

LA COLORACIÓN DE LOS INVERTEBRADOS MARINOS

COLOURING IN MARINE INVERTEBRATES

Trabajo de Fin de Grado

Cristian Martín Abreu

Tutorizado por

Covadonga Rodríguez González

y

Ana Galindo Giménez

JUNIO 2021

INDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	1
1. INTRODUCCIÓN	2
2. OBJETIVO.....	3
3. MATERIAL Y MÉTODOS	3
4. COLORACIÓN DE LOS INVERTEBRADOS MARINOS	4
4.1. ORIGEN DEL COLOR	4
4.1.1. LUZ	4
4.1.2. ALIMENTACIÓN	7
4.1.3. SIMBIOSIS	9
4.2. FUNCIÓN DE LOS PIGMENTOS	12
4.2.1. DEFENSA: CAMUFLAJE Y ADVERTENCIA	12
4.2.2. CORTEJO Y REPRODUCCIÓN.....	13
4.2.3. PROTECCIÓN ANTIOXIDANTE	16
4.3. IMPORTANCIA DEL COLOR EN DETERMINADOS GRUPOS DE INVERTEBRADOS	17
4.3.1. PORÍFEROS.....	17
4.3.2. CNIDARIOS	19
4.3.3. MOLUSCOS.....	20
4.3.4. CRUSTÁCEOS	21
4.3.5. EQUINODERMOS.....	23
4.3.6. OTROS INVERTEBRADOS	23
CONCLUSIONES	25
CONCLUSIONS.....	25
5. BIBLIOGRAFÍA.....	26
AGRADECIMIENTOS	31

RESUMEN

La coloración de los invertebrados marinos es realmente fascinante. El color es un aspecto esencial en el estudio de los organismos, ya que gracias a él podemos comprender e interpretar muchos fenómenos relevantes de su biología. La coloración puede deberse a múltiples factores entre los que destacan la luz, la alimentación o las simbiosis, cumpliendo funciones tan variadas como el cortejo y reproducción, la protección antioxidante, la depredación o incluso la defensa, a través de la adopción de colores de camuflaje (crípticos) o de advertencia (aposemáticos). En esta revisión bibliográfica, se pretende reunir algunos de los estudios más relevantes que tratan sobre la importancia del color en la interacción de los invertebrados marinos dentro de los ecosistemas en que habitan. Se trata de acercarnos un poco más a la comprensión de la biología de estos organismos, en especial al fascinante *phylum* de los cnidarios, aportando múltiples ejemplos que muestran las curiosidades del mundo marino en relación al color de los principales grupos de invertebrados.

Palabras clave: mundo marino, invertebrados, cnidarios, coloración, pigmentos

ABSTRACT

Colouring of marine invertebrates is truly fascinating. The colour is an essential aspect which allows to understand and interpret many relevant phenomena of the biology of organisms. Several factors such as light, nourishment or symbiosis may affect the colour. It fulfil a variety of functions, including courtship and reproduction, antioxidant protection, predation or even defence, through the adoption of camouflage (cryptic) or warning (aposematic) colours. The aim of this work is to review some of the most relevant studies about the importance of colour in the interaction of marine invertebrates within the ecosystems they inhabit. It will be an approach to a better understanding of the biology of these organisms, especially the fascinating *phylum* of cnidarians, providing several examples which will exhibit the curiosities of the marine world regarding to the colour of the main groups of invertebrates.

Keywords: marine world, invertebrates, cnidarians, coloration, pigments.

1. INTRODUCCIÓN

El medio marino es un sistema altamente productivo que cubre el 71% de la cobertura total de la Tierra. Este consta, a su vez, de diferentes subsistemas como los ecosistemas intermareales, los arrecifes de coral o los pastos marinos (Thushari y Senevirathna, 2020). El océano está constituido por multitud de organismos que van desde los más pequeños como por ejemplo algunas algas o protozoos (amebas, vorticella, etc.), a organismos de gran tamaño como los mamíferos acuáticos incluyendo delfines y ballenas (Castro y Huber, 2007). En determinados sistemas que componen el medio marino, como los arrecifes de coral, denominados también como la “selva del océano”, podemos encontrar infinidad de colores, convirtiéndolos en los paisajes más vivos de la Tierra. Especialmente los arrecifes de coral de aguas tropicales proporcionan colores naturales sorprendentes, ofreciendo un espectáculo de gran belleza. Pero no solo en los corales, sino también en otros animales marinos, el color depende de sus hábitos y estilos de vida (Bandaranayake, 2006).

El color de los organismos es uno de los aspectos clave que presenta el medio marino, pudiendo estar generado por diversos factores. Uno de ellos es la concentración de pigmentos en células especializadas, que a su vez depende de muchos factores entre los cuales se encuentra la propia alimentación (Bandaranayake, 2006). El color también puede deberse a la influencia de la luz (Rossotti, 1983), variando según la profundidad o el tipo de agua; ya sean aguas claras y libres de partículas en suspensión o aguas más densas y cargadas de partículas (Castro y Huber, 2007). Ambas propiedades influyen en que ciertos rayos de luz lleguen a más profundidad o no, repercutiendo en los ecosistemas que nos vamos a encontrar. Otro punto que es de vital importancia en relación al color es la simbiosis, siendo de las más destacables en el mundo marino la de las zooxantelas y corales, en las que ambos obtienen una relación mutualista (Muscatine y Porter, 1977). Por otro lado, en el mundo marino existe también una relación de competencia por los recursos, encontrándose una relación entre el color y la depredación. Ciertos organismos son capaces de usar el color en su beneficio y gracias a ello pueden camuflarse (colores crípticos) o incluso usarlo como método de advertencia (colores aposemáticos) para la atracción de sus presas o para evitar la depredación o incluso la exhibición para el cortejo y la reproducción. Así, se encuentran numerosos ejemplos, como la sepia faraón, *Sepia*

pharaonis, en la que gracias a la estructura de su piel y de una proteína denominada reflectina, puede cambiar repentinamente el color (Song et al., 2021).

Es por todo ello evidente que el color dentro del mundo marino es realmente importante y que se trata de un factor que debe ser tenido en cuenta a la hora de estudiar los ecosistemas marinos y el comportamiento de los organismos que lo integran.

2. OBJETIVO

El objetivo general de este trabajo es realizar una revisión en la que se muestre la importancia del color en el medio marino, concretamente en los invertebrados marinos. También se pretende mostrar las relaciones complejas que existen en el mundo marino con respecto a la coloración, que van desde la nutrición y la reproducción hasta las relaciones simbióticas y relaciones con la luz.

Para el desarrollo del mismo, se han abordado los siguientes objetivos específicos:

1. Aportar información acerca del origen del color.
2. Analizar la función de los pigmentos.
3. Evaluar la relación existente entre el color y los diferentes invertebrados marinos, haciendo hincapié en el grupo de los cnidarios.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

En el desarrollo del presente trabajo, se han utilizado diferentes fuentes para la obtención de referencias bibliográficas, que recogen publicaciones sobre el color de los invertebrados marinos, desde cnidarios hasta equinodermos, pasando por otros animales marinos. La web que más se ha utilizado para esta revisión bibliográfica ha sido el *Google Scholar* (2021), donde se han obtenido artículos científicos que aportaban tanto información general como específica para el tema de estudio. En segundo lugar, se ha utilizado el *Punto Q* (2021) de la Universidad de La Laguna, que ha sido clave para la búsqueda de la información más compleja y para la obtención de artículos, ya que muchos de ellos no son de libre acceso. Además de las dos mencionadas, se ha recurrido también a otras webs como son: *ScienceDirect* (2021), *Frontiers* (2021) y *Pubmed* (2021), entre otras.

Inicialmente, se han establecido algunas palabras clave que tienen como fin el poder encontrar información determinada sobre la coloración del mundo marino. Dichas palabras han sido: *marine invertebrates*, *color*, *coloration*, *marine world*, *pigments*, *effects*, *light*, entre otras. A estas palabras se le han añadido otras o se han utilizado sinónimos con el fin de optimizar la búsqueda. Para realizar la selección inicial de los artículos de interés, se leyó en primer lugar el resumen y las conclusiones, procediendo posteriormente a descargar los artículos completos seleccionados.

En cuanto a la gestión de la bibliografía, se realizó principalmente de forma manual, o se exportó la cita y se revisó para cumplir el formato APA, elegido para este trabajo.

4. COLORACIÓN DE LOS INVERTEBRADOS MARINOS

4.1. ORIGEN DEL COLOR

En el presente apartado se revisarán diferentes factores que afectan a la coloración en el mundo marino.

4.1.1. LUZ

La luz es un factor clave en el medio marino. Gracias a ella, muchas algas, plantas y algunos microorganismos marinos, realizan la fotosíntesis aportando oxígeno al medio y fabricando glucosa que podrá convertirse posteriormente en otros compuestos orgánicos. Por otro lado, la luz es capaz de regular la temperatura del mar, es decir, donde haya una mayor incidencia de luz, tendrá una temperatura superior a aquella en la que la incidencia de la luz no sea tan marcada (Castro y Huber, 2007).

El color es la razón de la reflexión de diferentes longitudes de onda de luz visible (Wicksten, 1989); donde un objeto que refleja toda la luz será de color blanco mientras que uno que la absorbe toda será de color negro. Los rayos de luz emitidos por el sol presentan todos los colores, sin embargo, estos colores no llegan a todas las partes del océano por igual y tampoco a todas las profundidades. En el mar, las longitudes de onda se absorben selectivamente (Rossotti, 1983), por lo que, a medida que descendemos desde la superficie, los colores se van filtrando hasta quedar solamente el azul. Si la profundidad sigue aumentando, la luz va siendo más escasa hasta llegar a un punto en el que

desaparece (Castro y Huber, 2007). Cabe destacar que en los océanos donde hay un agua más clara con pocos materiales en suspensión, la luz azul es la que penetra a mayor profundidad mientras que la roja es la que menos penetra. En cambio, en aguas costeras o aguas que contienen un mayor porcentaje de materiales en suspensión, estos absorben la luz azul, por tanto, la luz que penetra a mayor profundidad en aguas costeras es la verde (Castro y Huber, 2007).

Los cnidarios han sido un grupo importante para discernir la evolución de la respuesta a la luz, debido a su posición filogenética. Hardy (1965) describe los colores brillantes de algunas anemonas, gorgonias y corales del fondo marino británico, concluyendo que los rayos de luz roja son absorbidos por el agua rápidamente, mientras que los colores rojos parecen un color "neutro apagado" en su hábitat natural. Así, la luz que se filtre va a afectar de diferente manera a los organismos que vivan en el medio. En el caso de los corales, la luz ambiental que llega al animal, va a depender de la profundidad, la orientación y la ubicación del mismo. Esto afecta a su coloración, ya que se ha visto que, en los corales expuestos a diferentes condiciones ambientales de intensidad de luz y orientación, ésta tiende a cambiar y se manifiesta como una serie de ajustes estructurales, bioquímicos y fisiológicos para optimizar el uso de la luz. La respuesta más visible es el aumento o disminución de los pigmentos fotosintéticos, siendo la exposición a altos niveles de luz la que conduce a una reducción de los mismos (Thieberger et al., 1995).

Por otro lado, un punto importante a tener en cuenta, es que los animales necesitan tener algún mecanismo que los ayude a protegerse de las ondas de luz nociva, por tanto, existen pigmentos que participan como fotoprotección como apunta Wicksten, (1989), en el que nombra la melanina oscura, que es utilizada por los invertebrados (esponjas, cnidarios y ascidias) del mundo marino para protegerse de la luz ultravioleta.

El poliqueto *Eulalia viridis* destaca por su notable coloración verde brillante, debido a la presencia de múltiples pigmentos verdosos y amarillentos que se almacenan en células especializadas distribuidas a lo largo de la piel, las cuales sirven como filtro de la luz visible (Martins et al, 2019). La astaxantina es el carotenoide predominante en crustáceos decápodos, combinado en una relación particular con proteínas para formar un complejo carotenoproteína, tal como la crustacianina. La cantaxantina y otros carotenoides como zeaxantina y luteína están muy presentes también en los invertebrados

marinos, y en sus gónadas y huevos, ejerciendo un poderoso papel protector contra la luz ultravioleta y la oxidación de los ácidos grasos polinsaturados (Tejera, 2007). En la especie *Condylactis gigantea* (Figura 1.A.), comúnmente conocida como anémona gigante del Caribe, se ha estudiado la distribución de la variación fenotípica y genética. Esta especie muestra una gran variedad de fenotipos relacionados con el color. Según algunos autores, esto se debe al hábitat en el que se encuentra y la capacidad que tiene de absorber la luz ultravioleta que encuentra en ese entorno (Stoletzki y Schierwater, 2005). No obstante, se necesitan más estudios para determinar la importancia ecológica que tiene el color en estas anémonas. El trabajo realizado recientemente por Peraza (2019) añade nuevas incógnitas a la hipótesis planteada por Stoletzki y Schierwater (2005), apuntando a que la coloración de las anémonas no está necesariamente relacionada con los diferentes regímenes de luz debido a que, en condiciones de laboratorio, su coloración permanece estable durante largos periodos de tiempo (meses), independientemente de la profundidad e incidencia de la luz.

Otros trabajos recalcan que, además de otras señales ambientales como la temperatura o la disponibilidad de los alimentos, la luz es una de las señales más comunes relacionadas con los ritmos circadianos (Reitzel et al., 2010). Así, un ejemplo es la anémona de mar estrella, *Nematostella vectensis* (Figura 1.B.), donde estudios anteriores muestran que la luz afecta a la reproducción, respiración y la locomoción de esta especie y de otros cnidarios y que, a su vez, presenta estos comportamientos circadianos dependientes de luz. Esto es importante para los cnidarios que utilizan la luz para respuestas moleculares y de comportamiento, como por ejemplo las migraciones verticales diarias que se sincronizan con la luz del día o la reproducción de algunos corales formadores de arrecife que se vincula con los ciclos de luz lunar (Leach y Reitzel, 2020).



Figura 1. (A) Anémone *Condylactis gigantea* (Hobgood, 2009). (B) Anémone de mar estrella *Nematostella vectensis* (Sinigaglia, 2021).

4.1.2. ALIMENTACIÓN

La intensidad del color y los patrones de la pigmentación dependen de muchos factores, entre los cuales se encuentra la alimentación, siendo ésta un punto importante en la coloración de los invertebrados marinos (Bandaranayake, 2006).

Si hablamos de alimentación y color, podemos relacionarlo principalmente con los carotenoides. Los carotenoides, son los pigmentos naturales más ubicuos y diversos de la naturaleza y son las moléculas más antiguas, diversas y exitosas de la evolución. Sin su presencia, la vida actual que conocemos no sería posible. Los carotenoides son biosintetizados por todos los organismos fotosintéticos, así como hongos y bacterias heterótrofas (Díaz, 2020).

Los carotenoides como pigmentos liposolubles naturales sintetizados por las plantas, algas y bacterias fotosintéticas, y debido a su grado de insaturación, son sensibles al oxígeno, metales, ácidos, peróxidos, calor, luz y a las lipoxigenasas. Acompañan a la clorofila en una relación de tres a cuatro partes de clorofila por una parte de carotenoide y se encuentran en los cloroplastos donde están enmascarados por la clorofila hasta que el tejido envejece (Tejera, 2007).

A diferencia de los organismos fotosintéticos, los animales no son capaces de sintetizar carotenoides *de novo*, sino que los obtienen a partir de su dieta. Por tanto, los carotenoides presentes en el animal, dependerán de las interacciones tróficas a las que

esté sometido el mismo. Como veremos posteriormente, en muchos invertebrados marinos, tiene lugar también una relación simbiótica en la que las zooxantelas presentes en esponjas cnidarios e incluso gusanos y moluscos, generan carotenoides esenciales para la vida de estos animales. La mayoría de carotenoides que encontramos en los animales marinos son metabolitos del β -caroteno, la fucoxantina, astaxantina, cantaxantina, diatoxantina y aloxantina (Maoka, 2011), que aportan coloración al animal y dan información al resto de animales, ya sea como una señal sexual para la elección de pareja o una advertencia para disuadir a los depredadores (Bjerkeng, 2008). También estos carotenoides juegan un papel importante en el camuflaje, la comunicación, la especiación y las interacciones ecológicas (Sedc et al., 2014), además de constituir una importante defensa antioxidante contra el efecto de la luz ultravioleta (carcasa de crustáceos, piel de peces, etc.) o la oxidación de los ácidos grasos poliinsaturados presentes en la gónada y huevos maduras de multitud de invertebrados y peces marinos, así como en la musculatura de especies migratorias como los salmónidos (Tejera, 2007)

De los más de 750 carotenoides descritos en Britton et al. (2004), donde un tercio son marinos, el carotenoide astaxantina, fue encontrado en las especies *Eurythenes gryllus* y *Anonyx* sp., ambos anfípodos, donde este compuesto da una tonalidad roja a ambas especies, importante para la función del camuflaje (Thoen et al, 2011). Por otro lado, la coloración de los cangrejos de manopla chinos, *Eriocheir sinensis*, ha sido una atracción para el mercado de la alimentación, siendo el color de caparazón púrpura el que presenta un mayor precio en el mercado. El color del caparazón depende de la presencia de varios carotenoides que se obtienen mediante la dieta y son beneficiosos para la salud del animal. Con el estudio realizado por Li et al. (2020), se concluyó que la especie que presenta un color negro-verdoso tiene una calidad dietética inferior a la que presenta los de color púrpura.

La alimentación también juega un papel importante en la bioluminiscencia; así, las reacciones luminiscentes que observamos de algunas medusas, están relacionadas con la cadena alimentaria (Bandaranayake, 2006). Como ejemplo, tenemos la medusa *Aequorea victoria* o medusa de cristal que a partir de su alimentación obtiene calcio y que al entrar en contacto con una proteína verde bioluminiscente conocida como GFP es capaz de producir bioluminiscencia en la zona verde del espectro visible (Pérez y Becu, 2009).

4.1.3. SIMBIOSIS

Muchos invertebrados marinos como los cnidarios, suelen tener asociadas algas dentro de sus tejidos, obteniéndose una relación mutualista. Estas algas se denominan zooxantelas y en muchos casos se trata de dinoflagelados. Las relaciones simbiotes entre los corales y algas, favorecen por un lado al coral, gracias a que las zooxantelas le aportan nutrientes, haciéndolo prosperar en aguas tropicales muy oligotróficas, además de proporcionarle ciertos pigmentos que parecen ser una de las causas de los colores característicos que presentan los cnidarios (Muscatine y Porter, 1977); aunque hoy en día sigue sin estar totalmente claro, el origen preciso de esta coloración. Teorías recientes, barajan que el color podría deberse a una combinación de factores, en la que no solo los pigmentos presentes en organismos simbiotes sino también los del propio alimento o la profundidad e incidencia de la luz en los ecosistemas en que habitan, influyen en la coloración resultante. Por otro lado, las algas simbiotes obtienen la protección que necesitan dentro del coral. Por tanto, la relación beneficiosa entre ambos, genera una mayor probabilidad de sobrevivir y de expandirse en el medio marino (Muscatine y Porter, 1977).

Los corales que no presentan zooxantelas, suelen exponer un color más pálido mientras que si las contienen, van a aparecer colores más brillantes (Van Oppen et al., 2005). Esto se ve apoyado con el trabajo de Wicksten (1989), donde concluye que el color que las zooxantelas aportan al coral, es el resultado de sus pigmentos fotosintéticos (clorofilas, xantofilas y ficobilinas) y van desde colores verde brillantes, hasta marrones o azulados. También cabe destacar que las zooxantelas requieren una luz adecuada para la fotosíntesis, por lo que encontraremos una mayor cantidad de las mismas en zonas poco profundas o intermareales. Además, los cnidarios suelen contener a su vez, pigmentos que protegen a las algas del sol favoreciendo esta relación simbiote (Wicksten, 1989).

En el trabajo llevado a cabo por Cortés et al. (1984), se sugiere que cuando las zooxantelas mueren o dejan de colonizar al coral, éstos adquieren un color blanquecino. A este proceso se le denomina blanqueamiento del coral, también conocido en inglés como "*bleaching*". También señala que este abandono de zooxantelas puede ser debido a que el coral se encuentra bajo un tipo de presión ambiental, como puede ser el agua dulce, una temperatura elevada o el ataque de algún patógeno al propio coral (Figura 2.A. y 2.B.). Sin embargo, este blanqueamiento del coral podría, en cierta medida, ser

reversible. Así, existen algunos estudios que afirman que la relación entre la anémona de mar del género *Heteractis* y el pez payaso, *Amphiprion ocellaris*, podría facilitar la recuperación del blanqueamiento causado en la anémona de mar, debido a que estos peces aumentan la densidad de simbiontes de algas en el propio cnidario. De hecho, el estudio por Pryor et al. (2020), corrobora esta teoría, ya que consiguieron recuperar la simbiosis entre las anémonas y las zooxantelas con el uso de peces payaso en anémonas blanqueadas.



Figura 2. (A). Coral cuerno de ciervo (*Acropora cervicornis*) con presencia de zooxantelas (Kemit-Amon, 2021). (B). Blanqueamiento del coral o "Bleaching" aducido al abandono de las zooxantelas (Strickland, 2018).

La medusa *Cassiopea andromeda*, también conocida como medusa al revés, depende en gran medida de los nutrientes que le proporciona su simbionte del género de dinoflagelados *Symbiodinium*. Sin embargo, no se ha podido encontrar correlación entre la morfología del color del hospedador y el clado de *Symbiodinium* (Lampert et al., 2012).

Otra simbiosis que merece ser destacada es la existente entre poríferos y algas. Esta relación proporciona a las esponjas carbono fijado fotosintéticamente, y a su vez, las esponjas le proporcionan nitrógeno, fósforo o CO₂ a las algas. En las esponjas de agua dulce, encontramos colores verde brillantes, debido a las grandes cantidades de clorofilas contenidas en las poblaciones de algas con las que realizan dicha simbiosis (Reiswig et al., 2010). Esta simbiosis es tan común, que en ciertos casos se puede llegar a confundir a las esponjas con plantas acuáticas. En el caso de la esponja *Mycale vansoesti*, una esponja muy poco conocida, ésta realiza una simbiosis con un alga coralina *Amphiroa sp.*

Aunque la esponja es de color blanco, adquiere un color rosa claro si realiza la simbiosis con el alga (Calcinai et al., 2006).

La mayoría de las simbiosis descritas entre animales y algas son asociaciones celulares con un alga unicelular que reside entre células animales o dentro de una vacuola producida por el animal. En contraste, la babosa marina ascoglosa *Elysia chlorotica* establece una asociación simbiótica intracelular con cloroplastos del alga cromofítica sifonácea *Vaucheria litorea* de la que se alimenta (Green et al., 2000).

Además de las relaciones descritas, existen multitud de simbiosis de otros animales en las que se ve afectada la coloración. Es destacable, por ejemplo, la relación simbiótica existente entre el cangrejo de porcelana, *Allopetrolisthes spinifrons*, y las anémonas de mar. El crustáceo adquiere diferentes grados de camuflaje realizando simbiosis con las anemonas de mar en las que se encuentra comúnmente; y generalmente suelen ser selectivos, prefiriendo anemonas más similares a su propio color para facilitar así el camuflaje (Baeza y Stotz, 2003).

Otro ejemplo es el caso de los anélidos *Asterophilia carlae* (Figura 3.A.) y *Asterophilia culcitae* (Figura 3.B.), simbiositos conocidos de varias estrellas de mar (Asterozoa). Esta simbiosis juega un papel fundamental en la protección mediante el color, debido a que presentan puntas blanquecinas en las antenas y estructuras que sobresalen del cuerpo y que imitan los pies ambulacrales de las estrellas de mar para evitar ser detectados por los depredadores. Esta simbiosis es de tipo comensalismo, ya que, mientras la estrella obtiene ningún beneficio, los anélidos obtienen protección (Sugiyama et al, 2020).

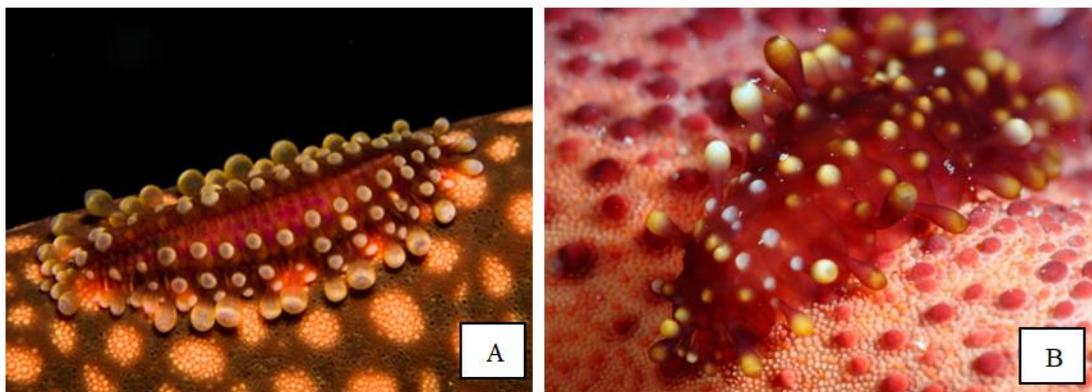


Figura 3. (A) Anélido *Asterophilia Carlae* (Gökmen, 2017). (B) Anélido *Asterophilia culcitae* (Hsieh, 2018).

4.2. FUNCIÓN DE LOS PIGMENTOS

El presente apartado tiene como objetivo mostrar la función de los pigmentos relacionándolos con el color, mostrando una vez más su importancia en las relaciones e interacciones de los organismos en los ecosistemas en que habitan.

4.2.1. DEFENSA: CAMUFLAJE Y ADVERTENCIA

El camuflaje es un ejemplo clásico de selección natural que disminuye el riesgo de detección de las presas por parte de los depredadores y un ejemplo de ello es el parecido visual con el fondo (Cott, 1940). El camuflaje no solo permite evitar la depredación, sino depredar sin ser visto. Ello es posible al adoptar estos colores crípticos con el entorno. Si relacionamos el camuflaje con el color podemos hablar también de la coloración disruptiva. Esta coloración críptica, ampliamente utilizada en el mundo marino (Hanlon et al., 2008), es un tipo de camuflaje que presentan algunos animales y que permite ocultar su contorno corporal gracias a la generación de un patrón de colores causado por líneas o manchas coloreadas. Este patrón coloreado se asemeja al entorno del animal, teniendo una mayor funcionalidad cuanto más parecido sea al medio en el que se encuentra (Piéron, 1993).

Los cefalópodos son invertebrados marinos, conocidos como los “reyes del color y el cambio”, pueden camuflarse casi en cualquier fondo debido a su gran capacidad para alterar rápidamente sus patrones corporales. Presentan hasta 16.000 cromatóforos por cm^2 , con una potente red nerviosa capaz de regular la concentración o dispersión del pigmento a gran velocidad. Mientras que la mayoría de animales con un patrón fijo o que cambia lentamente, deben moverse hacia el fondo visual correcto teniendo en cuenta las condiciones de iluminación adecuadas, los cefalópodos con su aguda visión y su piel, y gracias a un control neuronal directo, presentan libertad de movimiento, siendo capaces de adaptar su patrón corporal para el camuflaje en casi cualquier superficie (Hanlon, 2008). Un estudio realizado por Barbosa et al. (2007), indica que los patrones de camuflaje cambiantes de la sepia muestran estos patrones disruptivos descritos. Su trabajo comenzó con crías de sepia común, *Sepia officinalis*, donde estudió si el animal podría igualar los patrones corporales con el del objeto a medida que crecían. Gracias a su estudio se pudo corroborar que la sepia es capaz de camuflarse independientemente del tamaño.

Otro ejemplo de camuflaje se encuentra en los crustáceos, como el cangrejo de roca, *Cancer irroratus*, donde se encuentran individuos de diferentes colores dentro de una misma población. Un estudio realizado por Palma y Steneck (2001), muestra que los individuos recién asentados en el lugar presentan un color parecido al medio en el que se asientan y que es característico de cangrejos no adultos que les hace mimetizarse con el fondo y permite no ser cazados por los depredadores. Sin embargo, a medida que crecen, estos colores van desapareciendo. La hipótesis que se plantea en el estudio es que pudiera ser una estrategia para garantizar que los individuos jóvenes, y aún inexpertos, sobrevivan al camuflarse con el entorno.

Como ya mencionamos en el apartado de alimentación, tanto la especie de anfípodo *E. gryllus* como *Anonyx* sp. presentan tonalidades que son muy importantes para el camuflaje, debido a que la atenuación de las longitudes de onda rojas en el agua es mayor que la de otros colores dentro del rango visible. Este color rojizo es causado por la concentración de astaxantina, siendo más intensa la tonalidad rojiza cuanto más grande sea el animal, aunque es probable que los cambios en la composición del pigmento se vean afectados, además, por la dieta y los patrones de muda (Thoen et al, 2011).

Resulta bastante frecuente también la presencia de colores brillantes y llamativos entre los invertebrados marinos, y que son considerados colores aposemáticos o de advertencia, habitualmente asociados a la presencia de estructuras o sustancias urticantes o tóxicas, incluyendo la bioacumulación de metales pesados y peligrosos (Marshall y Williams, 1985). Estas coloraciones son bastante habituales en las esponjas, en los cnidarios especialmente urticantes y en las ascidias. Así, en los géneros de ascidiáceos como *Ascidia* y *Ciona*, de vistosos colores, es habitual encontrar elevadas concentraciones de vanadio y niobio. Entre los gusanos marinos, existen también formas coloreadas y vistosas, a veces iridiscentes, como el llamado “gusano de fuego”, *Hermodice carunculata*, cuyos colores de advertencia se asocian con su condición altamente urticante (Calcagno et al., 2014).

4.2.2. CORTEJO Y REPRODUCCIÓN

Aunque existe gran diversidad de ornamentos que difieren entre los sexos, la coloración es una de las formas más extendidas y más llamativas de dimorfismo sexual, siendo generalmente los machos los individuos con coloraciones más conspicuas. La gran

diversidad de colores y patrones de coloración que observamos en los animales es originada por diversos pigmentos, principalmente melaninas y carotenoides, que se depositan en el tejido (coloración pigmentaria), y por la microestructura del tejido en el que se depositan (coloración estructural). Al no ser sintetizados en el mundo animal, el tamaño y la intensidad de los ornamentos basados en carotenoides podrían indicar no sólo la disponibilidad de estas moléculas en la dieta del individuo (habilidad de forrajeo, capacidad de mantener un buen territorio, etc.), sino también su capacidad fisiológica para absorberlos y metabolizarlos. Además de funcionar como pigmentos, los carotenoides intervienen en otras funciones fisiológicas importantes, como la protección contra radicales libres (estrés oxidativo) y la estimulación del sistema inmunitario. El compromiso entre emplear carotenoides en coloración versus otras funciones fisiológicas importantes para el mantenimiento del organismo, sitúa a los ornamentos dependientes de carotenoides como señales honestas de calidad. Así, un individuo de intensa coloración dependiente de carotenoides indica que no está enfermo o parasitado y que mantiene su sistema inmune trabajando al nivel adecuado para permitir una gran deposición de pigmentos carotenoides en su ornamento (López-Rull, 2014).

Ejemplo de ello es el de algunos mitílidos, comúnmente conocidos como mejillones, que presentan dimorfismo sexual a través de la coloración de las gónadas y que son claves para la identificación del sexo del animal. En la especie *Aulacomya atra*, conocida comúnmente como “choro” o “cholga”, el macho presenta las gónadas de color amarillo mientras que las hembras las presentan de color marrón o color café oscuro, lo que permite una clara y rápida determinación del sexo. En el caso de la almeja taca, *Ameghinomya antiqua*, las hembras presentan las gónadas en tonos blanquecinos, mientras que los machos presentan un color anaranjado. También en el caso de la almeja taquilla, *Mulinia edulis*, se ha observado dimorfismo sexual en cuanto a la coloración de las gónadas, presentando las hembras un color púrpura oscuro, mientras que los machos una coloración anaranjada (Prida et al., 2018).

En muchos casos, la pigmentación anaranjada de las gónadas se relaciona también con el papel antioxidante de los carotenoides, especialmente la astaxantina, que protege de la peroxidación lipídica a los ácidos grasos altamente insaturados que juegan un papel esencial en la fertilidad de los gametos y la viabilidad de los embriones (Sargent et al., 2002). Así, la intensidad de la coloración indica al mismo tiempo la capacidad

antioxidante, siendo los individuos más pigmentados los más capaces de neutralizar a los radicales libres, protegiendo a los carotenoides de la oxidación y pudiendo emplearlos para colorear sus ornamentos. En definitiva, la información acumulada en los últimos años indica que los ornamentos dependientes de carotenoides son señales confiables de la condición del individuo y se encuentran bajo la influencia de la selección sexual (López-Rull, 2014).

Los pigmentos melánicos producen los tonos grises, marrones y negros y son los pigmentos más ampliamente distribuidos en el reino animal, y a diferencia de los carotenoides, no se adquieren de la dieta, sino que son sintetizados por los individuos a partir del aminoácido esencial tirosina. Los genes reguladores de las melanocortinas, están implicados no sólo en la pigmentación, sino en una gran variedad de procesos fisiológicos que incluyen respuesta al estrés, respuesta inmunitaria, gasto energético, actividad sexual y agresión. Por ello, la expresión de ornamentos basados en melaninas puede reflejar condiciones conductuales y fisiológicas. Por todo esto, los ornamentos basados en melaninas también funcionan como señales honestas de calidad y son usados en la elección de pareja (López-Rull, 2014).

En cuanto a los colores estructurales, éstos no dependen de moléculas que los coloreen, sino de la reflexión de la luz en la microestructura del tejido. Entre este tipo de colores se encuentran ciertos azules, verdes, violetas, ultravioletas y también los colores iridiscentes, plateados o determinados blancos. Numerosos estudios han mostrado que la coloración estructural en peces presenta una importante variación individual y que las hembras prefieren emparejarse con individuos que reflejan más UV. El color UV, las iridiscencias y la intensidad y saturación de los colores estructurales también se han relacionado con las condiciones nutricionales y con la capacidad de los individuos para cuidar a la progenie (López-Rull, 2014).

Como ejemplo idóneo para reflejar el uso de los pigmentos corporales y la combinación de los factores anteriormente señalados, se encuentra el grupo de los cefalópodos. Así, es sorprendente la capacidad de cambiar los patrones de color que permite a los calamares cortejar a sus parejas a la vez que desafían a sus rivales. El calamar de arrecife del Caribe, *Sepioteuthis lessoniana*, se divide en dos patrones durante el cortejo; su lado derecho de color cobrizo estará orientado hacia la hembra mientras que su lado izquierdo presenta un color plateado que sirve para alejar a los machos rivales (Bandaranayake, 2005). Este

animal, hace uso de pigmentos corporales que almacena en la piel en forma de líneas, manchas, rayas, con diferentes tonalidades y complejidades. Este patrón actúa como una señal para los machos que quieren cortejar a la hembra, ya que estas son poliandricas, por lo que durante el periodo de puesta, tomarán múltiples machos como pareja (Lin et al., 2017).

4.2.3. PROTECCIÓN ANTIOXIDANTE

La función antioxidante es aquella que retarda o previene la oxidación de otra molécula en el organismo, estando esta función muy relacionada con el color. El papel antioxidante de los pigmentos marinos ha propiciado un aumento en su investigación, debido a su amplia aplicación en la biotecnología, farmacéutica, cosmética y alimentación de organismos vivos, expandiendo los estudios tanto *in vitro* como en ensayos *in vivo*. Los principales carotenoides de origen marino con actividad antioxidante reconocida en modelos *in vitro* e *in vivo* son, β -caroteno, fucoxantina, astaxantina y la cantaxantina (Zhang, et al., 2011).

Se ha evaluado la actividad antioxidante de la fucoxantina obtenida de macroalgas y microalgas, por los métodos de inhibición del 2,2-difenil-1-picrilhidrazilo (DPPH), peróxido de hidrógeno y eliminación del radical superóxido, entre otros, encontrándose que la fucoxantina es más potente que otros compuestos antioxidantes como el ácido ascórbico, butilhidroxianisol o el tocoferol (Ezquerria-Brauer y Chan-Higuera, 2021).

Entre los carotenoides de origen marino más representativos y de los que se reconoce una gran variedad de actividad biológica, destaca la astaxantina. Estructuralmente hablando, es una molécula que se compone de áreas polares y áreas apolares. La actividad antioxidante de la astaxantina se debe a la combinación de estas dos áreas, las cuales permiten una interacción con los radicales y una capacidad de captar electrones de alta energía. Se reconoce a la astaxantina como un potente antioxidante, de hasta 10 veces mayor actividad, en comparación con otros carotenoides (Ezquerria-Brauer y Chan-Higuera, 2021).

Al igual que la astaxantina, la cantaxantina, además de un pigmento, es uno de los antioxidantes liposolubles más poderosos que nos ofrece la naturaleza, ya que muestra una potente actividad antiradical libre (Zhang, et al., 2011). La mayoría de los crustáceos presentan altos contenidos de astaxantina. La *Artemia*, sin embargo, posee elevadas

concentraciones de cantaxantina, con relevante papel antioxidante y que a su vez es el responsable de darle el color anaranjado a este crustáceo anostráceo (Mora, 2020).

Por otra parte, las esponjas y los cnidarios, incluyendo los octocorales, asimilan antioxidantes exógenos, incluyendo los pigmentos carotenoides en su tejido y esqueleto a partir de fuentes alimenticias diversas, incluyendo microorganismos simbiotes (Palmer et al., 2009). En el caso del coral rojo, *Corallium rubrum*, una de las especies de coral más conocidas y famosas en todo el mundo, encontramos la cantaxantina. El coral rojo se alimenta de materia orgánica particulada detrítica, fragmentos de crustáceos, copépodos, huevos de invertebrados, fitoplancton, etc., que se encuentran en suspensión. Por tanto, los carotenoides, y en especial la cantaxantina, puede ser proporcionado por una gran variedad de fuentes alimenticias, teniendo un papel antioxidante en el coral. Sin embargo, como se señaló anteriormente, son necesarios más estudios sobre el tema para confirmar que el color rojizo del coral se obtiene exclusivamente a través de uno u otro carotenoide (Cvejic, et al., 2007), o si la luz y la profundidad contribuyen también a estas coloraciones.

4.3. IMPORTANCIA DEL COLOR EN DETERMINADOS GRUPOS DE INVERTEBRADOS

El presente apartado realizará una revisión de la importancia del color en diferentes grupos de organismos marinos, centrándonos principalmente en las investigaciones descritas en poríferos, cnidarios, moluscos, crustáceos y equinodermos.

4.3.1. PORÍFEROS

El *phylum* Porífera, es un grupo de organismos conocido como esponjas, y se encuentran en casi todos los hábitats bentónicos. Su plan corporal y ecología, están íntimamente relacionados con la diversidad de simbiotes microbianos que albergan (Degnan, et al., 2015). Las poblaciones de invertebrados marinos, en las que encontramos a las esponjas, a menudo exhiben una variación morfológica que puede llevar a la confusión taxonómica. Así, las especies del género *Ianthella* incorporan una serie de morfologías diferentes y una gama diversa de metabolitos secundarios. De hecho, la especie *Ianthella basta*, conocida como esponja oreja de elefante, exhibe dos morfotipos de color dominantes: violeta (Figura 4.A.) y amarillo (Figura 4.B.). Ambos morfotipos están dominados por simbiotes bacterianos similares, aunque el morfotipo violeta

presentó, además, otros tipos de bacterias asociadas, siendo necesario realizar más estudios relacionados con su metabolismo para hallar el motivo en las diferencias de color de *I. basta* (Freckelton et al., 2012).

También cabe ser mencionado que el motivo de los colores brillantes en muchas esponjas marinas deriva de la presencia de carotenoides (Maoka, 2011). En las esponjas del género *Ianthella*, se encuentran sobre todo carotenoides arílicos o de la serie aromática. Estos carotenoides también se encuentran en las bacterias verdes del azufre, por lo que se ha asumido que los carotenoides arílicos en las esponjas se originan a partir de las bacterias con las que realizan simbiosis. Esto es de gran importancia, ya que gracias a las bacterias pueden obtener los carotenoides aromáticos que por sí solos no podrían obtener o serían costosos de adquirir (Karmakar et al., 2021).

Hasta ahora la existencia de bioluminiscencia en esponjas, no había sido probada, aunque ha sido discutida desde hace muchos años. Las observaciones de bioluminiscencia en esponjas podrían haber sido inducidas por bacterias bioluminiscentes simbióticas, arrastradas o capturadas y que viven en esponjas, pero dado que los registros de bioluminiscencia son escasos en estos animales, sigue siendo un misterio si existen o no esponjas autógenamente luminosas (Hentschel, et al., 2006). Sin embargo, en el trabajo reciente realizado por Martini et al. (2020), con una esponja carnívora de la familia *Cladorhizidae*, se demuestra la existencia de bioluminiscencia debida a una luciferasa basada en coelenterazina, que ya había sido descrita para otros organismos como cnidarios, copépodos, cefalópodos, etc. Según apunta su trabajo, la emisión de esta bioluminiscencia es una ventaja en las relaciones con el medio y en cuanto a la estrategia de alimentación de estos organismos.

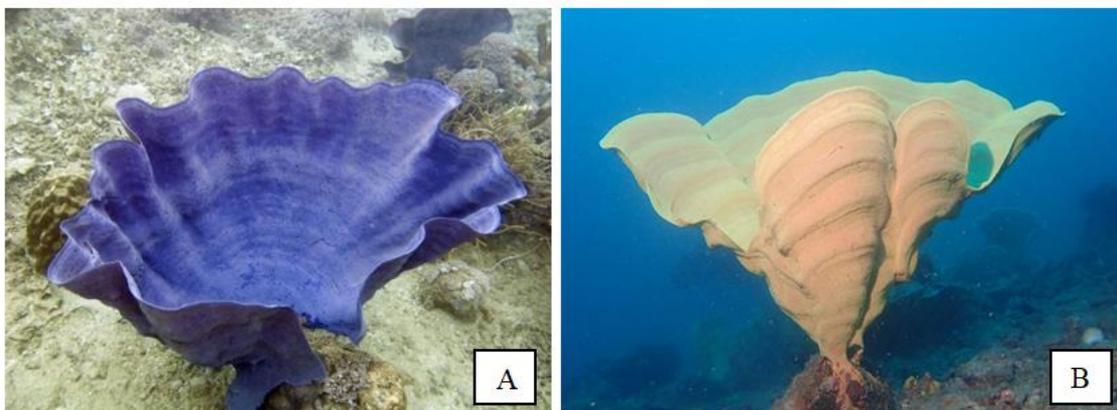


Figura 4. (A) *Ianthella basta* con tonalidad violeta (Messersmith, 2005). (B) *I. basta* con tonalidad amarilla (Chen, 2003).

4.3.2. CNIDARIOS

El *phylum* Cnidaria, es un grupo de organismos que debe su nombre del latín “*Kníde*” que significa ortiga. Esto se debe a que estos animales presentan células urticantes denominadas nematocistos, en cuyo interior se aloja un arpón que se activa de manera mecánica (Gershwin, 2018). Dentro de este grupo podemos encontrar hidras, anémonas, corales y medusas, aunque también existen otros representantes como las plumas y abanicos de mar o los sifonóforos (Genzano et al., 2014).

Los corales son especialmente conocidos por demostrar una variación extraordinaria en la ecomorfología. Además, las simbiosis existentes con otros organismos también pueden influir en el fenotipo del animal (Porro et al., 2020). Un estudio realizado por Innis et al. (2018) en el que se estudiaba la simbiosis entre el coral de arroz, *Montipora capitata*, y las algas dinoflageladas del género *Symbiodinium*, mostró que los corales resistentes al blanqueamiento estaban dominados por el color naranja y eran más abundantes en ambientes poco profundos y con mucha luz; sin embargo, los corales susceptibles al blanqueamiento, tenían un tono de color más marrón, y se encontraban a una mayor profundidad y en zonas menos luminosas.

El género *Zoanthus* constituye corales blandos que son muy conocidos en el mundo de la acuariofilia debido a sus múltiples colores fluorescentes y llamativos. Un estudio realizado por Yanushevich et al. (2002), utilizó técnicas de mutagénesis para revelar el papel de los aminoácidos que le dan el color a las proteínas fluorescentes verdes y amarillas de *Zoanthus sp.*. Así, describió que el contenido de aminoácidos para la formación de la proteína fluorescente que les da ese color característico es importante, debido a que la presencia de tres residuos de aminoácidos (Gly63, Lys65 y Asp68) son necesarias para la formación del amarillo, pero no del verde. En otro trabajo realizado por el mismo autor, se utilizó una proteína fluorescente roja (zoan2RFP) del pólipo coralino *Zoanthus sp* muy similar a la proteína verde fluorescente de la medusa de cristal, *Aequorea victoria*. Este estudio mostró que esta proteína exhibía un color verde fluorescente y que a medida que el animal iba madurando esta proteína se tornaba a un color rojo, desapareciendo el color verde. Los autores sugieren que los cambios de color son eventos evolutivos rápidos que ocurren constantemente durante la microevolución de pólipo a coral (Yanushevich et al., 2003).

4.3.3. MOLUSCOS

El *phylum* Mollusca está formado por una gran riqueza de especies, como los bivalvos, un elevado número de gasterópodos donde se encuentran los nudibranquios de vistosos colores, además de los cefalópodos como los calamares o los pulpos, siendo en conjunto, el *phylum* más específico después de Hexopoda (Wanninger y Wollesen, 2015). Dentro de este *phylum* encontramos al nudibranquio *Asteronotus mimeticus*, que presenta un color y ornamentación variable dependiendo de la especie de esponja de la que se alimenta, siendo esto por tanto importante para identificar la dieta de cada ejemplar de esta especie (Valdes, 2002).

En los moluscos bivalvos marinos, factores ambientales y genéticos determinan la diversidad en los colores de la concha y los patrones de pigmentación. Conocer estos factores en profundidad puede ser de gran importancia para comprender el por qué individuos de la misma especie tienen diferentes colores y pigmentos (García y Winkler, 2012). Por ejemplo, algunas especies de almejas presentan un color naranja o rojo brillante debido a la presencia de carotenoides, como el 3-éster de fucoxantina o el 3-éster de fucoxantíol, que obtienen de su dieta (Maoka, 2011).

Dentro de los moluscos, uno de los grupos más comunes es el de los cefalópodos. Estos animales son los más sofisticados en cuanto a su adaptación rápida al color y textura de su entorno, utilizando coloración estructural y pigmentaria. Un trabajo realizado por Dinneen et al. (2017) mostró que los pigmentos que se encuentran dentro de los cromatóforos de los cefalópodos, tienen mayor probabilidad de dispersar la luz atenuada que de absorberla, pudiendo ser este un factor que contribuya a la riqueza del color presente en los cefalópodos. El pulpo de anillos azules del género *Hapalochlaena* presenta 60 anillos azules iridiscentes que muestra como advertencia cuando es molestado o acosado (Roper y Hochberg, 1988). Se conoce que las glándulas salivales albergan colonias de bacterias que producen tetrodotoxina, la cual bloquea los canales de sodio, regulando así los potenciales de acción que determinan la concentración o dispersión del pigmento. Este es un caso más de simbiosis, donde lo que interesa realmente es la iridiscencia de sus anillos azules. Un trabajo realizado por Mäthger et al. (2012), muestra que el anillo está oculto por la contracción de los músculos por encima de los iridóforos, un tipo de cromatóforos de algunos moluscos, peces y reptiles. La relajación y contracción de los músculos fuera del anillo exponen la iridiscencia. Los autores señalan que este

mecanismo no se ha encontrado previamente en cefalópodos y sugieren que es una forma eficaz de advertir de su toxicidad de una forma rápida y llamativa.

Así, el estudio del color abre muchas puertas a la investigación. Muchos estudios en laboratorio han mostrado que el comportamiento del camuflaje de la sepia común (*S. officinalis*) es provocado por factores visuales, y que estos animales sintonizan de manera adaptativa sus patrones corporales en respuesta a su entorno visual sin el uso de la visión del color. Además, por primera vez en un estudio de campo realizado por Akkaynak et al. (2013), se examinó estos cambios de color en el medio natural y se comprobó que los patrones de color de *S. officinalis* coincidían estrechamente con los patrones de colores del sustrato. Este es uno de los primeros estudios en cuantificar la coincidencia de colores de la sepia y su camuflaje en la naturaleza.

También el opistobranquio *Philinopsis pusa*, una babosa marina, presenta una amplia gama de patrones de color. Los individuos más claros tienden a camuflarse en la arena blanca que es donde se encuentran típicamente los animales, mientras que los individuos más oscuros parecen notoriamente diferentes de su entorno. Debido a su amplia variación de color, encontramos varias subespecies, aunque todavía no se ha encontrado una asociación clara entre el color y el desarrollo individual del organismo u ontogenia (Valdés et al., 2013).

4.3.4. CRUSTÁCEOS

El *phylum* Crustácea, es un grupo de organismos que deben su nombre del latín “*crusta*” que significa costra y “*aceum*” que significa relación. Este grupo incluye cangrejos, langostas, langostinos, camarones, o percebes, entre otros (Brusca y Brusca, 2003). Dentro de este grupo encontramos algunas características importantes en relación a la coloración; por un lado, la alimentación le dará el color característico a cada individuo, y por otro lado, esa coloración le aportará, una protección antioxidante además de aportarle atributos de exhibición y aptitudes importantes para el camuflaje. En muchos crustáceos, podemos encontrar múltiples carotenoides. Entre ellos, además de los ya mencionados astaxantina y cantaxantina, encontramos la crustacianina, responsable de dar colores violetas, azules y amarillos al caparazón de los crustáceos y que está relacionado también con la dieta de estos animales (Maoka, 2011).

Como se señaló anteriormente, en algunos crustáceos el color ejerce un papel esencial para el camuflaje, ya que les permite ocultarse del reconocimiento y predación por parte de los depredadores. Existen cangrejos denominados vulgarmente “cangrejos decoradores” que, sin embargo, utilizan y acumulan en el exterior del cuerpo material ambiental como por ejemplo conchas, anemonas, etc., lo que puede ayudar a ocultarles o protegerles frente a otros depredadores (Ostroski, 2020). Así, un ejemplo llamativo es el cangrejo “boxeador” o el cangrejo “pom pom” (*Lybia edmondsoni*), que utiliza las anemonas del género *Triactis* o *Bundeopsis*, colocándolas en sus pinzas para defenderse de los depredadores (Karplus et al., 1998). En este ejemplo no está representado el color, pero es un caso interesante al existir otro tipo de simbiosis entre cnidarios y crustáceos, aunque con diferente propósito; en el caso del cangrejo decorador tiene lugar tanto protección como camuflaje y el caso del cangrejo boxeador, solamente defensa frente a otros depredadores.

En la Figura 5., se puede observar un cangrejo decorador de especie desconocida, que utiliza un coralinomorfo, *Ricordea yuma*, a modo de camuflaje y también de defensa personal frente a otros depredadores como cefalópodos, debido a las propiedades urticantes del cnidario. Esta relación simbiote es interesante ya que, por un lado el cnidario se ve favorecido por el cangrejo ya que el movimiento del mismo al desplazarse genera corrientes de agua que favorecen a la captación de nutrientes por parte de *R. yuma*, y a su vez, el cangrejo es protegido y camuflado por el coralinomorfo.



Figura 5. Cangrejo decorador
(Ferrol, 2021).

4.3.5. EQUINODERMOS

Los equinodermos son un grupo de invertebrados marinos que presentan un plan corporal adulto quíntuple simétrico. Dentro de este grupo encontramos varios subtaxas, incluyendo crinoidea, asteroidea, ophiuroidea, echinoidea y holoturoidea (Arnone et al., 2015) y donde el estudio del color en estos animales es de vital importancia.

El color puede estar relacionado con la alimentación, ya que las estrellas de mar son carnívoras y se alimentan principalmente de bivalvos y pequeños crustáceos o incluso de erizos, de los cuales obtienen carotenoides como la equinenona, carotenoide conocido de las gónadas de los erizos de mar, o la astaxantina, entre otros (Maoka, 2011). Pero también el color, en especial el de las estrellas de mar, se ve afectado por la condición del hábitat, ya que en el caso de *Culcita sp.*, la salinidad y temperatura del agua, la materia orgánica o el oxígeno disuelto son factores que influyen en el color. Así, un aumento de la temperatura en *Culcita sp.* provoca que el color tienda a desvanecerse, mientras que el pH del agua afecta a la coloración de *Nardoa tuberculata* (Suryanti et al., 2018).

Otro ejemplo es el de cuatro especies de estrellas en el Caribe, estudiadas debido a cambios de coloración entre el día y la noche. En el estudio, se centraron en una de las especies de estrella, la araña de mar, *Ophiocorna wendti*, debido a que su variación era más notable, de un marrón oscuro casi uniforme durante el día a un patrón de grises y negros por la noche. Atribuyeron este cambio de color a una forma de proteger sus tejidos fotosensibles de la luz solar además de que los patrones de pigmentación pueden camuflar al animal de otros depredadores (Hendler, 1984).

Además de las estrellas de mar, gracias al estudio realizado por Binks et al. (2011), se pudo diferenciar varias subespecies dentro de la especie de erizo de mar *Heliocidaris erythrogramma* de Australia Occidental, teniendo en cuenta su morfología y su color. Gracias a estas variables, lograron encontrar diferencias claras para la subdivisión de la especie en dos subespecies, *H. erythrogramma var armigera* y *H. erythrogramma var eritrograma*.

4.3.6. OTROS INVERTEBRADOS

El invertebrado marino *Hermodice carunculata* más conocido como gusano de fuego, presenta coloraciones variables y brillantes, que actúan como mecanismo de defensa pasiva. Un depredador tras su primer ataque relacionará el patrón de colores con

su toxicidad. El color marrón representa una mayor concentración de toxinas en el organismo, aunque también se ha podido relacionar el color con el tipo de estación, siendo el color naranja el que destaca en las épocas más secas y el color verde olivino en épocas lluviosas. Por otro lado, no se ha encontrado asociación con la coloración y el sustrato en el que se encuentra esta especie (Guerra, 2020).

El gusano árbol de Navidad, *Spirobranchus giganteus* (Figura 6.), es un gusano marino que se introduce en corales del género *Porites*, dejando visibles, en la parte externa, dos coronas con forma de espiral de colores diversos e intensos. El trabajo realizado por Song (2006), se centró en el estudio de cinco colores de estos invertebrados, donde el blanco fue el más abundante y el azul el menos abundante. No se encontró una relación entre el tipo de coral que coloniza y el color que presentaba el invertebrado. Por lo tanto, apunta a dos explicaciones posibles: una es el efecto de la selección natural y la mortalidad por la distribución y el otro está relacionado con factores genéticos y ambientales que contribuyen a que aparezcan estos fenotipos, pero aún se necesita realizar más estudios para dilucidar este fenómeno.



Figura 6. Gusano árbol de Navidad, *Spirobranchus giganteus*
(Hobgood, 2006)

CONCLUSIONES

1. El mundo de los invertebrados marinos es muy diverso en cuanto a tamaños, formas y colores, siendo este último aspecto muy complejo y de vital importancia en la biología de los individuos, y sus relaciones intra e inter-específicas y requiriendo un estudio más intensivo y actualizado.
2. Muchos invertebrados marinos utilizan el color para el camuflaje, la advertencia o la exhibición, cortejo y reproducción, pero la fotoprotección frente a la luz ultravioleta y el papel de protección antioxidante sobre los ácidos grasos polinsaturados, son también papeles relevantes de los pigmentos de los invertebrados marinos.
3. La nutrición es de vital importancia a la hora de estudiar la coloración de los organismos marinos, ya que es un bioindicador que puede relacionar la alimentación de los individuos no solo con su coloración, sino con sus relaciones tróficas y su aptitud biológica y fisiológica.
4. La simbiosis es una relación de vital importancia para ciertos invertebrados, siendo la coloración el motivo de su éxito en algunos casos.
5. La importancia y procedencia del color se ve claramente reflejada en determinados grupos de invertebrados, siendo más complejo establecer, en otros grupos, el origen exacto y el papel de los patrones de coloración.

CONCLUSIONS

1. Sizes, shapes and colours are diverse in the world of marine invertebrates, with colour being a complex factor and a crucial one in the biology of individuals and their intra- and inter-specific relationships. In this sense, a more intensive and updated study is needed.
2. Many marine invertebrates use pigmentation for camouflage, warning or exhibition, courtship and reproduction. Moreover, photoprotection against ultraviolet light and the antioxidant protection of polyunsaturated fatty acids are also relevant functions of pigments present in marine invertebrates.
3. Nourishment is a key function in the study of colouring of marine organisms, due to its bioindicator role. Thus, feeding can be correlated to colouring, trophic relationships and the biological and physiological fitness of the organisms.

4. Symbiosis is very important for certain invertebrates, with coloration being the reason for their success in some cases.
5. The importance and origin of colour is clearly reflected in certain groups of invertebrates. However, in other groups it is more complicated to establish the origin and role of colouring patterns.

5. BIBLIOGRAFÍA

- **Akkaynak, D., Allen, J., Mäthger, J., Chiao, L., y Hanlon, M., 2013.** Quantification of cuttlefish (*Sepia officinalis*) camouflage: A study of color and luminance using in situ spectrometry. *Journal of Comparative Physiology A*, 199(3), 211-225.
- **Arnone, M.I., Byrne, M., y Martinez, P., 2015.** Echinodermata. Wanninger A. (eds) *Biología evolutiva del desarrollo de invertebrados 6: Deuterostomia*. Springer, Viena. pp 1-58.
- **Baeza, J., y Stotz, W., 2003.** Host-use and selection of differently colored sea anemones by the symbiotic crab *Allopetrolisthes spinifrons*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 284(1-2), 25-39.
- **Bandaranayake, W., 2006.** The nature and role of marine invertebrate pigments. *Natural product reports*, 23 (2), 223-55.
- **Barbosa, A., Mäthger, L.M., Chubb, C., Florio, C., Chiao, C.C., et al., 2007.** Disruptive coloration in cuttlefish: a visual perception mechanism that regulates ontogenetic adjustment of skin patterning. *The Journal of experimental biology*, 210 (Pt 7), 1139–1147.
- **Binks, R.M., Evans, J.P., Kennington, W. J., y Prince, J., 2011.** Spatial patterns of variation in color and spine shape in the sea urchin *Heliocidaris erythrogramma*. *Invertebrate Biology*, 130(2), 161-174.
- **Bjerkeng, B., 2008.** Carotenoids in aquaculture: fish and crustaceans. In *Carotenoids: handbook*. Birkhäuser Basel. 237-254.
- **Britton, G., Liaaen-Jensen, S., y Pfander, H., 2004.** *Carotenoids: handbook*. Birkhäuser Basel. 573 pp.
- **Brusca, R.C., y Brusca, G.J., 2005.** *Invertebrados*. 2da edición. McGraw Hill / Interamericana de España, S. A. 1005 pp.
- **Calcagno, J.A., Alder, V.A., Boltovsky, D., Correa, N., Schejter, L., et al., 2014.** *Los invertebrados marinos*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, 354 pp.
- **Calcinai, B., Cerrano, C., Totti, C., Romagnoli, T., y Bavestrello, G., 2006.** Symbiosis of *Mycale (Mycale) vansoesti* sp. nov. (Porifera, Demospongiae) with a coralline alga from North Sulawesi (Indonesia). *Invertebrate Biology*, 125(3), 195-204.
- **Castro, P. y Huber, M.E., 2007.** *Biología Marina (Sexta edición)*. Universidad de Alcalá. Madrid. 514 pp.
- **Cortés, J., Murillo, M.M., Guzmán, H.M. y Acuña, J., 1984.** Pérdida de zooxantelas y muerte de corales y otros organismos arrecifales en el Caribe y Pacífico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. Universidad de Costa Rica. 227-231.
- **Cott, H.B., 1940.** *Coloración adaptativa en animales*. Methuen; Londres. 500 pp.

- **Cvejic, J., Tambutté, S., Lotto, S., Mikov, M., Slacanin, I, et al., 2007.** Determination of canthaxanthin in the red coral (*Corallium rubrum*) from Marseille by HPLC combined with UV and MS detection. *Mar Biol* 152, 855–862
- **Degnan, B.M., Adamska, M., Richards, G.S., Larroux, C., Leininger, S., et al., 2015.** Porifera. In *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 1: Introduction, Non-Bilateria, Acoelomorpha, Xenoturbellida, Chaetognatha*. Springer-Verlag Vienna. pp. 65-106.
- **Díaz, P.M., 2020.** Carotenoides en el medio marino: Funciones biológicas, determinación y aplicaciones industriales. Trabajo de fin de Grado. Facultad de ciencias, ULL.
- **Dinneen, S., Osgood, R., Greenslade, M., y Deravi, L., 2017.** Color Richness in Cephalopod Chromatophores Originating from High Refractive Index Biomolecules. *The Journal of Physical Chemistry Letters*, 8(1), 313-317.
- **Ezquerro-Brauer, J.M., y Chan-Higuera, J.E., 2021.** Antioxidant capacity and mechanism of action of pigments in marine organisms. *CienciaUAT*, 15(2), 186-197.
- **Freckelton, M., Luter, L., Andreakis, H., Webster, M., y Motti, N., 2012.** Qualitative variation in colour morphotypes of *Ianthella basta* (Porifera: Verongida). *Hydrobiologia*, 687(1), 191-203.
- **García, R.M., y Winkler, F.M., 2012.** Association between shell color of breeds (Lamarck, 1819) and the survival, growth and larval development of their progenies. *Revista latinoamericana de Investigaciones Acuáticas*, 40(2), 367-375.
- **Genzano, G.N., Schiariti, A., y Mianzan, H.W., 2014.** Cnidaria. *Los Invertebrados Marinos*. Fundación Félix de Azara, Buenos Aires, 67-85.
- **Gershwin, L., 2018.** *Medusas. Una historia natural* (1.ª ed., Vol. 1). Omega BCM, S.L. 224 pp.
- **Green, B.J., Li, W.Y., Manhart, J.R., Fox, T.C., Summer, E.J., et al., 2000.** Mollusc-algal chloroplast endosymbiosis. Photosynthesis, thylakoid protein maintenance, and chloroplast gene expression continue for many months in the absence of the algal nucleus. *Plant physiology*, 124(1), 331–342.
- **Guerra, E., 2020.** Evaluación de la actividad antioxidante de *Hermodice carunculata* (polychaeta: amphinomidae) en ambientes protegido y expuesto al oleaje en isla fuerte, caribe colombiano. Trabajo de Fin de Grado. Facultad de Ciencias Básicas.
- **Hanlon, R., Chiao, C., Mäthger, L.M., Barbosa, A., Buresch, K., et al., 2008.** Cephalopod dynamic camouflage: bridging the continuum between background matching and disruptive coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364, 429 - 437.
- **Hardy, A., 1965.** *The open sea: its natural history. Part II: fish and fisheries*. Houghton Mifflin Co., Boston. 322 pp.
- **Hendler, G., 1984.** Brittlestar Color-Change and Phototaxis (Echinodermata: Ophiuroidea: Ophiocomidae). *Marine Ecology*, 5(4), 379-401.
- **Hentschel, U., Usher, K.M., y Taylor, M.W., 2006.** Marine sponges as microbial fermenters. *FEMS Microbiol. Ecol.* 55, 167–177.
- **Innis, T., Cunning, R., Ritson-Williams, R., et al., 2018.** Coral color and depth drive symbiosis ecology of *Montipora capitata* in Kāneʻohe Bay, Oʻahu, Hawaiʻi. *Coral Reefs* 37, 423–430.
- **Karmakar, A., Das, A.K., Ghosh, S. y Sil, P.C., 2021.** Carotenoids as Coloring Agents. *Carotenoids: Structure and Function in the Human Body*, 189-207.
- **Karplus, I., Fiedler, G.C., y Ramcharan, P., 1998.** The Intraspecific Fighting Behavior of the Hawaiian Boxer Crab, *Lybia edmondsoni* Fighting with Dangerous Weapons?. *Symbiosis*, 24, 287-302.

- **Lampert, K., Bürger, P., Striewski, S., y Tollrian, R., 2012.** Lack of association between color morphs of the Jellyfish *Cassiopea andromeda* and zooxanthella clade. *Marine Ecology*, 33(3), 364-369.
- **Leach, W.B., y Reitzel, A.M., 2020.** Decoupling of transcriptional and behavioral responses to color in an eyeless cnidarian. *BMC Genomics* 21, 361.
- **Li, Q., Zu, L., Cheng, Y., Wade, N.M., Liu, J. y Wu, X., 2020.** Carapace color affects carotenoid composition and nutritional quality of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*. *Lwt - Food Science and Technology*, 126, 109286.
- **Lin, C.Y., Tsai, Y.C., y Chiao, C.C., 2017.** Quantitative analysis of dynamic body patterning reveals the grammar of visual signals during the reproductive behavior of the oval squid *Sepioteuthis lessoniana*. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5, 30
- **López-Rull, 2014.** Biología del comportamiento: Aportaciones desde la Fisiología. Cortejo: Mecanismos y función adaptativa. (8). pp 103-114.
- **Maoka, T., 2011.** Carotenoids in marine animals. *Marine Drugs*, 9(2), 278-293.
- **Marshall, A. J., y Williams, W. D. (1985).** *Zoología Invertebrados. REVERTE.* (1), p 979.
- **Martini, S., Schultz, D.T., Lundsten, L., y Haddock, S.H., 2020.** Bioluminescence in an Undescribed Species of Carnivorous Sponge (Cladorhizidae) From the Deep Sea. *Frontiers in Marine Science*, 7, 1041.
- **Martins, C., Rodrigo, A.P., Cabrita, L., Henriques, P., Parola, A.J. et al., 2019.** The complexity of porphyrin-like pigments in a marine annelid sheds new light on haem metabolism in aquatic invertebrates. *Sci Rep* 9, 12930
- **Mäthger, L.M., Bell, G.R., Kuzirian, A.M., Allen, J.J. y Hanlon, R.T., 2012.** How does the blue-ringed octopus (*Hapalochlaena lunulata*) flash its blue rings?. *Journal of Experimental Biology*, 215 (21), 3752-3757.
- **Mora, A., 2020.** Efecto del tipo de procesado de microalgas en la capacidad antioxidante y composición lipídica de presas vivas (rotífero y Artemia). Trabajo de fin de Grado. Facultad de ciencias, ULL.
- **Muscatine, L., y Porter, J., 1977.** Reef Corals: Mutualistic Symbioses Adapted to Nutrient-Poor Environments. *BioScience*, 27(7), 454-460.
- **Ostroski, A., 2020.** El comportamiento de la decoración del cangrejo mayor, *Camposcia retusa*, no facilita la estrategia de camuflaje visualmente críptico del color de fondo a juego (Tesis doctoral, Universidad de Delaware).
- **Palma, A., y Steneck, R., 2001.** Does variable coloration in juvenile marine crabs reduce risk of visual predation? *Ecology*, 82(10), 2961-2967.
- **Palmer, C.V., Modi, C.K. y Mydlarz, L.D., 2009.** Coral fluorescent proteins as antioxidants. *PloS one*, 4(10), e7298.
- **Peraza, E. 2019.** Aspectos sobre la distribución de dos especies de actiniarios (Cnidaria, Anthozoa, Actiniaria) frecuentes en Canarias, *Telmatactis cricoides* y *Anemonia sulcata*, y de su fauna asociada. Trabajo de fin de Máster. Facultad de ciencias, ULL.
- **Pérez, M.I., y Becu, D., 2009.** The green fluorescent protein that glows in bioscience. *Buenos Aires*, 69(3), 370-374.
- **Piéron, H., 1993.** *Vocabulario Akal de Psicología.* AKAL, 106.
- **Porro, B., Mallien, C., Hume, B.C.C., Pey, A., Aubin, E., et al., 2020.** The many faced symbiotic snakelocks anemone (*Anemonia viridis*, Anthozoa): host and symbiont genetic differentiation among colour morphs. *Heredity* 124, 351–366.
- **Prida, V., Valenzuela, A., y Astorga, M.P., 2018.** Evidencia de diferenciación sexual en la almeja *Ameghinomya antiqua* de la costa chilena y su proporción de sexos. *Revista de biología marina y oceanografía*, 53(3), 381-385.

- Pryor, S., Hill, R., Dixon, D., Fraser, N., Kelaher, B., y Scott, A., 2020. Anemonefish facilitate bleaching recovery in a host sea anemone. *Scientific Reports*, 10(1), 18586.
- Reiswig, H.M., Frost, T.M., y Ricciardi, A., 2010. Porifera. *ScienceDirect*. 3, 91-123.
- Roper, C.F.E., y Hochberg, F.G., 1988. Behaviour and systematics of cephalopods from Lizard Island, Australia, based on color and body patterns. *Malacologia* 29, 153-193.
- Rossotti, H., 1983. *Colour*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey. 239 pp.
- Sargent, J.R., Bell, J.G., Bell, M.V., Henderson, R.J., y Tocher, D.R., 2002. Requirement criteria for essential fatty acids. *J. Appl. Ichthyol.* 11:183–198
- Song, D.S., 2006. Christmas Colors: Colormorph Distribution of *Spirobranchus Giganteus* Pallas 1766 on Moorea, French Polynesia. UC Berkeley: UCB Moorea Class: Biology and Geomorphology of Tropical Islands. University of California. Web: <http://www.escholarship.org/uc/item/12t2697d>
- Song W., Li R., Zhao Y., Migaud H., Wang C., et al., 2021. Pharaoh Cuttlefish, *Sepia pharaonis*, Genome Reveals Unique Reflectin Camouflage Gene Set. *Front. Mar. Sci.* 8:639670
- Stoletzki, N. y Schierwater, B., 2005. Genetic and color morph differentiation in the Caribbean sea anemone *Condylactis gigantean*. *Marine biology*. 147 (3):747- 754
- Sugiyama, T., Jimi, N., y Goto, R., 2020. Widening the host range of the ectosymbiotic scale-worm *Asterophilia culcitae* (Annelida: Polynoidae) to three echinoderm classes, with data on its body color variation. 2020 The Japanese Association of Benthology. 15: 289-295
- Suryanti, C.A., Endrawati, H., y Latifah, N., 2018. Environmental factors that affect the biodiversity and color of starfish in Menjangan Besar Island, Karimunjawa 3(6). 200-211.
- Tejera, N., 2007. Influencia del aporte de carotenoides en la dieta, sobre la pigmentación, composición lipídica corporal y desarrollo de alevines de bocinegro o pargo (*Pagrus pagrus*). Tesis doctoral. Facultad de ciencias, ULL.
- Thieberger, Y., Kizner, Z., Achituv, Y. y Dubinsky, Z., 1995. A novel, nondestructive bioassay for assessing areal chlorophyll a in hermatypic cnidarians, *Limnología y Oceanografía*, 40 (6), 1166-1173.
- Thoen, H.H., Johnsen, G. y Berge, J., 2011. Pigmentation and spectral absorbance in deep-sea arctic amphipods *Eurythenes gryllus* y *Anonyx* sp. *Polar Biol* 34, 83–93.
- Thushari, G.G.N., y Senevirathna, J.D.M., 2020. Plastic pollution in the marine environment. *ScienceDirect*. e04709
- Valdés, A., 2002. Nudibranchs (Mollusca, Nudibranchia) from the Tropical. *California academy of sciences*, 53(5).
- Valdés, A., Ornelas-Gatdula, E., y Dupont, A., 2013. Color Pattern Variation in a Shallow-Water Species of Opisthobranch Mollusc. *The Biological Bulletin*, 224(1), 35-46.
- Van Oppen, M.J., Mieog, J.C., Sánchez, C.A., y Fabricius, K.E., 2005. Diversity of algal endosymbionts (zooxanthellae) in octocorals: the roles of geography and host relationships. *Molecular ecology*, 14(8), 2403–2417.
- Wanninger A. y Wollesen, T., 2015. Mollusca. Wanninger A. (eds) *Biología evolutiva del desarrollo de invertebrados 2: Lophotrochozoa Apiralia*. Springer, Viena. 103-153.
- Wicksten, M.K., 1989. Why are there bright colors in sessile marine invertebrates? *Bulletin of marine science*, 45(2): 519-530.
- Yanushevich, Y., Bulina, G., Gurskaya, M., Savitskii, E. y Lukyanov, N., 2002. Key Amino Acid Residues Responsible for the Color of Green and Yellow Fluorescent

Proteins from the Coral Polyp *Zoanthus* sp. Russian Journal of Bioorganic Chemistry, 28(4), 274-277.

- **Yanushevich, Y., Gurskaya, N., Staroverov, D., Lukyanov, S., y Lukyanov, K., 2003.** A Natural Fluorescent Protein That Changes Its Fluorescence Color during Maturation. Russian Journal of Bioorganic Chemistry, 29(4), 325-329.

- **Zhang, W., Zhang, K., Ding, X., Bai, S., Hernández, J., et al., 2011.** La cantaxantina, un carotenoide que puede mejorar el estado antioxidante de reproductoras y su progenie. Institute of Animal Nutrition. Sichuan Agricultural University. Ya'an, Sichuan. 25-27.

AGRADECIMIENTOS

A Ana Galindo, por su apoyo, disponibilidad, ánimos e infinita paciencia durante este trabajo. Gracias, por la libertad que me has dejado y la comunicación que hemos tenido a lo largo de estos meses de trabajo. A Covadonga Rodríguez, por confiar en mí desde el primer momento, y proponerme este tema que sin duda alguna me ha parecido alucinante realizar. Gracias, por tu paciencia conmigo y por mostrarte tan disponible a la hora de comunicarnos a pesar de todo el trabajo que tienes encima. A ambas tutoras, les estaré eternamente agradecido por su labor conmigo. Por último me gustaría también dar las gracias a mi familia, cuyo apoyo ha sido muy importante en este camino y en mi formación como biólogo.