm et al, 2024). En 1886 el fisiólogo y farmacéutico francés Raphaël Dubois descubrió en moluscos las dos sustancias principales para generar luz, la primera la denominó luciferasa y la segunda luciferina (del latín *lucifer*, portador de luz), términos que se siguen utilizando en la actualidad. En 1957 Harvey acuñó el término bioluminiscencia para hacer referencia a la luminiscencia de organismos biológicos. Más tarde, en 1962, McElroy y Seliger sugirieron que las luciferasas evolucionaron como una manera de eliminar el oxígeno tóxico cuando la atmósfera era en su mayor parte anaerobia, siendo utilizada para sobrevivir en ambientes extremos y no para producir luz (Rees et al, 1998).

A su vez el químico y biólogo marino japonés Osamu Shimomura, gracias a su investigación realizada en 1961, estudió a más de 10 000 ejemplares de *Aequorea victoria* buscando aislar la sustancia responsable de su bioluminiscencia. El autor logró identificar dos proteínas: la aequorina, que hace que la medusa brille en presencia del ion calcio, y la proteína verde fluorescente más conocida por sus siglas en inglés como GFP (Green Fluorescent Protein), la cual absorbe la luz emitida por la aequorina, generando una reacción y emitiendo luz verde. En 1992 Chalfie y su equipo colocaron esta proteína en la bacteria *Escherichia coli* descubriendo que la GFP no necesitaba de ninguna enzima, sino que el proceso de bioluminiscencia se daba de manera espontánea (ver Figura 1). Luego, Tsien al intercambiar aminoácidos, obtuvo nuevas versiones que emitían diferentes longitudes de onda en colores cian, azul y amarillo (García et al, 2015; Nobelprize, 2008). Por esta razón, en 2008 el Premio Nobel de Química se entregó a Osamu Shimomura (1928), Martin Chalfie (1947) y Roger Tsien (1952) por el descubrimiento y desarrollo de la GFP (Ramos, 2014). Esta proteína ha existido durante más de 160 millones de años, y al no requerir de nada para fluorecer se ha utilizado en diferentes áreas del conocimiento como la medicina para marcar tumores al observar la fluorescencia que emiten las células cancerosas luego de iluminarlas con luz (Ministerio de Educación Nacional de Colombia, s.f.; Schramm et al, 2024; Lee, 2014).

Figura 1. Historia de la bioluminiscencia.



Fuente: Autoría propia.

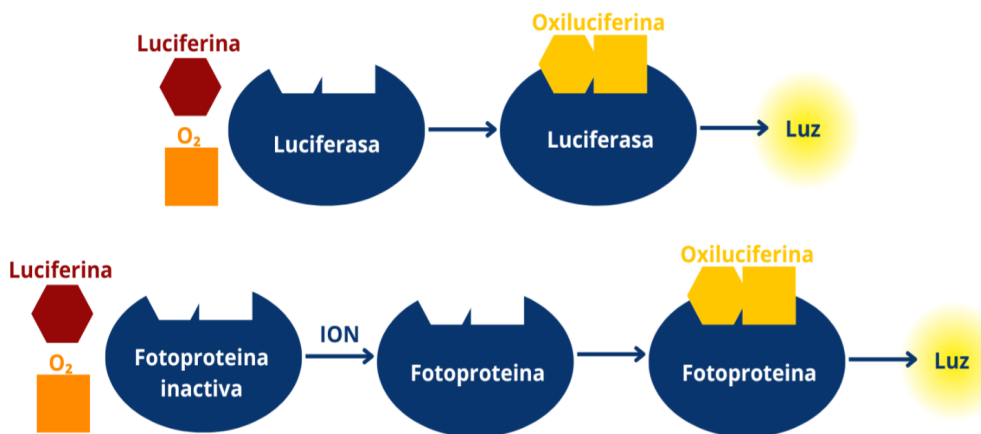
FUNDAMENTOS BIOQUÍMICOS Y MOLECULARES DE LA BIOLUMINISCENCIA

La emisión de luz es un proceso en el que se libera energía luminosa dentro del espectro visible, y se pueden presentar dos mecanismos: la fotoluminiscencia y la quimioluminiscencia. La primera depende de una previa absorción de luz luego de ser iluminado por una fuente externa, la cual excita a los electrones y cuando estos vuelven a su estado inicial emiten luz, cuya liberación de fotones se puede dar de dos maneras: fluorescencia o fosforescencia. En la fluorescencia la luz se libera de manera inmediata, pero en menor cantidad a la absorbida y con una longitud de onda diferente; además,

solo se da cuando está expuesto a luz, lo que hace que el tiempo de duración dependa del estímulo, mientras que en la fosforescencia la energía se absorbe y se almacena, generando que la emisión se dé con retraso y de manera lenta aunque la fuente utilizada para excitar a los electrones ya no esté presente, haciendo que el tiempo de duración sea mayor (Universidad Europea, s.f.; Junquera, 2016; Guirao, 2021; Ramos, 2014).

Por otra parte, la quimioluminiscencia no depende de una previa absorción de luz, sino que dentro de esta podemos encontrar la bioluminiscencia, cuya palabra proviene del griego *bios* que significa "vivo" y del latín *lumen* que significa "luz" (González, 2015; Ramos, 2014). Este es un fenómeno que hace referencia a la luz producida por diferentes organismos, y este mecanismo se produce por la energía liberada durante una reacción química en donde haya oxígeno, ATP, una molécula emisora de luz que recibe el nombre de luciferina y una enzima que se encarga de controlar y catalizar esta reacción, que puede ser una luciferasa o una fotoproteína. El proceso inicia en el momento en que el oxígeno entra en contacto con la luciferina, oxidándola; y si la enzima presente es una luciferasa, va a facilitar esta oxidación produciendo luz de inmediato, mientras que, si es una fotoproteína, al estar compuesta de luciferina y oxígeno, solo se activa en presencia de un ion específico, el cual modifica la fotoproteína y genera luz de manera tardía (ver Figura 2). La luciferina es propia de cada organismo que la produce, lo que hace que genere luz con diferentes longitudes de onda, pero el oxígeno y el ATP son algo indispensable para que la reacción se lleve a cabo de manera adecuada, debido a que en algunos casos la cantidad de luz emitida depende de la cantidad de ATP (Haddock et al, 2010; Martin et al, 2010; Carmona, 2018; Ministerio de Educación Nacional de Colombia, s.f.; Takatsu et al, 2022).

Figura 2. Proceso de bioluminiscencia.



Fuente: Autoría propia.

La bioluminiscencia emite diferentes longitudes de onda desde los 400 hasta los 720 nm, aunque esto varía dependiendo de la luciferina y luciferasa presente y del lugar en el que se encuentre el organismo. En zonas profundas va desde el violeta hasta el azul, en zonas poco profundas va desde el azul hasta el verde y, aunque principalmente la luz producida es azul, hay anélidos y peces que emiten luz amarilla y roja (Ministerio de Educación Nacional de Colombia, s.f.; De la Peña Lastra, 2021).

DIVERSIDAD LUMINOSA: MECANISMOS Y ESTRATEGIAS DE EMISIÓN

La bioluminiscencia se puede presentar de diferentes maneras: la intracelular es generada por el propio organismo mediante células especializadas, y puede ocurrir en organismos unicelulares y pluricelulares como dinoflagelados y calamares, donde la luz se emite por medio de la piel o se puede intensificar mediante materiales reflectantes como las placas de guanina en algunos peces, que es una base nitrogenada púrica y forma parte de los ácidos nucleicos (Valiente, 2020; García et al, 2015).

Ahora, si la reacción se genera fuera del organismo, se conoce como bioluminiscencia extracelular: luego de que la luciferina y la luciferasa se sintetizan, se almacenan en la piel, y en algunos casos es utilizada por crustáceos o cefalópodos para distraer a depredadores por medio de una nube luminosa luego de mezclar ambos reactivos (Valiente, 2020; García et al, 2015). También se puede presentar de manera semi-intrínseca, lo que quiere decir que obtiene uno de los componentes de manera natural y el otro por medio de la depredación (Letendre et al, 2024).

Otra forma en que puede ocurrir la bioluminiscencia es por simbiosis bacteriana donde peces, moluscos y equinodermos almacenan bacterias luminiscentes en órganos especializados llamados fotóforos, los cuales están conectados al sistema nervioso, permitiendo controlar la emisión de luz, como se observa en la Figura 3. Un ejemplo es el calamar *Euprymna scolopes* y la bacteria *V. fischeri*, cuya simbiosis se detalla más adelante (Valiente, 2020; García et al, 2015).

Figura 3. *Euprymna scolopes*.



Fuente: Vista al mar (2013).

FUNCIONES ECOLÓGICAS Y ADAPTATIVAS DE LA BIOLUMINISCENCIA

La bioluminiscencia puede ser utilizada por los organismos de múltiples maneras que van desde la defensa hasta la reproducción. Se han realizado estudios que han llevado a establecer la evolución de esta y la adaptación de los diferentes organismos a lo largo de los años. Dentro de la defensa se encuentra la intimidación de depredadores; por ejemplo, moluscos como el calamar vampiro utilizan grupos de bacterias para emitir un destello que desconcierta al depredador y permite que la presa escape; la conrailuminación, en donde camarones o peces utilizan fotóforos para igualar la luz de la superficie y camuflarse; el aposematismo, estrategia que les permite advertir a los depredadores sobre su toxicidad; y la alarma antirrobo, técnica mediante la cual se ilumina o se cubre con una baba bioluminiscente al depredador exponiéndolo a depredadores más grandes. Por otra parte, la bioluminiscencia también se puede usar como ataque, como algunos peces que emplean sus estructuras luminosas para atraer diferentes presas o calamares, utilizando la conrailuminación para camuflarse y emboscarlas; es el caso del pez rape, el cual utiliza un colgante de apéndice que se extiende desde su cabeza para atraer diferentes presas o el tiburón *Isistius brasiliensis* que, al camuflarse, solo se observa un pequeño círculo oscuro pareciendo un pequeño pez, lo que atrae a grandes depredadores como el atún. También el fenómeno luminescente se presenta en la denominada comunicación intraespecífica, interacción que se da entre organismos de la misma especie en el caso de los ostrácodos y para reproducción, en donde con ayuda de patrones lumínicos buscan llamar la atención y conseguir pareja; un ejemplo son los gusanos de fuego *Odontosyllis*, en donde las hembras producen secreciones luminescentes para atraer a los machos (Haddock et al, 2010; Ministerio de Educación Nacional de Colombia, s.f.; García et al, 2015; Gonzales, 2015; Vacquié et al, 2017).

HABITANTES LUMINOSOS DE LAS PROFUNDIDADES

La mayoría de organismos bioluminiscentes se han encontrado en el mar debido a que, como explicó el biólogo marino Edie Widder, muy pocos organismos bioluminiscentes pueden soportar la baja salinidad (en Langley, 2019). El 76% que habita las profundidades presenta bioluminiscencia (Martini et al, 2017; Herring, 1987) siendo los más abundantes las bacterias (American Museum of Natural History, s.f; Sala et al, 1999).

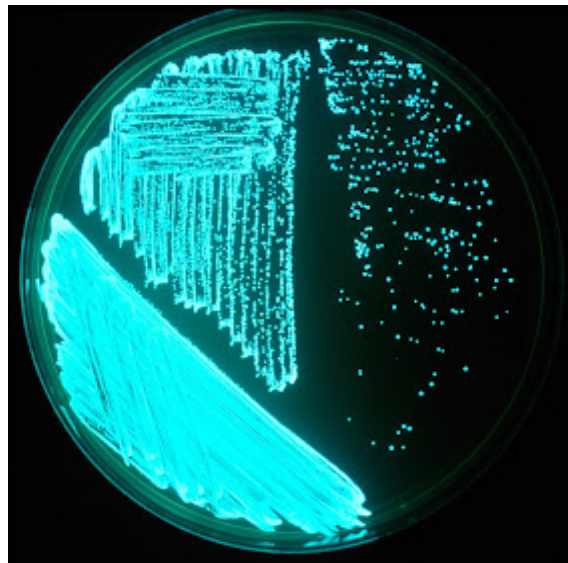
La bioluminiscencia bacteriana se genera al oxidar FMNH₂ (flavín mononucleótido reducido) a FMN y aldehídos a ácidos grasos (ver figura 4). La enzima presente en esta reacción es una luciferasa que tiene un peso molecular de 80 KDa aproximadamente y está compuesta por dos subunidades (α y β), una pesada y una ligera cuya actividad conjunta es tan importante que si trabajaran por separado, la reacción no podría llevarse a cabo. También se presenta una ácido graso reductasa o ácido mirístico reductasa que se encarga de regenerar el aldehído. Todo este proceso se realiza en presencia de oxígeno y, por cada molécula de ATP se emite un fotón, generando luz azul-verde con una longitud de onda de 490 nm (Khare, s.f; Sáenz et al, 2010).

Las luciferasas bacterianas son las proteínas más antiguas que se reparten en tres familias: Vibrionaceae, Shewanellaceae y Enterobacteriaceae (Brodl et al, 2018). Dentro de la primera, el género de bacterias bioluminiscentes mayormente estudiado es *Vibrio*, donde *Vibrio harveyi* puede encontrarse en la superficie o en el intestino de algunos animales marinos y de manera libre en el océano, mientras que *Vibrio fischeri* (ver Figura 6), aparte de encontrarse en estos ambientes, puede vivir como simbiote en los fotóforos de algunos peces o calamares (Carmona, 2018; Martin et al, 2010; Takatsu et al, 2022; Sáenz et al, 2010).

La emisión de luz en bacterias se puede ver afectada por diferentes factores como el pH, la temperatura, la salinidad y la densidad poblacional, los cuales son más complejos para aquellas que viven de manera libre en el océano debido a que muy pocas veces se alcanza la densidad necesaria para activar la bioluminiscencia, mientras que aquellas que se encuentran en órganos de algún individuo, alcanzan esta cantidad con mayor facilidad (Iglesias et al, 2020).

Las bacterias bioluminiscentes son de gran importancia debido a la producción de ácidos grasos utilizados por otros organismos y porque generan enzimas que son capaces de degradar sustancias como petróleo o almidón ayudando a limpiar el agua (Martinez, 2018). Un fenómeno relacionado con la presencia de bacterias bioluminiscentes es el denominado “mar de ardora” o “milky sea”, que fue descrito por primera vez en el texto “Veinte mil leguas de viaje submarino” de Julio Verne publicado en 1870; también desde 1915 se tienen registros de la aparición de agrupaciones bioluminiscentes en diferentes zonas costeras, pero fue hasta 2005 cuando un satélite de la NASA captó una zona bioluminiscente de aproximadamente 14.500 km², confirmando su existencia. Esto se debe a afloramientos de diferentes microalgas como las del género *Phaeocystis*, las cuales poseen bacterias bioluminiscentes en su interior como *Vibrio harveyi* (Ministerio de Educación Nacional de Colombia, s.f.; Gonzales, 2015).

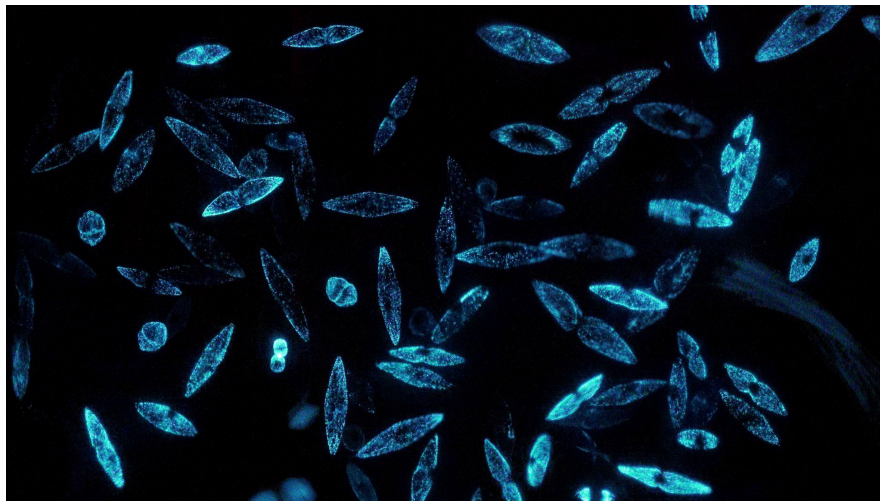
Figura 6. Cultivo de bacterias *Vibrio fischeri*.



Fuente: INGbioproductores (2015).

Otros organismos en los que se observa el fenómeno de bioluminiscencia son los dinoflagelados, individuos unicelulares que poseen un flagelo, el cual les ayuda para su locomoción. Son abundantes en ambientes costeros y oceánicos. Algunas especies como *Karenia brevis*, *Pyrodinium bahamense* y *L. polyedra* pueden generar el fenómeno de mareas rojas tóxicas, mientras que otras como *Noctiluca scintillans* y *Lingulodinium polyedra* son bioluminiscentes, cuyo efecto se genera en vesículas de aproximadamente 0,5 o 0,9 μm denominados centelleos, que contienen la luciferina que tiene una estructura de anillo de tetrapirrol similar al de la clorofila, la enzima luciferasa o en algunas especies una foto proteína (Haddock et al, 2010; Dunlap et al, 1981 ; Topalov et al, 2001). La luz se genera por un estímulo mecánico detectado por la membrana celular como el movimiento del agua, y cuando el pH es suficiente se generan cambios en la enzima luciferasa y se da la unión con la luciferina, pero si el organismo presenta una fotoproteína en lugar de una luciferasa, solamente se va a unir a la luciferina cuando el pH sea neutro para protegerla de la auto oxidación, liberándola cuando este sea menor a 7 para que reaccione con la luciferasa, generando luz azul con una longitud de onda de 474 a 476 nm, como se observa en la Figura 7 (Valiadi, 2013; Uribe et al, 2007; Letendre et al, 2024).

Figura 7. Dinoflagelados.

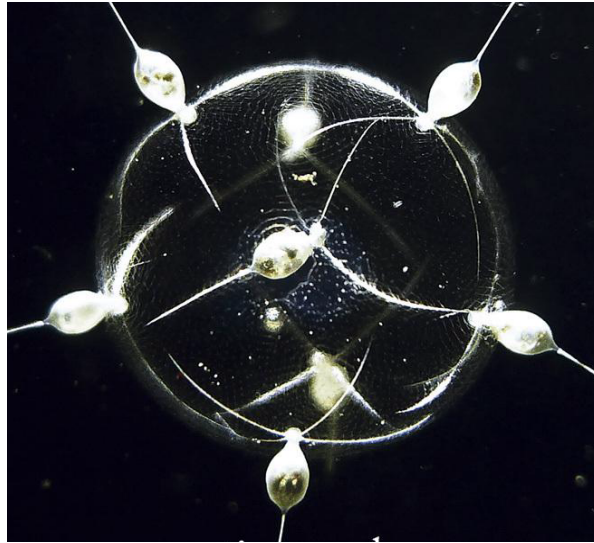


Fuente: Letendre et al (2024).

La bioluminiscencia también se presenta en radiolarios solitarios como *Tuscaridium cygneum* y coloniales (ver Figura 8). Los radiolarios son protistas ameboides que tienen elementos esqueléticos compuestos de sílice, su clasificación es muy cambiante incluyendo varios linajes independientes como los grupos Polycystinea y Phaeodarea. El orden Collodaria es bioluminiscente, y dentro de este los géneros *Collozoum* y *Thalassicola* utilizan la coelenterazina junto con una fotoproteína que se activa por el ion calcio, cuya luciferina la adquieren por medio de depredación al consumir presas de mayor tamaño. A su vez, dentro de los Cercozoos, *Aulosphaera* y *Tuscaridium cygneum*, presentan bioluminiscencia (Haddock et al, 2010). En el caso de los radiolarios solitarios como *Thalassicolla nucleata* se origina en la capa externa gelatinosa, y un solo estímulo mecánico produce un flujo máximo de fotones con una duración de aproximadamente 5 s, mientras que en radiolarios coloniales esta estimulación genera emisiones de 1 o 2 s. Aunque hasta el momento no se ha

documentado algún fenómeno bioluminiscente ocasionado por los radiolarios, estos pueden acumularse cerca a la superficie con una densidad poblacional de 20 000 colonias por m³ (Widder, 2002).

Figura 8. Radiolario *Tuscaridium cygneum*.



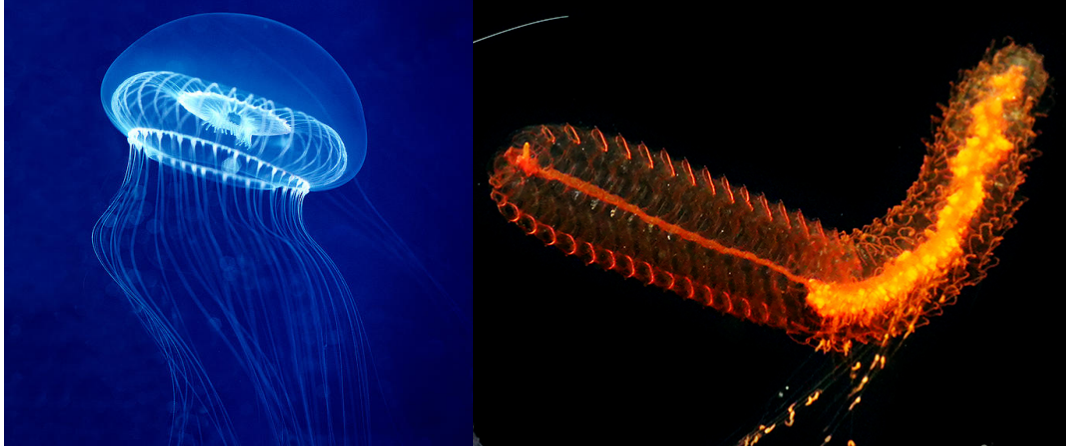
Fuente: Tan (2015).

En los cnidarios la bioluminiscencia se presenta en especies bentónicas y planctónicas, las cuales utilizan coelenterazina, que es un tipo de luciferina de imidazolpirazinona, lo que quiere decir que tiene un anillo de imidazol unido a un anillo de pirazina. Dentro de los cnidarios se encuentran los hidrozooos que incluyen desde hidromedusas hasta sifonóforos cuya longitud de onda emitida puede ser de 443 a 680 nm. Un ejemplo es la hidromedusa *Aequorea victoria* (ver Figura 9) que emite luz al reaccionar con iones de calcio, lo que quiere decir que la enzima presente en la reacción es una fotoproteína; sin embargo ella no produce su propia coelenterazina sino que depende de su dieta al alimentarse de copépodos (Haddock et al, 2001). Otro caso llamativo es el de la medusa *P. periphylla* estudiada por Shimomura y Flood (1998), la cual tiene dos luciferasas: una soluble, conocida como luciferasa-L, que es la responsable de la bioluminiscencia, tiene un peso molecular de aproximadamente 32 KDa, y se encuentra en los fotositos; y una luciferasa-O, que es insoluble, pesa aproximadamente 75 KDa, se encuentra en los huevos y actualmente su función es desconocida (Markova et al, 2015; Haddock et al, 2010; Delroisse et al, 2021). El 91% de los sifonóforos son bioluminiscentes, y algo muy curioso es que el género *Erenna*, como se observa en la Figura 9, genera luz roja, lo cual es muy raro en el rango de la bioluminiscencia marina (Letendre et al, 2024).

En los octocorales, *Renilla* es una especie que almacena coelenterazina en lugares especializados que permiten controlar la reacción y que esta no se active en cualquier momento, produciendo luz azul con longitud de onda de 480 nm (Markova et al, 2015; Haddock et al, 2010; Delroisse et al, 2021). Por otra parte, en los escifozoos, los órdenes Coronatae y Semaestomeae son los que presentan bioluminiscencia debido a un estímulo mecánico, haciendo que la emisión de luz con una longitud de onda de 442

a 491 nm vaya desde el punto de contacto hasta la campana (Estructura superior de la medusa) (Letendre et al, 2024).

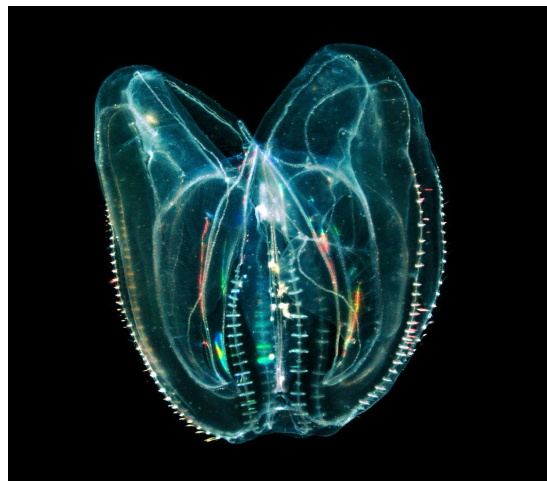
Figura 9. Hidromedusa *Aequorea victoria* e individuo del género *Erenna*.



Fuente: Krutein (2014) y Guglielmi (2023).

Los ctenóforos son organismos planctónicos exclusivamente marinos. De los siete órdenes, cinco presentan bioluminiscencia: Beroida, Cestida, Cydippida, Lobata y Thalassocalycida, esta es intrínseca dado que se produce por medio de una línea de células que se encuentra dentro de los ocho canales meridionales del ctenóforo, en donde se da una reacción entre la luciferina y una fotoproteína que se activa en presencia del calcio, emitiendo luz con una longitud de onda entre 458 y 501 nm. En los ctenóforos, la bioluminiscencia se ve afectada por diferentes factores: en el caso de *M. leidy* (ver Figura 10) y *Beroe ovata*, la emisión de luz depende de su alimentación, en qué etapa de desarrollo se encuentre, su metabolismo y otros agentes ambientales como la temperatura (Letendre, 2024).

Figura 10. *Mnemiopsis Leidy*.



Fuente: iNaturalist (s.f).

La coelenterazina es usada a su vez por los moluscos, donde los cefalópodos son los más bioluminiscentes con aproximadamente 70 géneros de calamares luminosos, en ellos la bioluminiscencia se puede dar por dos razones, la primera es que la auto producen, utilizando su propia luciferina y luciferasas, como *Watasenia scintillans* (Ver Figura 11), el cual utiliza dehidro-coelenterazina; y la segunda es que se dé por simbiosis bacteriana donde familias como Sepiolidae y Loliginidae poseen en diferentes órganos bacterias generadoras de luz (Haddock et al, 2010). Muchos cefalópodos tienen la capacidad de controlar el color y los patrones por medio de cromatóforos que son células especializadas que contienen pigmentos (Quantum inmortal, s.f).

Figura 11. *Watasenia scintillans* (Calamar luciérnaga).



Fuente: Jensen (2025).

Algunos crustáceos presentan la misma luciferina de los dinoflagelados debido a que eufáusidos como el Krill (Ver figura 12) se alimentan de dinoflagelados obteniendo la luciferasa que al oxidarse generará luz. En el caso de los ostrácodos, se pueden encontrar en ambientes marinos y de agua dulce, pero la bioluminiscencia solo se presenta en especies marinas, y las familias Cypridininae y Halocypridae son las que presentan la mayor cantidad de especies bioluminiscentes, cuya emisión se origina en las glándulas de labrum, ubicadas cerca de la boca, a excepción de la familia Halocypridae, debido a que las glándulas están en el borde de las valvas, las cuales son estructuras que cubren todo el cuerpo generando protección y soporte. Un ejemplo es *Vargula hilgendorfii*, la cual se encuentra bajo las playas y solo sale en la noche para alimentarse, usando las olas que funcionan como una estimulación mecánica que genera su bioluminiscencia; también posee un órgano que refleja la luz generada en la bioluminiscencia hacia una dirección específica, siendo utilizada como comunicación intraespecífica (Letendre et al, 2024). El orden Myodocopida es el único que utiliza la luciferasa de Cypridina, la misma que se sintetiza a partir de triptófano, isoleucina y arginina y produce una luz con una longitud de onda de 448 a 463 nm, mientras que la familia *Halocyprida* y varios copépodos utilizan la coelenterazina en la bioluminiscencia (Markova et al, 2015). Los copépodos son uno de los clados de invertebrados más abundantes en ecosistemas marinos de agua dulce, la mayoría de especies bioluminiscentes pertenecen a las familias Augaptilidae, Heterorhabdidae, Lucicutiidae y Metridinidae; estos no tienen fotóforos por lo que la bioluminiscencia se da en las

células glandulares donde se encuentra la luciferina y luciferasa; en la mayoría de especies el contenido se expulsa al medio externo, emitiendo luz, pero en el caso de *Oncaea conifera*, la reacción ocurre en el interior de las glándulas, almacenando la luz. Algunas especies como *M. lucens* sintetiza todos los componentes necesarios, lo que quiere decir que presenta bioluminiscencia intrínseca, pero la mayoría de las especies obtienen por lo menos uno de los componentes por medio de la depredación. La máxima longitud de onda que emiten los copépodos está entre los 469 y 492 nm (Letendre et al, 2024).

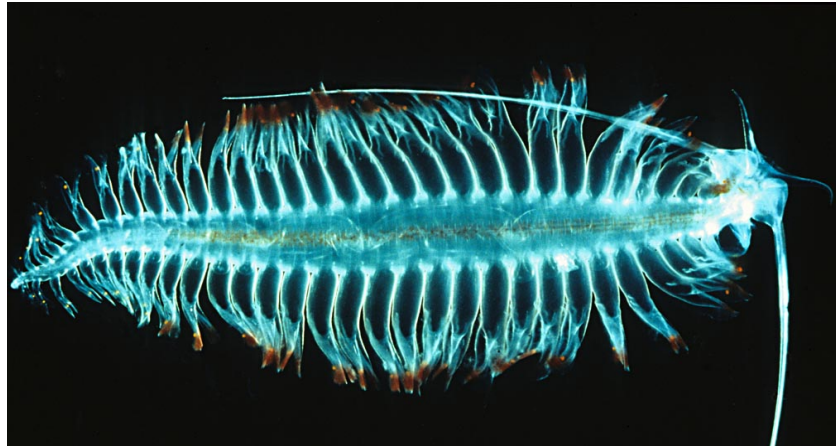
Figura 12. Krill.



Fuente: Scientific Inquirer (2024).

En los anélidos, la bioluminiscencia se presenta en varios poliquetos planctónicos y bentónicos. Las especies bioluminiscentes están presentes en las familias Acrocirridae, Chaetopteridae, Cirratulidae, Flabelligeridae, Polynoidae, Syllidae, Terebellidae y Tomopteridae, y la emisión de luz depende de la especie debido a que, como se observa en la figura 13, *Tomopteris plankton* emite con una longitud de onda de 450 nm, mientras que la luz generada por *T. nisseni* y *T. septentrionalis* es amarilla con una longitud de onda de 565 y 557 nm. En el caso de la familia Acrocirridae, las especies que pertenecen al género *Swima* y pueden desprender sus branquias, las cuales emiten luz verde para distraer a los depredadores (Letendre et al, 2024).

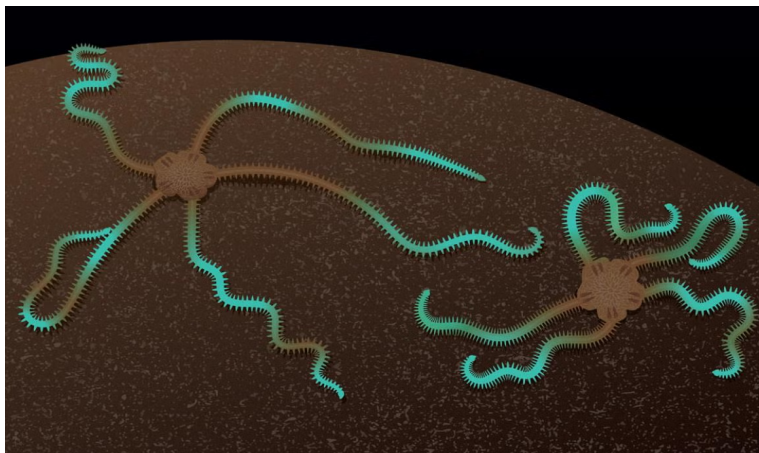
Figura 13. *Tomopteris plankton*.



Fuente: Kils (2005).

La bioluminiscencia en los equinodermos (ver Figura 14) sólo se presenta en 120 especies: 20 Asteroidea, 3 Crinoidea, 31 Holothuroidea, 66 Ophiuroidea y ninguna Echinoidea. En ofiuroides se han descrito dos sistemas donde se utiliza la coelenterazina junto con una fotoproteína o luciferasa dependiendo de la especie, *Ophiopsila californica* utiliza una fotoproteína y *Amphiura filiformis* utiliza una luciferasa, todos tienen bioluminiscencia intrínseca, es decir, no producen su luz por medio de simbiosis bacteriana sino que la producen por sí mismos de manera intracelular dado que no tienen fotóforos (Mallefet et al, 2023). Por otra parte, Ramesh y Meyer (2021) demostraron que *Ophiocomina nigra* puede generar bioluminiscencia luego de aplicarle un estímulo mecánico, mientras que *Anachalypsicrinus nefertiti* no genera su propia bioluminiscencia y esta emisión de luz se puede generar por dinoflagelados que interactúan con sus brazos (Ramesh et al, 2021).

Figura 14. Equinodermo bioluminiscente.



Fuente: McMillan (2024).

En los peces es lo contrario dado que la bioluminiscencia se presenta en aproximadamente 42 familias y 11 órdenes de peces óseos y una familia de tiburones,

algunos de los cuales utilizan la simbiosis bacteriana como el *Photoblepharon* y otros generan luz por sí mismos utilizando coelenterazina o la luciferasa de Cypridina al alimentarse de determinados ostrácodos, como la mayoría de peces linterna (ver figura 15); estos tienen fotóforos en la cola y otros que apuntan hacia los lados, abajo y adelante, aunque si son utilizados a la hora de cazar puede ser una desventaja dado que los deja más visibles ante otros depredadores. El orden Stomiidae posee estructuras complejas como barbillas y fotóforos suborbitales que emiten luz roja y azul, algo curioso dentro de este orden es que *Aristostomias* y *Pachystomias* consumen diferentes peces mientras que *Malacosteus* se alimenta de copépodos, haciendo que utilice coelenterazina (Haddock et al, 2010). Otro ejemplo es el caso de *Isistius brasiliensis*, un tiburón que posee miles de fotóforos muy pequeños de aproximadamente 0,03 a 0,05 mm de diámetro, los cuales forman una red en los bordes de las escamas y cubren toda la superficie ventral del organismo, a excepción de una zona oscura detrás de la boca que se conoce como arca faríngea. Esta bioluminiscencia fue descrita por primera vez en 1840 por Bennet y en un estudio realizado por Widder (1998), quien describió que el tiburón emitía un brillo verde fosforescente de manera constante, pero cuando este muere la luz se va desvaneciendo desde el abdomen hasta las otras partes permaneciendo más tiempo cerca de las mandíbulas y las aletas. El arca faríngea es una zona sin fotóforos, lo que le permite al tiburón aparentar ser un pez más pequeño utilizando la contrailuminación, atrayendo depredadores más grandes (Widder, 1998).

Figura 15. *Photoblepharon* y Pez linterna.



Fuente: Reddit (2014) y Quo (2014).

En un estudio reciente realizado por Claes et al (2024) se identificó el porcentaje de especies que presentan bioluminiscencia. En los cnidarios, de las 12.332 especies, solo hay un 1,29%; en el caso de los ctenóforos, es el 17.11%; en los moluscos es el 0.55%; en crustáceos, 0.81%; en anélidos, 0,69%; en equinodermos, 1.93%; y en peces de las 23 994 especies, el 6.16% presentan bioluminiscencia, lo que hace referencia a aproximadamente 1 479 especies.

LA BIOLUMINISCENCIA COMO RESULTADO DE INTERACCIONES BIOLÓGICAS

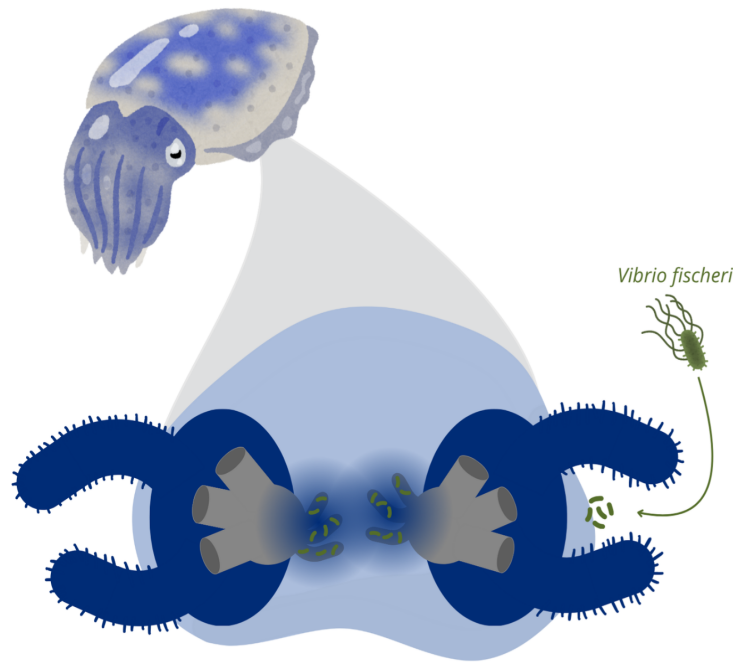
Una población biológica se basa en organismos que interactúan entre sí y con su entorno, siendo fundamentales para el buen funcionamiento del ecosistema. Las interacciones pueden ser intraespecíficas si se dan entre individuos de la misma especie; por el contrario, si ocurren entre diferentes especies, se les conoce como interespecíficas. En el caso de la bioluminiscencia, este mecanismo incluye interacciones químicas y biológicas, siendo un ejemplo la simbiosis entre el calamar *Euprymna scolopes* y la bacteria *Vibrio fischeri* (Catania et al., 2025; Rova, 2021).

En la cavidad del manto del calamar se encuentra un órgano bilobulado denominado fotóforo, que es la región más vascularizada del huésped, facilitando la producción de luz dado que depende de la disponibilidad de oxígeno (Kremer et al, 2014). Este órgano está cubierto por un tejido epitelial ciliado (ver figura 16) que libera una sustancia viscosa, lo que facilita la recolección de bacterias presentes en el mar. Esta mucosidad contiene óxido nítrico, un gran agente microbiano y una proteína de reconocimiento de peptidoglicano (EsPGRP2) que descompone las paredes celulares, lo que evita que la gran mayoría de bacterias sobrevivan, a excepción de *V. fischeri*, esto debido a que presenta el gen *h-nox* que detecta óxido nítrico y activa genes protectores, lo que demuestra la selectividad de dicha relación (Wang et al., 2010; Plate & Marletta, 2013).

Aquellas bacterias que sobrevivieron viajan desde los poros hasta las criptas donde se van a reproducir y formar una gran colonia, cuyo movimiento se da gracias a los flagelos presentes en la parte posterior de la bacteria. Sin embargo, estos se pierden al llegar a las criptas, lo que indica que las condiciones internas favorecen la formación de bacterias inmóviles. No obstante, el flagelo cumple otra función: al perderse se liberan moléculas de lipopolisacárido de la vaina flagelar, lo que hace que las células epiteliales del fotóforo mueran mediante apoptosis. De igual manera, este proceso hace parte de una reorganización donde se eliminan las estructuras ciliadas del fotóforo (Visick et al., 2021).

Según Visick et al. (2021), el calamar controla la bioluminiscencia de las bacterias, lo que le ayuda a pasar desapercibido ante depredadores al utilizarla como contrailuminación. Por esto, durante la noche aumenta la liberación de oligonucleótidos de quitina, lo que disminuye el pH ambiental y el consumo de oxígeno, aumentando la producción de luz. Asimismo, al amanecer libera aproximadamente el 95% de las bacterias, moderando la densidad poblacional.

Figura 16. Proceso de simbiosis entre *Euprymna scolopes* y *Vibrio fischeri*.



Fuente: Autoría propia.

BIOLUMINISCENCIA COMO BIOINDICADOR DE PERTURBACIONES AMBIENTALES Y CAMBIO CLIMÁTICO

Los organismos bioluminiscentes no solo se destacan por la espectacularidad de sus emisiones luminosas, sino que desempeñan funciones ecológicas fundamentales que los convierten en indicadores sensibles del cambio climático y de la salud ambiental. Además, su presencia, abundancia e intensidad lumínica pueden reflejar alteraciones en la calidad del hábitat en los niveles de contaminación y en la integridad de los procesos ecológicos (Amaral et al., 2026).

El cambio climático ha provocado grandes alteraciones en las zonas marinas, y como la mayoría de los organismos marinos presentan especies bioluminiscentes, se infiere que el cambio climático tendrá un fuerte impacto en el fenómeno de bioluminiscencia. Por ejemplo se ha visto que el calentamiento en las capas del Golfo de Alaska y el Pacífico Noreste generó que toda la columna de agua se quedara sin sílice, afectando a las diatomeas pero beneficiando a los dinoflagelados debido a que no dependen del sílice, lo que hizo que su población aumentara; sin embargo, en el Mar del Norte y el Atlántico Norte ha ocurrido lo contrario, la cantidad de dinoflagelados ha disminuido, lo que resultará en una disminución de la bioluminiscencia costera (Letendre et al, 2024). Los dinoflagelados bioluminiscentes, como *Noctiluca scintillans*, producen destellos brillantes en respuesta al movimiento del agua, y sus floraciones forman parte de las redes tróficas planctónicas; además, su dinámica poblacional está estrechamente relacionada con variables como temperatura, disponibilidad de nutrientes y contaminación. Cambios en la frecuencia o intensidad de estos eventos pueden indicar procesos de eutrofización o alteraciones en la calidad del agua, lo que los

convierte en herramientas naturales de monitoreo ambiental (Amaral et al., 2026, Martínez, 2023).

Otro fenómeno que se ha observado es la disminución en la cantidad de Kril en el Atlántico Norte, el cual ha migrado hacia el Polo Sur debido al aumento de la temperatura del agua afectando a grandes organismos como sifonóforos y ctenóforos. También se registra variación en el pH de las aguas a causa de las emisiones de hidrocarburos, esto afecta a dinoflagelados haciendo que se intensifique el fenómeno bioluminiscente por la acidificación (Letendre et al, 2024).

Por otra parte, la contaminación lumínica también ha generado un gran impacto en la bioluminiscencia, debido a que en algunos estudios realizados en laboratorios, se demostró que las luces brillantes cohiben la bioluminiscencia de algunos dinoflagelados como *Pyrodinium*, lo que quiere decir que en áreas costeras, las luces de ciudades u otras luces artificiales altamente brillantes inhiben su bioluminiscencia, dificultando su capacidad para comunicarse, alimentarse y reproducirse (Latz, 2016; Garcia, 2024).

En ecosistemas terrestres, las Lampyridae (luciérnagas) constituyen un ejemplo emblemático. Estas especies, adaptadas a bordes de bosques y humedales, utilizan señales luminosas para el cortejo y la reproducción. La sincronía y frecuencia de sus destellos dependen de condiciones ambientales específicas como temperatura, humedad y baja contaminación lumínica. Por ello, sus poblaciones actúan como bioindicadores de la complejidad ecológica y de la calidad del hábitat. La disminución de sus avistamientos suele asociarse a pérdida de cobertura vegetal, urbanización y alteraciones climáticas que afectan sus ciclos reproductivos (Lewis et al., 2024).

Por su parte, los hongos bioluminiscentes cumplen un rol crucial como descomponedores en ecosistemas forestales. Al reciclar materia orgánica, contribuyen al ciclo de nutrientes y al mantenimiento de la fertilidad del suelo. Su sensibilidad a cambios en humedad, temperatura y perturbaciones antrópicas los posiciona como monitores valiosos de la integridad del ecosistema. La conservación de estas especies no solo preserva un fenómeno biológico singular, sino que favorece la biodiversidad al sostener interacciones ecológicas clave y diversidad genética (Warnasuriya et al., 2023). En conjunto, estas funciones ecológicas sustentan estrategias de conservación, programas de educación ambiental e incluso iniciativas económicas comunitarias, como el ecoturismo basado en espectáculos naturales de bioluminiscencia. De este modo, los organismos bioluminiscentes representan no solo un recurso científico, sino también un componente estratégico para la gestión sostenible de ecosistemas frente a los desafíos del cambio climático (Amaral et al., 2026).

APLICACIONES BIOMÉDICAS, BIOTECNOLÓGICAS Y AMBIENTALES DE LA BIOLUMINISCENCIA

Como se ha visto a lo largo de este artículo, la bioluminiscencia es un fenómeno que ha atraído el interés de científicos de todos los tiempos. Actualmente y desde hace décadas se ha trabajado en encontrar aplicaciones en diversos campos a este fenómeno al igual que a los genes y proteínas que están involucrados en su

expresión; a continuación, se presentan algunas de las que ya se están usando y otras de las que se tiene en proyección.

El principio fundamental que sustenta sus aplicaciones es la conversión eficiente de energía química en emisión fotónica medible, lo que permite traducir procesos biológicos invisibles —como la expresión génica, las interacciones proteína–proteína o la actividad metabólica— en señales cuantificables. Esta propiedad convierte a la bioluminiscencia en una herramienta altamente sensible, con bajo ruido de fondo y gran versatilidad experimental. La aparición de luciferasas más brillantes y estables, junto con el diseño de nuevas luciferinas sintéticas, ha ampliado significativamente el rango de aplicaciones, desde ensayos celulares in vitro hasta imagenología no invasiva en organismos vivos (Yeh & Ai., 2019).

En paralelo, la integración de tecnologías como la edición génica, la ingeniería de proteínas, la química sintética y la biofotónica ha permitido optimizar los sistemas bioluminiscentes y diversificar sus usos. Hoy en día, la bioluminiscencia no solo cumple funciones de sensado y reporte molecular, sino que también se explora como fuente interna de luz para aplicaciones terapéuticas, como herramienta para el seguimiento celular y como componente de propuestas innovadoras en sostenibilidad e iluminación biológica (Syed & Anderson, 2021). En este contexto, las aplicaciones de la bioluminiscencia representan un campo multidisciplinario en expansión, donde convergen biología, medicina, física e ingeniería, configurando un escenario de investigación con profundas implicaciones científicas, tecnológicas y ambientales.

En el ámbito biomédico, por ejemplo, los reporteros bioluminiscentes se han consolidado como herramientas fundamentales para el estudio de procesos celulares y moleculares. Han sido empleados en regulación y señalización génica, Interacciones proteína–proteína, ensayos basados en células, detección de modificaciones postraduccionales, cribado de fármacos (high-throughput screening), imagenología molecular, imagenología no invasiva in vivo, seguimiento de tumores e infecciones (Dunuweera et al., 2024; Syed & Anderson, 2021). La principal limitación histórica de la bioluminiscencia ha sido su baja intensidad luminosa, atribuida al lento recambio catalítico de las luciferasas, restringiendo su uso principalmente a estudios macroscópicos con limitada resolución espacio-temporal. Sin embargo, el desarrollo reciente de luciferasas altamente brillantes — como NanoLuc y teLuc— ha permitido avanzar hacia microscopía bioluminiscente a nivel celular y subcelular, alcanzando resolución de célula única (Yeh & Ai., 2019).

Además, la ingeniería de reporteros bioluminiscentes ha comenzado a emular el desarrollo histórico de las proteínas fluorescentes, como la Green Fluorescent Protein. No obstante, a diferencia de estas, la optimización de sistemas bioluminiscentes requiere la integración de química sintética, ingeniería de proteínas, biofotónica y estudios en modelos animales, lo que convierte este campo en un área altamente compleja pero estratégicamente prometedora (Dunuweera et al., 2024). Actualmente existe una amplia colección de luciferinas y luciferasas derivadas de organismos como *Renilla*, camarones de aguas profundas, bacterias y escarabajos. Esta diversidad permite aplicaciones que van desde ensayos in vitro hasta estudios in vivo en organismos completos. A nivel celular, es posible utilizar reporteros ortogonales múltiples para rastrear simultáneamente distintos blancos moleculares. La combinación con técnicas de edición génica ha acelerado la creación de líneas celulares bioluminiscentes y animales transgénicos diseñados para

aplicaciones específicas en neurociencia, virología, inmunología y oncología (Dunuweera et al., 2024).

En el ámbito ambiental, microorganismos bioluminiscentes modificados genéticamente pueden crecer en condiciones adversas y emitir luz en presencia de contaminantes. Esta estrategia facilita la detección de hidrocarburos derivados del petróleo, arsénico y otros tóxicos en el agua. Asimismo, ensayos basados en bioluminiscencia se emplean para mapear contaminación en ecosistemas acuáticos (Dunuweera et al., 2024). En la industria alimentaria, la detección de ATP mediante bioluminiscencia se utiliza como herramienta de control de higiene en sectores como la industria pesquera y láctea (Syed & Anderson., 2021). En el ámbito de la ingeniería y el diseño sostenible, se han propuesto proyectos que incorporan dinoflagelados o bacterias bioluminiscentes en lámparas para decoración urbana y arquitectónica. Aunque aún son experimentales, estas iniciativas buscan extender la vida útil de microorganismos luminosos mediante ingeniería genética, con el fin de desarrollar sistemas de iluminación de bajo impacto energético. Investigaciones de frontera también exploran la ingeniería de plantas emisoras de luz, con el objetivo de crear organismos fotosintéticos capaces de iluminar entornos de forma autónoma (Dunuweera et al., 2024). La bioluminiscencia se ha convertido así en un punto de convergencia entre medicina, biología, física e ingeniería, impulsando una ciencia multidisciplinaria con potencial para contribuir a un futuro más sostenible, especialmente en diagnóstico médico, monitoreo ambiental y tecnologías inspiradas en procesos naturales.

CONCLUSIONES

La bioluminiscencia constituye un fenómeno evolutivo complejo que ha surgido de manera convergente en múltiples linajes, evidenciando su alto valor adaptativo en distintos contextos ecológicos, especialmente en ambientes marinos donde la luz solar es limitada o inexistente. Desde el punto de vista bioquímico, los sistemas luciferina–luciferasa representan mecanismos altamente eficientes de conversión de energía química en energía lumínica, lo que ha permitido su aprovechamiento como herramientas precisas en investigación biomédica, biotecnológica y ambiental.

Las funciones ecológicas de la bioluminiscencia —defensa, depredación, comunicación, camuflaje y reproducción— demuestran que este fenómeno no es meramente estético, sino un componente estructural de las redes tróficas y de la dinámica de los ecosistemas marinos.

La alteración de variables ambientales como la temperatura oceánica, la acidificación y la contaminación lumínica está impactando la distribución y comportamiento de organismos bioluminiscentes, lo que los posiciona como bioindicadores sensibles del cambio climático y de la degradación ambiental. Más allá de su dimensión ecológica, la bioluminiscencia ha trascendido hacia aplicaciones innovadoras en diagnóstico médico, monitoreo ambiental y bioingeniería, evidenciando la estrecha relación entre ciencia básica y desarrollo tecnológico.

Finalmente, comprender y preservar la bioluminiscencia implica reconocerla no solo como un fenómeno científico, sino también como una expresión de la

diversidad biológica y un patrimonio natural que ilumina —literal y metafóricamente— la interconexión entre evolución, tecnología y sostenibilidad.

RECOMENDACIONES

Es evidente la necesidad de profundizar en la investigación sobre los mecanismos evolutivos y bioquímicos de la bioluminiscencia, así como en su función dentro de las redes tróficas marinas. Comprender la vulnerabilidad de los organismos bioluminiscentes frente a las transformaciones ambientales actuales es fundamental no sólo para su conservación, sino también para proteger la biodiversidad marina en su conjunto.

Por tanto, este fenómeno debe ser visibilizado no solo como una curiosidad natural, sino como un componente esencial de los ecosistemas oceánicos cuya preservación requiere atención científica, política y social urgente.

REFERENCIAS

Amaral, D. T., Castro, R. O., Fentanes-Machado, J. R., Muniz, L. C., & Bonatelli, I. A. S. (2026). Bioluminescent diversity and ecotourism potential in the Juréia-Itatins Ecological Station, integrating conservation and sustainable development. *Journal for Nature Conservation*, 91, 127247. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2026.127247>

American Museum of Natural History. (s.f.). Creatures of light: Educator's guide. <https://www.amnh.org/content/download/58402/943699/file/creatures-of-light-educators-guide.pdf>

Brodli, E., Winkler, A., & Macheroux, P. (2018). Molecular mechanisms of bacterial bioluminescence. *Comput. Struct. Biotechnol. J.*, 16, 551–564. <https://doi.org/10.1016/j.csbj.2018.11.003>

Carmona, N. (2018). *Presencia de bacterias bioluminiscentes en alimentos de origen marino* [Trabajo Fin de Grado, Universidad de Jaén]. Repositorio CREA. <https://hdl.handle.net/10953.1/8651>

Catania, M., Arana, M. D., & Robledo, G. L. (2025). Interacciones biológicas en un mundo cambiante. *Lilloa*, 62(2), 3–8. <https://doi.org/10.30550/j.lil/2230>

Claes, J. M., Haddock, S. H. D., Coubris, C., & Mallefet, J. (2024). Systematic distribution of bioluminescence in marine animals: A species-level inventory. *Life*, 14(4), 432. <https://doi.org/10.3390/life14040432>

De la Peña Lastra, S. (2021). *Bioluminiscencia y hongos bioluminiscentes*. University of Extremadura.

Delroisse, J., Duchatelet, L., Flammang, P., & Mallefet, J. (2021). Leaving the Dark Side? Insights Into the Evolution of Luciferases. *Frontiers in Marine Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.673620>

Dunlap, J. C., Hastings, J. W., & Shimomura, O. (1981). Dinoflagellate luciferin is structurally related to chlorophyll. *FEBS Lett*, 135, 273–276. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(81\)80799-5](https://doi.org/10.1016/0014-5793(81)80799-5)

Dunuweera, A. N., Dunuweera, S. P., & Ranganathan, K. (2024). A comprehensive exploration of bioluminescence systems, mechanisms, and advanced assays for versatile applications. *Biochemistry Research International*, 2024, 8273237. <https://doi.org/10.1155/2024/8273237>

García, A. (2024). *Bioluminiscencia: hágase la luz (en la naturaleza)*. Ethic. <https://ethic.es/2024/06/bioluminiscencia-hagase-la-luz-en-la-naturaleza/>

García Martínez, L., Lloret Suárez, M., Martín García, C., Martín García, P., Villaescusa, A., & Bermúdez, I. (2015). *Luces en el mar*. Colegio María Auxiliadora. <https://divercienciaalgeciras.com/wp-content/uploads/2015/05/BIOLUMINISCENCIA-FINAL.pdf>

González, S. (2015). *La bioluminiscencia como recurso para potenciar la creatividad*. Universidad Nacional de La Plata. http://sedici.unlp.edu.ar/bitstream/handle/10915/62992/Documento_completo.pdf?sequence=1

Goto, T. O. S. H. I. O. (2012). Bioluminescence of marine organisms. *Marine Natural Products*, 3, 179-216. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-624003-0.50011-6>

Guglielmi, G. (2023). *New undersea robot digitally captures the sea's most delicate life* [Fotografía]. *Science*. <https://www.science.org/content/article/new-undersea-robot-digitally-captures-sea-s-most-delicate-life>

Guirao, A. (2021). *Luminiscencia e incandescencia*. <https://www.um.es/phi/aguirao/EntreParticulas/PDF/2021%20ene19.pdf>

Haddock, S. H., Moline, M. A., & Case, J. F. (2010). Bioluminescence in the sea. *Annual review of marine science*, 2(1), 443-493. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120308-081028>

Haddock, S. H. D., Rivers, T. J., & Robison, B. H. (2001). Can coelenterates make coelenterazine? Dietary requirement for luciferin in cnidarian bioluminescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(20). <https://doi.org/10.1073/pnas.201329798>

Herring, P. J. (1987). Systematic distribution of bioluminescence in living organisms. *J. Biolum. Chemilum.* 1, 147–163. <https://doi.org/10.1002/bio.1170010303>

Iglesias-Rodríguez, M. V., Umaña-Castro, R., García-Mesa, L., Ortiz-Guilarte, E., Núñez-Moreira, R., Álvarez-Valcárcel, C., & Lugiyo-Gallardo, G.M. (2020). Caracterización fenotípica y molecular, e influencia de medios de cultivo, en el crecimiento y emisión de luz de bacterias del litoral de La Habana, Cuba. *Revista de Biología Tropical*, 68(4), 1298-1310. <https://doi.org/10.15517/RBT.V68I4.41269>

Diana Carolina Pachón Contreras, Angela María Wilches Flórez. (2026). <https://doi.org/10.21789/22561498.2173>

iNaturalist. (s. f.). *Mnemiopsis leidy* [Fotografía]. iNaturalist Ecuador. <https://ecuador.inaturalist.org/taxa/180788-Mnemiopsis-leidy>

INGbioproductores. (2015). *La bioluminiscencia – Vibrio harveyi* [Fotografía]. Blog INGbioproductores. <https://ingbioproductores.blogspot.com/2015/05/la-bioluminiscencia-vibrio-harveyi.html>

Jensen, A. J. (2025). *Firefly squid* [Fotografía]. Curious Species. <https://www.curiousspecies.com/my-species/firefly-squid>

Junquera San José, J. I. (2016). *Puesta a punto de un método óptico para la determinación de la hormona tiroxina T4* [Trabajo de fin de máster, Universidad de Oviedo]. Repositorio Institucional de la Universidad de Oviedo. https://digibuo.uniovi.es/dspace/bitstream/handle/10651/38774/TFM_Junquera%20San%20Jos%C3%A9.pdf?sequence=3

Kalaiselvan, V. (s. f.). *Bioluminescence*. <https://www.academia.edu/35917345/BIOLUMINESCENCE>

Khare, E. (s. f.). *Bioluminescence*. <https://gyansanchay.csjmu.ac.in/wp-content/uploads/2022/02/Bioluminescence.pdf>

Kils, U. (2005). *Tomopteriskils* [Fotografía]. Wikimedia Commons. <https://es.wikipedia.org/wiki/Archivo:Tomopteriskils.jpg>

Kremer, N., Schwartzman, J., Augustin, R., Zhou, L., Ruby, E. G., Hourdez, S., & McFall-Ngai, M. J. (2014). The dual nature of haemocyanin in the establishment and persistence of the squid–vibrio symbiosis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1785), 20140504. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0504>

Krutein, W. (2014). *Crystal Jelly Aequorea victoria* [Fotografía]. Fine Art America. <https://fineartamerica.com/featured/crystal-jelly-aequorea-victoria-wernher-krutein.htm>

Langley, L. (2019). *¿Cómo funciona la bioluminiscencia en la naturaleza?* *National Geographic en Español*. <https://www.nationalgeographic.es/animales/2019/05/como-funciona-la-bioluminiscencia-en-la-naturaleza>

Latz, M. I. (2016). *La contaminación lumínica y otros factores que afectan la bioluminiscencia medida y observada de las bahías bioluminiscentes*. Atabey. <https://miatabey.com/2016/07/20/la-contaminacion-luminica-y-otros-factores-que-afectan-la-bioluminiscencia-medida-y-observada-de-las-bahias-bioluminiscentes/>

Lee, J. W. (2014). *Basic bioluminescence* (Technical Report No. 1). American Society for Photobiology. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2855.9846>

Letendre, F., Twardowski, M., Blackburn, A., Poulin, C., & Latz, M. I. (2024). A review of mechanically stimulated bioluminescence of marine plankton and its applications. *Frontiers in Marine Science*, 10, 1299602. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1299602>

Lewis, S. M., Jusoh, W. F. A., Walker, A. C., Fallon, C. E., Joyce, R., & Yiu, V. (2024). Illuminating firefly diversity: Trends, threats and conservation strategies. *Insects*, 15(1), 71. <https://doi.org/10.3390/insects15010071>

Mallefet, J., Martinez Soares, P., Eléaume, M., O'Hara, T., Duchatelet, L. (2023). New insights on crinoid (Echinodermata; Crinoidea) bioluminescence. *Frontiers in Marine Science*. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1136138>

Markova, S. V., & Vysotski, E. S. (2015). Coelenterazine-dependent luciferases. *Biochemistry (Moscow)*, 80, 714-732. <https://doi.org/10.1134/S0006297915060073>

Marta, C. I. S., & Moorillón, G. V. N. (2010). La bioluminiscencia de microorganismos marinos y su potencial biotecnológico. *Revista Científica de la Universidad Autónoma de Coahuila*, 2(3).

Martín, A., Serrano, S., Santos, A., Marquina, D., & Vázquez, C. (2010). Bioluminiscencia bacteriana. *Reduca (Biología)*, 3(5).

Martínez Juárez, P. (2023). *Los eventos de bioluminiscencia son uno de los fenómenos más vistosos del mar. También son una mala señal.* Xataka. <https://www.xataka.com/ecologia-y-naturaleza/eventos-bioluminiscencia-uno-fenomenos-vistosos-mar-tambien-mala-senal>

Martínez Villalobos, M. (2018). *Bioluminiscencia: la reacción química que ilumina las aguas.* Universidad de Costa Rica. <https://www.ucr.ac.cr/noticias/2018/5/23/bioluminiscencia-la-reaccion-quimica-que-ilumina-las-aguas.html>

Martini, S., & Haddock, S. H. D. (2017). Quantification of bioluminescence from the surface to the deep sea demonstrates its predominance as an ecological trait. *Scientific Reports*, 7, 45750. <https://doi.org/10.1038/srep45750>

McMillan, E. (2024). Who glows there? [Fotografía]. San Diego Zoo Wildlife Alliance. <https://sandiegozoowildlifealliance.org/story-hub/2024/09/25/who-glows-there>

Ministerio de Educación Nacional de Colombia. (s.f.). *Bioluminiscencia: Seres vivos que producen luz.* https://contenidosparaaprender.colombiaaprende.edu.co/G_8/S/SM/SM_S_G08_U02_L04.pdf

Mis Animales. (s.f.). *Simbiosis en el mundo animal: El calamar bioluminiscente.* [Fotografía]. Mis Animales. <https://misanimales.com/simbiosis-en-el-mundo-animal-el-calamar-bioluminiscente/>

Nobelprize. (2008). *The Nobel Prize in Chemistry 2008: For the discovery and development of the green fluorescent protein, GFP.* Nobel Media AB. https://www.nobelprize.org/uploads/2018/06/nobelguide_che.pdf

Ocean Exploration. (s.f.). *La bioluminiscencia.* Ocean Exploration. <https://oceanexplorer.noaa.gov/edu/materials/bioluminescence-fact-sheet-ESP.pdf>

Plate, L. L., & Marletta, M. A. (2013). *Nitric-oxide-sensing H-NOX proteins govern bacterial communal behavior*. *Trends in Biochemical Sciences*, 38(11), 566–575. <https://doi.org/10.1016/j.tibs.2013.08.008>

Prado, N. A. (2014). *Composición y estructura de las comunidades de poliquetos (Annelida: Polychaeta) Asociadas a fondos blandos de la costa occidental de Baja California, México*. Universidad Autónoma de Nuevo León.

Quantum Immortal. (s.f.). *Bioluminescence*. *Quantum Immortal*. <https://www.quantum-immortal.net/physics/biolum.php>

Quizlet. (s.f.). *PHR 926 Block 1 flash cards* [Fotografía]. Quizlet. <https://quizlet.com/357876149/phr-926-block-1-flash-cards/>

Quo. (2014). *¿Es verdad que existen peces con linterna?* [Fotografía]. Quo. <https://quo.eldiario.es/naturaleza/a4882/es-verdad-que-existen-peces-con-linterna>

Ramesh, C., & Meyer Rochow, V. B. (2021). Bioluminescence in marine and terrestrial organisms elicited through various kinds of stimulation. *Aquatic Ecology*, 55(3), 737–764. <https://doi.org/10.1007/s10452-021-09875-0>

Ramos Reyna, C. D. (2014). *Bioluminiscencia* [Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México]. UNAM.

Reddit. (2014). *Flashlight fish are three families of fish that have bioluminescent organs*. [Fotografía]. Reddit. https://www.reddit.com/r/deepseacreatures/comments/2kat50/flashlight_fish_are_three_families_of_fish_that/?rdt=33298

Rees, J. F., de Wergifosse, B., Noiset, O., Dubuisson, M., Janssens, B., & Thompson, E. M. (1998). The origins of marine bioluminescence: Turning oxygen defence mechanisms into deep-sea communication tools. *Journal of Experimental Biology*, 201(8), 1211–1221. <https://doi.org/10.1242/jeb.201.8.1211>

Rova, E. (2021). *A brief note on biological interactions*. *Annals of Biological Research*, 12(5), 022. <https://www.scholarsresearchlibrary.com/articles/a-brief-note-on-biological-interactions-84208.html>

Sáenz Marta, C. I., & Nevárez Moorillón, G. V. (2010). La bioluminiscencia de microorganismos marinos y su potencial biotecnológico. *Acta Química Mexicana*, 2(3). Universidad Autónoma de Coahuila.

Sala-Newby, G. B., Kendall, J. M., Jones, H. E., Taylor, K. M., Badminton, M. N., Llewellyn, D. H., & Campbell, A. K. (1999). Bioluminescent and chemiluminescent indicators for molecular signalling and function in living cells. En *Methods in cell biology* (Vol. 58, 2nd ed., pp. 251–272). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012447836-7/50019-1>

Schramm, S., & Weiß, D. (2024). Bioluminescence – The Vibrant Glow of Nature and its Chemical Mechanisms. *ChemBioChem*, 25(9), e202400106. <https://doi.org/10.1002/cbic.202400106>

Scientific Inquirer. (2024). *The big picture: Bioluminescent wonders – Antarctic krill* [Fotografía]. Scientific Inquirer. <https://scientificinquirer.com/2024/05/14/the-big-picture-bioluminescent-wonders-antarctic-krill/>

Shimomura, O., y Flood, PR (1998). Luciferasa de la medusa escifozoo *Periphylla periphylla*. *Biol. Bull*, 194, 244–252. <https://doi.org/10.2307/1543094>

Syed, A. J., & Anderson, J. C. (2021). Applications of bioluminescence in biotechnology and beyond. *Chemical Society Reviews*, 50(9), 5668–5705. <https://doi.org/10.1039/D0CS01492C>

Takatsu, K., Kobayashi, N., Wu, N., Janin, Y. L., Yamazaki, T., & Kuroda, Y. (2022). Biophysical analysis of *Gussia* luciferase bioluminescence mechanisms using a non-oxidizable coelenterazine. *BBA Advances*, 3, 100068. <https://doi.org/10.1016/j.bbadv.2022.100068>

Tan, T. (2015). *The Deep Sea: What we do not know* [Fotografía]. TIMEWERKE. <http://www.timewerke.com/?p=3748>

Topalov, G., & Kishi, Y. (2001). Chlorophyll catabolism leading to the skeleton of dinoflagellate and krill luciferins: hypothesis and model studies. *Angewan. Chem. Int. Ed.*, 40, 3892–3894. [https://doi.org/10.1002/1521-3773\(20011015\)40:20<3892::AID-ANIE3892>3.0.CO;2-H](https://doi.org/10.1002/1521-3773(20011015)40:20<3892::AID-ANIE3892>3.0.CO;2-H)

Universidad Europea (s.f.). Tema 4. Espectroscopia de fluorescencia, fosforescencia y quimioluminiscencia molecular. <https://www.cartagena99.com/recursos/alumnos/ejercicios/210522110234-Tema%204.%2020-21.pdf>

Uribe, P., & Montecino, V. (2007). Estudios preliminares de la bioluminiscencia como herramienta para la detección temprana de dinoflagelados tóxicos en los canales y fiordos de la XI región. *Ciencia y Tecnología del Mar*, 30(2). <https://www.redalyc.org/pdf/624/62430204.pdf>

Vacquié-García, J., Malfet, J., Bailleul, F., Picard, B., & Guinet, C. (2017). Marine bioluminescence: Measurement by a classical light sensor and related foraging behavior of a deep diving predator. *Photochemistry and Photobiology*, 93(6), 1312–1319. <https://doi.org/10.1111/php.12776>

Valiadi, M., & Iglesias-Rodríguez, D. (2013). Understanding Bioluminescence in Dinoflagellates—How Far Have We Come? *Microorganisms*, 1(1), 3–25. <https://doi.org/10.3390/microorganisms1010003>

Valiente Gómez, P. (2020). *La bioluminiscencia. ¿Pueden los seres vivos producir luz?* *Microbacterium*. <https://microbacterium.es/la-bioluminiscencia-pueden-los-seres-vivos-producir-luz>

Visick, K. L., Stabb, E. V., & Ruby, E. G. (2021). A lasting symbiosis: how *Vibrio fischeri* finds a squid partner and persists within its natural host. *Nature Reviews Microbiology*, 19(10), 654–665. <https://doi.org/10.1038/s41579-021-00557-0>

Vista al Mar. (2013). *Brillantes fotos del calamar bobtail*. Vista al Mar. <https://www.vistaalmar.es/recursos/fotografia-video/3511-brillantes-fotos-calamar-bobtail.html>

Wang, Y., Dufour, Y. S., Carlson, H. K., Donohue, T. J., & Ruby, E. G. (2010). H-NOX-mediated nitric oxide sensing modulates symbiotic colonization by *Vibrio fischeri*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(18), 8375–8380. <https://doi.org/10.1073/pnas.1003571107>

Warnasuriya, S. D., Udayanga, D., Manamgoda, D. S., & Biles, C. (2023). Fungi as environmental bioindicators. *Science of the Total Environment*, 892, 164583. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.164583>

Widder, E. A. (1998). A predatory use of counterillumination by the squaloid shark, *Isistius brasiliensis*. *Environmental Biology of Fishes*, 53(3), 257-264. <https://doi.org/10.1023/A:1007498915860>

Widder, E. A. (2002). Bioluminescence and the pelagic visual environment. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 35(1-2), 1–26. <https://doi.org/10.1080/10236240290025581>

Yeh, H.-W., & Ai, H.-W. (2019). Development and applications of bioluminescent and chemiluminescent reporters and biosensors. *Annual Review of Analytical Chemistry*, 12(1), 129–150. <https://doi.org/10.1146/annurev-anchem-061318-115027>