

Patrones de fluorescencia y diversidad de hidrozooos de Bocas del Toro, Panamá

Lara M Beckmann^{1*}, Bridget A Vincent^{2†}, Alexandra De León³, Jessica Masterman⁴, Emily S Lau², Steven HD Haddock⁵

† Estos autores contribuyeron igualmente a este trabajo y comparten la primera autoría.

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 12 de octubre de 2023

Aceptado 16 de febrero de 2024

Publicado 09 de abril de 2024

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.v2024.3409>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: lara.maleen.beckmann@gu.se

¹ Laboratorio Marino Tjärnö, Departamento de Ciencias Marinas, Universidad de Gotemburgo, 45296 Strömstad, Suecia.

² Departamento de Ecología, Evolución y Biología Marina, Universidad de California, 93106 Santa Barbara, CA, Estados Unidos.

³ Naos Island Laboratories, Smithsonian Tropical Research Institute, Panama City, Panama.

⁴ Oregon Institute of Marine Biology, University of Oregon, 97420 Charleston, Estados Unidos.

⁵ Monterey Bay Aquarium Research Institute, 95039 Moss Landing, Estados Unidos.

RESUMEN. Muchos metazoos contienen moléculas capaces de fluorescencia, absorción y reemisión de luz. Dado que la distribución anatómica, o el patrón, de estas moléculas es variable entre taxones, los patrones de fluorescencia pueden servir como una poderosa herramienta diagnóstica en taxonomía y ecología. Sin embargo, los patrones de fluorescencia específicos de especie entre invertebrados marinos están poco comprendidos. Aquí, mostramos que los hidrozooos tienen diversos patrones de fluorescencia, que pueden ser el resultado de moléculas producidas intrínsecamente u obtenidas de fuentes dietéticas. Estudiamos hidrozooos, incluidos sifonóforos, hidromedusas e hidroides, en 5 órdenes de ambientes marinos pelágicos y bentónicos en Bocas del Toro, Panamá. Nuestros hallazgos muestran que los patrones de fluorescencia son muy prevalentes y pueden variar entre especies de hidrozooos y a lo largo del desarrollo. La mayoría de los taxa de hidrozooos examinados exhibieron alguna forma de fluorescencia, con variación observada entre las etapas de vida y las partes del cuerpo. Se documentó fluorescencia en el 88% de las hidromedusas (Leptothecata, Anthoathecata, Limnomedusae y Narcomedusae), el 50% de los hidroides y el 75% de los sifonóforos que se observaron en este estudio. Nuestros resultados ilustran cómo los patrones de fluorescencia pueden servir como una herramienta diagnóstica útil para explorar la biodiversidad marina, resaltando la necesidad de una mayor documentación de los patrones de fluorescencia en la diversidad marina y de investigar las moléculas que subyacen a este fenómeno.

Palabras clave: hidromedusa, hidroides, medusas, sifonóforos, cnidaria, GFP.

INTRODUCCIÓN

La fluorescencia, la reemisión de luz absorbida en una longitud de onda más larga por moléculas especializadas, es un fenómeno extendido en varios filos de metazoos, estudiado principalmente en Cnidaria, Arthropoda y Chordata (Macel et al. 2020). Puede encontrarse en diversos patrones que van desde las puntas fluorescentes rojas de los tentáculos de los sifonóforos hasta los puntos verdes en la espalda de las salamandras (Haddock et al. 2005, Lamb y Davis 2020). La fluorescencia puede ser producida a partir de compuestos extrínsecos y bloques biológicos fundamentales, como la riboflavina, compuestos de quitina y aminoácidos como el triptófano (Lakowicz 2006, Yang et al. 2016). Los organismos

pueden producir estas moléculas de manera intrínseca u obtenerlas extrínsecamente de su dieta o simbioses.

Trabajos recientes se han centrado en identificar proteínas fluorescentes y abordar el papel ecológico que los patrones de fluorescencia pueden desempeñar, aunque estas afirmaciones son objeto de debate. En invertebrados marinos, las funciones orgánicas y ecológicas de la fluorescencia respaldadas empíricamente sugieren que puede ser utilizada para la fotoprotección, la atracción de presas y la comunicación intraespecífica (Mazel et al. 2004, Lim et al. 2007, Haddock y Dunn 2015, Marshall y Johnsen 2017). A pesar de la amplia distribución de la fluorescencia entre algunos grupos, como Scleractinia y otros cnidarios (Matz et al. 1999, Shagin et al. 2004, Alieva et al. 2008, Gruber et al. 2008,

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.v2024.3409>



Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

Kubota 2010), todavía no está claro para la mayoría de los taxa si estos patrones se correlacionan con factores biológicos intrínsecos (por ejemplo, relaciones taxonómicas y etapas de desarrollo) o interacciones ecológicas (Oswald et al. 2007 para corales, Haddock y Dunn 2015 para la hidromedusa *Olindias* y otros). El estudio exhaustivo de los patrones de fluorescencia entre grupos poco muestreados para mejorar la comprensión podría llevar potencialmente a la identificación de herramientas informativas para delimitar especies y evaluar la biodiversidad.

Los hidrozooos, un grupo extendido y diverso de cnidarios (Gravili 2016), representan un sistema ideal para estudiar los patrones de fluorescencia específicos de especie. Notablemente, la proteína verde fluorescente (GFP) fue aislada por primera vez de la medusa *Aequorea victoria* (Shimomura 2005). Desde entonces, se ha documentado fluorescencia proveniente de diversas fuentes en otros taxa de hidrozooos (Pugh y Haddock 2010, Gravili et al. 2012, Maggioni et al. 2020). A pesar de la historia de investigación de la fluorescencia en hidrozooos, aún no ha sido estudiada sistemáticamente dentro de la amplia diversidad de este grupo animal, y sorprendentemente se sabe poco sobre la distribución y variación morfológica de la fluorescencia en hidrozooos más allá de géneros o especies seleccionados. Se cree que la fluorescencia es una característica común en hidromedusas, pero se han estudiado pocas especies para identificar su presencia o distribución (Kubota 2010). Incluso menos estudios han examinado la fluorescencia en pólipos de hidrozooos, y se ha sugerido que es un rasgo bastante raro en hidroides (Kubota et al. 2011).

Dentro de los hidrozooos, la GFP, una molécula que emite luz verde cuando se excita, es una fuente común de fluorescencia y ha sido aprovechada como una herramienta esencial en la investigación de biología molecular y celular (Chudakov et al. 2010 y referencias incluidas). Desde el descubrimiento de la GFP, se han descrito y aislado otras proteínas de la familia de la GFP en diversos taxa (Masuda et al. 2006, Bomati et al. 2009). Estas proteínas son más diversas entre los antozoos, particularmente en anémonas no luminosas y corales escleractinios, ofreciendo una paleta de tonos fluorescentes que van desde el verde, amarillo y naranja hasta el rojo (Labas et al. 2002, Schnitzler et al. 2008). Otras moléculas fluorescentes homólogas, como la proteína fluorescente amarilla o la proteína fluorescente cian, con diferentes espectros de emisión, también han sido identificadas (Matz et al. 1999, Shagin et al. 2004). Diferentes compuestos fluorescentes tienen espectros de excitación particulares que generalmente exhiben una imagen especular de los espectros de emisión (por ejemplo, Matz et al. 1999). Moléculas como la GFP, que son máximamente excitadas con luz azul, a menudo también son excitables por luz violeta o ultravioleta, mientras que la fluorescencia cian requiere longitudes de onda más cortas por debajo de la longitud de onda de emisión. La autofluorescencia incidental se encuentra en nematocistos y otras células. Sin embargo, aunque realizamos algunas investigaciones con

fuentes de luz ultravioleta y violeta, nuestro enfoque en este estudio fue en la fluorescencia con potencial para ser excitada por la luz ambiental azul.

Aunque los hidrozooos son abundantes y diversos tanto en hábitats bentónicos como pelágicos, este grupo también presenta algunos desafíos. En áreas con poca exploración taxonómica, como las regiones tropicales, hay información limitada disponible sobre la riqueza de especies y los rangos biogeográficos de los hidrozooos. De hecho, solo se ha llevado a cabo un estudio específico para evaluar la diversidad de hidrozooos a lo largo de la costa caribeña de Panamá, el cual reportó 70 taxa (Miglietta et al. 2018). En la década de 1970, Ángeles Alvariño (1974) realizó un estudio sobre la diversidad de sifonóforos en Panamá, abarcando los mares Pacífico y Caribe adyacentes al Canal de Panamá y reportó 30 especies.

Además, los hidrozooos muestran un grado relativamente alto de diversidad críptica y variación morfológica, lo que conduce a la interpretación errónea de características diagnósticas y dificultades para determinar los límites de las especies (Cunha et al. 2016, Maggioni et al. 2016, Montenegro et al. 2023). Los patrones de fluorescencia combinados con datos morfológicos y moleculares ofrecen una herramienta diagnóstica prometedora para la identificación de especies (Kubota et al. 2008, Kubota 2010, Maggioni et al. 2020). Además, la fluorescencia puede ser utilizada para revelar especies de hidrozooos que de otra manera podrían pasar desapercibidas debido a su pequeño tamaño u oscuridad, superando así los desafíos asociados con la delimitación de especies.

Aquí presentamos un estudio de los patrones de fluorescencia en hidrozooos en Bocas del Toro, Panamá. Este estudio incluye hidroides, hidromedusas y sifonóforos en áreas pelágicas y costeras de la región, complementando los pocos estudios realizados previamente (Alvariño 1974, Miglietta et al. 2018). Al ampliar nuestro conocimiento de las observaciones y la diversidad de los patrones de fluorescencia en hidrozooos, este estudio sirve como un andamiaje para documentar y comprender la distribución general de la fluorescencia en un diverso grupo de invertebrados marinos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo

Las medusas y pólipos de diversas especies de hidrozooos fueron recolectados en 9 puntos de muestreo en el Archipiélago de Bocas del Toro, Panamá (Fig. 1, Material Suplementario Tabla S1), durante el curso de taxonomía del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI) “Sistemática y Biología de Ctenóforos y Medusozoos” del 11 al 29 de julio de 2022. Las medusas fueron recolectadas mediante snorkeling y arrastres de plancton utilizando una red de plancton de 0.5 m (500 μ m) en diferentes hábitats, incluyendo manglares, praderas de pastos marinos, arrecifes de coral y el océano abierto mar adentro, a profundidades entre 0 y 25 m.

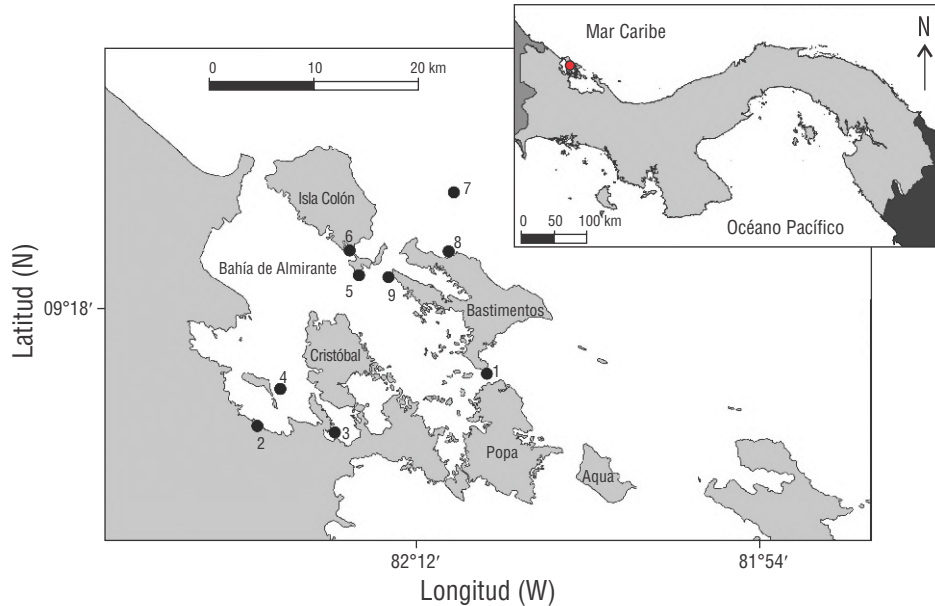


Figura 1. Mapa del área de estudio. 1) Crawl Cay, 2) Quebrada Piti, 3) Tierra Oscura, 4) frente a Isla Pastores Norte, 5) Bahía de Almirante, 6) Muelle de STRI, 7) sitio en alta mar, 8) Wizard Beach y 9) sitio de muestreo nocturno.

Se realizaron 10 arrastres de plancton durante el día y 2 arrastres se llevaron a cabo durante la noche. Los especímenes se mantuvieron vivos en agua de mar fresca durante un máximo de 24 h antes de ser procesados y clasificados en la Estación de Investigación de Bocas del Toro del STRI.

Identificación morfológica

Las hidromedusas y los pólipos fueron identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible utilizando la literatura disponible (Kramp 1959, Cornelius 1995, Schuchert 2012, Miglietta et al. 2018, Schuchert y Collins 2021) y literatura específica adicional según fuera necesario. Los especímenes vivos fueron analizados utilizando un microscopio compuesto Eclipse E200 (Nikon, Tokio, Japón) a diferentes aumentos (40-100 \times), y los especímenes más grandes fueron observados utilizando un estereomicroscopio SMZ-1500 (0.75-11.25 \times) (Nikon) o un estereomicroscopio Zoom 2000 (7-30 \times) (Leica Camera AG, Wetzlar, Alemania).

Revisión de fluorescencia, imágenes y mapeo filogenético

En total, se examinaron 74 individuos de hidrozooos (ver Material Suplementario Tabla S2). Todos los anthomedusae ($n = 28$), leptomedusae ($n = 15$), sifonóforos ($n = 12$), hidroides ($n = 8$), limnomedusae ($n = 8$) y narcomedusae ($n = 3$) fueron verificados para la emisión de fluorescencia utilizando una linterna LED Xite Royal Blue (440-460 nm) (NightSea, Hatfield, EE. UU.) y un filtro de paso largo Yellow #12 (Tiffen, Hauppauge, EE. UU.). También se realizaron observaciones informales con fuentes de luz violeta y ultravioleta, pero esos patrones no diferían sustancialmente y no se

recopilaron para este estudio. Las imágenes fueron tomadas utilizando un estereomicroscopio 3.5-90 \times (AmScope, Irvine, EE. UU.) o una cámara DSLR D750 (Nikon) con luz blanca, luz azul y luz azul con un filtro amarillo.

Los especímenes fueron examinados para 2 características: el origen de la fluorescencia y la estructura morfológica fluorescente. Los tipos de origen de la fluorescencia se clasificaron como extrínsecos, intrínsecos, mixtos o ninguno, dependiendo del origen potencial de las proteínas fluorescentes, que podrían provenir del individuo mismo o de su fuente de alimento. La fluorescencia extrínseca (derivada de la dieta/asociada a la presa) puede ser visible dentro del sistema gastrovascular de medusas transparentes y puede tener otras propiedades espectrales. Por ejemplo, la fluorescencia roja (600-700 nm) puede derivarse de la clorofila de algas simbióticas (Mazel et al. 2003) o del fitoplancton (Yentsch y Phinney 1985). La fluorescencia amarilla puede ser emitida por homólogos similares a la GFP, como la proteína fluorescente amarilla, y por varias vitaminas, como la riboflavina/vitamina B (525 nm) (Yang et al. 2016), presentes en bacterias (Petushkov et al. 1995). Si la fluorescencia estaba presente en alguna otra estructura morfológica o parte del cuerpo fuera del sistema gastrovascular, se consideraba intrínseca. Específicamente, se consideraba extrínseca la fluorescencia en los canalículos radiales, el canal circular o el manubrio, mientras que se consideraba intrínseca la fluorescencia en las gónadas, la umbrela, los labios o lóbulos orales, la boca y la región del brazo oral, los tentáculos, los bulbos de los tentáculos o las puntas de los tentáculos. En los pólipos, se consideraba extrínseca la fluorescencia en el hipóstoma, el pedicelo y las hidrocladias o las algas aparentemente asociadas. En los sifonóforos, se consideraba extrínseca la fluorescencia en el

somatocisto, ya que parecía difusa en todo el órgano, lo que se sabe que aparece pigmentado debido a la presa (Haddock, obs. pers.). La fluorescencia de los sifonóforos en la periferia del gastrozoide, las gónadas (huevos) y cualquier parte no identificable se consideraba intrínseca. Los patrones observados de tipo de origen y una visión general de las estructuras morfológicas se muestran en la Tabla 1 y la Figura 2, y algunos taxones ejemplares se muestran en la Figura 3.

Cuando se observó fluorescencia en alguna estructura morfológica del espécimen, se tomó nota de la ubicación anatómica. El tipo general de origen de la fluorescencia de los taxones seleccionados fue luego mapeado en una filogenia general de hidozoos basada en los análisis filogenéticos de Bentlage y Collins (2021).

RESULTADOS

Diversidad de hidozoos

Setenta y cuatro especímenes de hidozoos fueron examinados en este estudio, abarcando 45 especies de hidozoos. En total, se identificaron 20 especies de Anthoathecata, 10 de Leptothecata, 12 de Siphonophorae, 2 de Limnomedusae y 1 de Narcomedusae, considerando las etapas de pólipo y medusa (ver Tabla 1 para todos los taxones). Para al menos 9 de las especies observadas, no se encontraron registros publicados para esta región (Alvarino 1974, Boero et al. 2008, Oliveira et al. 2016, Miglietta et al. 2018, Calder 2019, Schuchert y Collins 2021, GBIF 2023). Durante la noche, se recolectó una mayor abundancia de especímenes juveniles de Anthoathecata, que solo pudieron ser identificados a nivel de orden o familia. *Aequorea* sp. fue recolectada solo en alta mar, mientras que *Gonionemus vertens* fue recolectada bajo los muelles del STRI durante la noche con la ayuda de una fuente de luz. Una lista completa de los taxones observados, imágenes y detalles adicionales se puede encontrar en el Material Suplementario 3. Los sitios de recolección y detalles adicionales de cada espécimen se enumeran en la Tabla Suplementaria S2.

Patrones generales de fluorescencia

La mayoría de los hidozoos observados exhibieron alguna forma de fluorescencia (82%, 37 de 45 taxones). Se observaron diferencias entre las diferentes etapas de vida, con fluorescencia detectada en el 88% (23 de 26 taxones) de las hidromedusas (Leptothecata, Anthoathecata, Limnomedusae y Narcomedusae) y el 50% de los hidroides (4 de 8 taxones en etapa de pólipo observados en este estudio). La mayoría de los taxones de sifonóforos presentaron fluorescencia (83%, 10 de 12 taxones).

La fluorescencia mixta fue el patrón más prominente en el 44% de los taxones (20 de 45). Las hidromedusas mostraron la mayor presencia del patrón mixto (65%, 17 de 26), y los sifonóforos no mostraron patrones mixtos. La fluorescencia intrínseca pura estuvo presente en el 33% de todos los taxones

de hidozoos (15 de 45), y la fluorescencia extrínseca pura fue rara (4%, 2 de 45). Solo una especie, *Turritopsis dohrnii*, fue observada en ambas etapas de vida, tanto en su medusa como en su pólipo, y ninguna etapa mostró fluorescencia.

De los 23 taxones en la etapa de hidromedusa que presentaron fluorescencia, las partes del cuerpo más comunes en fluorescer fueron el manubrio (78%, 18 de 23) y los bulbos de los tentáculos (74%, 17 de 23). Las gónadas estaban presentes en 11 taxones y fluorescieron en 9 taxones. Solo 2 especies contenían gónadas no fluorescentes: *Obelia* sp. 1 y *Liriope tetraphylla*. La umbrela (6 de 23), las puntas de los tentáculos (6) y los canales circulares (5) fueron las menos observadas en fluorescer. Los tentáculos y los canales radiales fluorescieron en algunos taxones de hidromedusas (3 y 2 de 23, respectivamente).

Patrones de fluorescencia dentro de los órdenes de hidozoos

Athecata

Basándonos en la clasificación tradicional de Hydrozoa y la falta de una filogenia comprensiva que incluya a las familias athecate observadas, agrupamos todas las familias candidatas en Athecata. Sin embargo, este grupo se basa en características morfológicas y es parafilético (Bentlage y Collins 2021; Fig. 4). A nivel de orden, Anthomedusae exhibió la mayor variedad de partes fluorescentes, fluoresciendo en todas las categorías anatómicas excepto la fluorescencia oral única observada en Limnomedusae. Anthomedusae fueron las únicas hidromedusas en fluorescer en la umbrela, el canal circular, los canales radiales, los tentáculos y las puntas de los tentáculos. Un manubrio fluorescente fue compartido en todas las medusas athecate fluorescentes. La mayoría de los taxones athecate exhibieron fluorescencia (75%, 15 de 20) con patrones principalmente mixtos (90%). El suborden Capitata incluyó el único taxón que mostró fluorescencia intrínseca pura (el pólipo *Sphaerocoryne* sp. 1) y solo un taxón de un suborden desconocido mostró fluorescencia extrínseca pura (*Anthoathecata* sp. 3). El pólipo *Zyzyzus warreni* expresó un patrón mixto mientras que los otros 3 pólipos athecate no mostraron ninguna fluorescencia.

Leptothecata

La mayoría de los leptotecates presentaron fluorescencia (90%, 9 de 10 taxones leptotecates), siendo el único taxón no fluorescente un pólipo (*Halopteris* sp. 1). Además, los leptotecates fluorescentes mostraron principalmente un patrón de fluorescencia mixto (78%, 7 de 9) y 2 taxones mostraron un patrón intrínseco puro. Ningún taxón mostró fluorescencia extrínseca pura. Los leptomedusas exhibieron principalmente patrones de fluorescencia mixta (5 de 7 taxones leptomedusas) y, en segundo lugar, patrones intrínsecos (2 de 7). Todas las

Tabla 1. Taxones de hidrozooos observados y patrones fluorescentes asociados. Número de individuos entre paréntesis; H = hidromedusa; P = pólipo; S = sifonóforo; N = no fluorescencia; M = fluorescencia mixta intrínseca y extrínseca; I = fluorescencia intrínseca; E = fluorescencia extrínseca.

Orden	Suborden	Familia	Especie	Estado	N	M	I	E	
Anthoathecata	Filifera I	Eudendriidae	<i>Eudendrium</i> sp. 1	P (1)	x				
	Filifera II	Proboscidae	<i>Proboscidae</i> sp. 1	H (4)		x			
	Filifera IV	Pandidae	<i>Amphinema</i> sp. 1	H (3)		x			
	Filifera IV		Pandidae sp. 1†	H (1)		x			
	Filifera IV or III	Oceaniidae		<i>Turritopsis dohrnii</i> †	H (5)/ P (1)	x			
			Bougainvillidae	<i>Bougainvillia rugosa</i> *	H (1)		x		
			Cytaeidae	<i>Cytaeis tetrastyla</i> *	H (1)		x		
				<i>Cytaeis</i> sp. 1†	H (2)		x		
	Filifera indet.		<i>Filifera</i> sp.1 & 2†	H (2)		x			
	Capitata	Zancleidae		<i>Zanclea</i> sp. 1†	H (1)	x			
			Penariidae	<i>Pennaria disticha</i>	P(1)	x			
			Sphaerocorynidae	<i>Sphaerocoryne</i> sp. 1	P (1)				x
			Corynidae	<i>Slabberia strangulata</i> *	H (2)		x		
	Aplanulata	Tubulariidae		<i>Zyzyzus warreni</i>	P (1)		x		
			Corymorphidae	<i>Corymorpha gracilis</i> *	H (2)		x		
				<i>Corymorpha</i> sp.†	H (1)	x			
			Anthoathecata sp. 1 & 2†	H (2)		x			
			Anthoathecata sp. 3†	H (1)					x
	Leptothecata	Aequoreidae		<i>Aequorea</i> sp. 1*	H (3)				x
Campanulariidae			<i>Clytia linearis</i>	H (2)		x			
Campanulariidae			<i>Clytia hemisphaerica</i>	P (1)		x			
			<i>Clytia</i> sp. 1 & 2	H (2, 3)		x			
			<i>Clytia</i> sp. 3	P (1)		x			
			<i>Obelia</i> sp. 1	H (1)				x	
Halopteriidae			<i>Halopteria</i> sp. 1	P (1)	x				
			<i>Leptothecata</i> sp. 1 & 2	H (1, 3)		x			
Limnomedusae		Gerioniidae	<i>Liriope tetraphylla</i>	H (5)	†		x		

(continua en la siguiente página)

Tabla 1 (continuación)

Orden	Suborden	Familia	Especie	Estado	N	M	I	E	
		Olindiidae	<i>Gonionemus vertens</i> *	H (3)			x		
Narcomedusae		Cuninidae	<i>Cunina octonaria</i> *	H (3)			x		
Siphonophorae	Calycophorae	Abylidae	<i>Enneagonum hyalinum</i> *	S (1)				x	
			<i>Ceratocymba dentata</i> *	S (1)	x				
			<i>Abylopsis tetragona</i>	S (1)			x		
			Abylidae sp. 1	S (1)			x		
	Diphyidae			<i>Diphyes bojani</i>	S (1)	x			
				<i>Muggiaea kochii</i>	S (1)			x	
				<i>Muggiaea atlantica</i>	S (1)			x	
				Calycophorae sp. 1-5	S (1,1,1,1,1)			x	

El asterisco (*) indica que los taxones no han sido reportados previamente en el área de estudio según las siguientes fuentes: Global Biodiversity Information Facility (GBIF 2023), Alvarino (1974), Boero et al. (2008), Oliveira et al. (2016), Miglietta et al. (2018), Calder (2019), Schuchert y Collins (2021), e Invertebase STRI (2023). El número de individuos se muestra entre paréntesis.

† Sólo juveniles

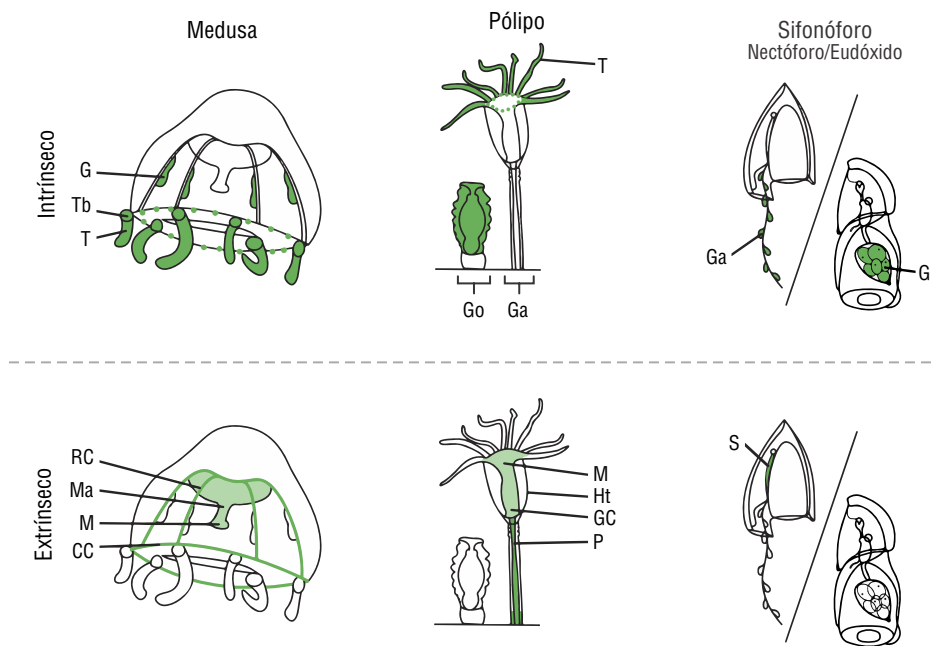


Figura 2. Anatomía de la hidromedusa leptotécate, pólipo y sifonóforo calicóforo (nectóforo anterior). Patrones de fluorescencia posibles vistos en cada etapa de vida separados según patrones probables intrínsecos y extrínsecos. Abreviaturas: cavidad gastrovascular (CVG), canal circular (CC), canal radial (CR), manubrio (Ma), boca (B), gónadas o gametos (G), bulbo tentacular (BT), tentáculo marginal (T), hidroteca (Ht), gonozoide (Go), gastrozoide (Ga), pedicelo (P) y somatocisto (S).

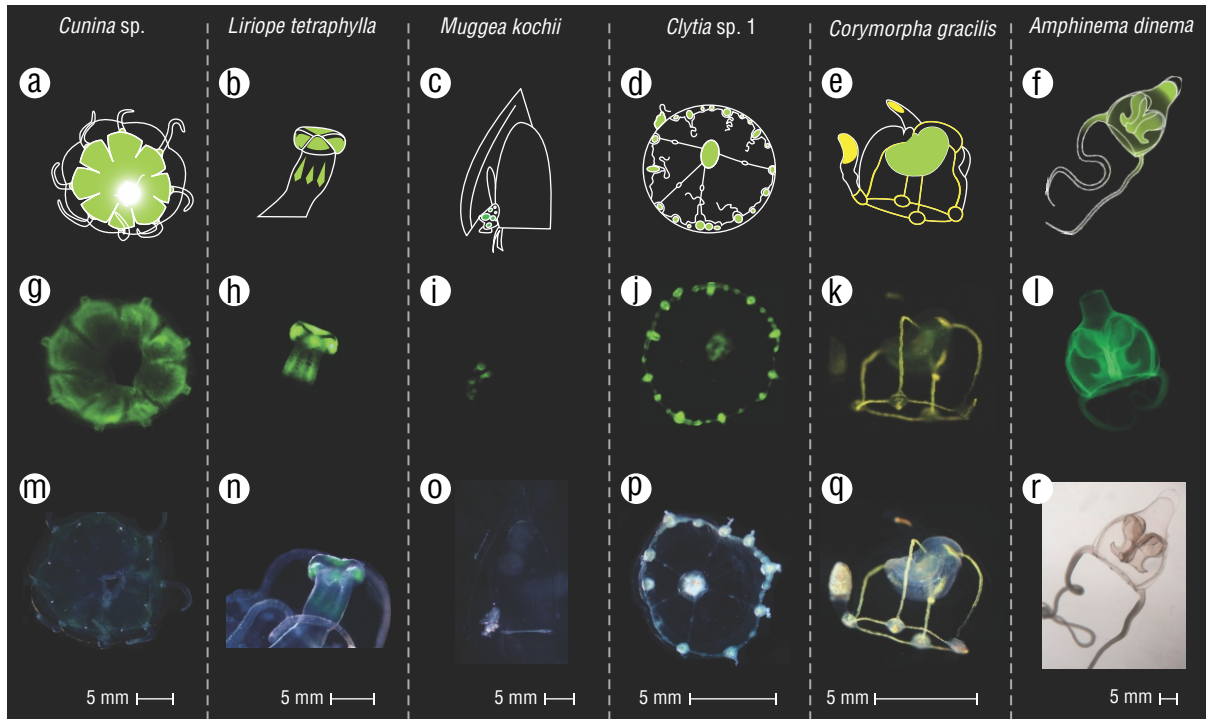


Figura 3. Algunos ejemplos de patrones de fluorescencia observados. (a-f) Ilustraciones gráficas de los patrones. (g-l) Imágenes de especímenes recolectados en luz azul. (m-r) Imágenes de especímenes recolectados en luz ambiente.

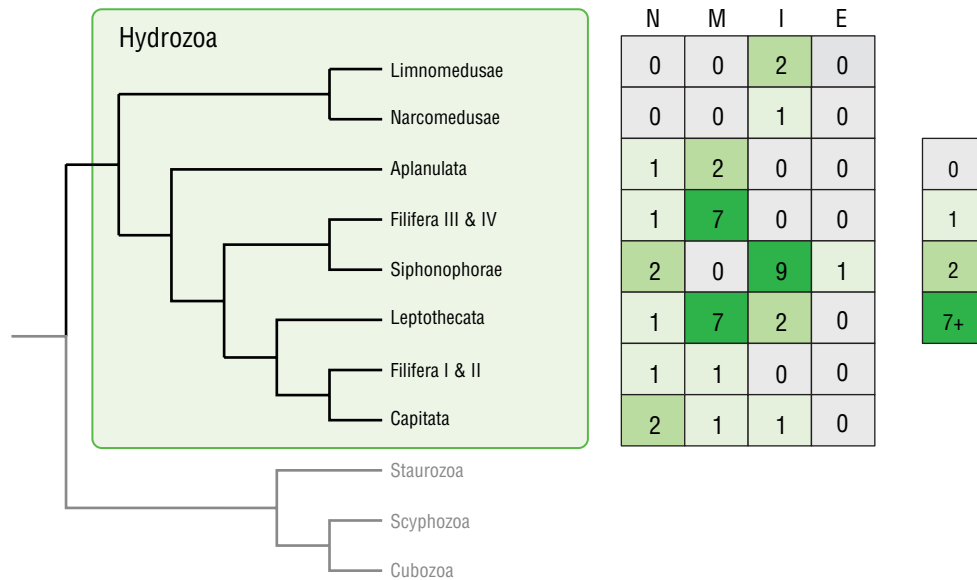


Figura 4. Patrones de fluorescencia mapeados en una filogenia de hidrozooos basada en Bentlage y Collins (2021). Abreviaturas: no fluorescencia (N), fluorescencia mixta (M), fluorescencia intrínseca (I) y fluorescencia extrínseca (E).

medusas leptotecates compartieron una fluorescencia común en los bulbos de los tentáculos.

Los pólipos fluorescentes de este orden exhibieron patrones mixtos de fluorescencia. *Clytia* sp. 3 presentaba fluorescencia en el pedicelo, un patrón que compartía con el pólipo de *Clytia hemisphaerica*. A pesar de esta fluorescencia compartida, el patrón aparente de fluorescencia en el pedicelo era diferente entre las 2 especies: *Clytia* sp. 3 presentaba fluorescencia en todo el pedicelo, mientras que *C. hemisphaerica* presentaba un patrón moteado sobre el pedicelo (Material Suplementario 3). *Clytia hemisphaerica* fue el único hidroide tecado reproductivo con gonóforos fluorescentes.

Siphonophorae

Siphonophorae fue el único orden que no tenía ningún taxón que expresara fluorescencia mixta. La mayoría de los sifonóforos (9 de 12) exhibían fluorescencia intrínseca pura, mientras que solo uno mostraba fluorescencia extrínseca pura. El patrón y origen de la fluorescencia dependían de la etapa de desarrollo (eudóxico o nectóforo). En los nectóforos, los gastrozoides fluorescían parcialmente cuando estaban presentes en todos los taxones observados. Además, las gónadas, cuando estaban presentes, siempre presentaban cierta fluorescencia.

Limnomedusae

Solo se recolectaron 2 especies de Limnomedusae, y ambas expresaron exclusivamente fluorescencia intrínseca pura. Un espécimen inmaduro de *L. tetraphylla* no mostró fluorescencia. Un adulto de esta especie fue el único espécimen donde la región oral fluorescía de manera distintiva en una banda. En *G. vertens*, los labios orales también fluorescían, con fluorescencia adicional en los bulbos de los tentáculos, las gónadas y entre los canales radiales y el manubrio, mostrando 4 puntos brillantes y distintivos.

Narcomedusae

Solo se examinó una especie de Narcomedusa, *Cunina octonaria* ($n = 3$ individuos), que mostraba un patrón intrínseco puro. La fluorescencia estaba presente en las gónadas ubicadas en las bolsas manubriales y en la raíz cónica de los tentáculos.

DISCUSIÓN

En este estudio, investigamos los patrones de fluorescencia en una variedad de hidrozoos en Bocas del Toro, Panamá, y exploramos si los patrones pudieran proporcionar información sobre factores biológicos intrínsecos, incluidas las relaciones taxonómicas, las etapas de desarrollo y las interacciones ecológicas.

Diversidad de hidrozoos en Panamá

Durante un periodo de recolección de 2 semanas en diferentes hábitats costeros, observamos una alta diversidad de hidrozoos, que abarcaban 5 de los 7 órdenes taxonómicos. Este estudio tuvo como objetivo muestrear una amplia gama de especies de hidrozoos para investigar la fluorescencia entre muchos taxones diferentes. Debido a la falta de literatura de identificación regional específica, muchos especímenes solo pudieron ser identificados a nivel de familia o género. Además, muchos individuos juveniles que se recolectaron carecían de características diagnósticas, lo que impidió una identificación más precisa de estos especímenes. Los taxones que no pudieron ser asignados a una especie podrían representar potencialmente una especie no descrita, pero no fue el objetivo de este estudio investigar específicamente esta posibilidad. Sin embargo, nuestros hallazgos resaltan la necesidad de realizar más estudios taxonómicos sobre los hidrozoos en Panamá.

Además, se recolectaron varias especies sin registros publicados en la costa caribeña de Panamá, lo que nos permitió agregar al menos 9 nuevos registros de especies para esta región (Tabla 1, Material Suplementario 3). Una de las especies recién registradas, *G. vertens*, no ha sido reportada en América Central, por lo que su presencia en Bocas del Toro amplía su distribución a esta región. Esta especie invasora a nivel mundial también se encontró en Argentina (Rodríguez et al. 2014) y probablemente fue introducida por barcos de carga. Todos los demás nuevos registros para Panamá han sido reportados previamente para la costa del Pacífico de Panamá o países vecinos. Estos hallazgos indican o bien especies recién introducidas (e.g., a través del Canal de Panamá desde el Pacífico hasta el Mar Caribe) o son resultado de la resolución taxonómica generalmente deficiente de la diversidad de hidrozoos tropicales.

Patrones de fluorescencia observados en hidrozoos

La mayoría de las especies en este estudio (37 de 45) mostraron algún tipo de fluorescencia, aunque estos patrones variaron considerablemente. No encontramos ningún patrón sistemático distintivo que vinculara las relaciones filogenéticas con los patrones de tipos de origen (extrínseco e intrínseco) (Fig. 4), pero algunos taxones relacionados compartieron rasgos fluorescentes relacionados con características morfológicas y exhibieron fluorescencia de ciertas partes del cuerpo. Se observaron patrones filogenéticamente informativos de estructuras morfológicas fluorescentes en varios órdenes: Limnomedusae fue el único grupo con regiones bucales fluorescentes distintivas, y todos los Leptomedusae fluorescentes expresaron fluorescencia en los bulbos de los tentáculos. Los Anthomedusae fluorescentes siempre tenían más de una característica morfológica fluorescente. *Cyrtia* y *Clytia* fueron los únicos géneros observados en este estudio

con más de una especie madura fluorescente, y su patrón fue consistente entre las especies.

Información adicional sobre los patrones de fluorescencia en la literatura científica solo estaba disponible para 2 géneros observados en este estudio. Específicamente, encontramos que el sifonóforo *Abylopsis tetragona* muestra el mismo patrón de gastrozoides que se informó para *Abylopsis eschscholtzii* (Hunt et al. 2012), mientras que el origen y el patrón fluorescente observado en *Proboscoidactyla* sp. 1 son consistentes con lo reportado para *Proboscoidactyla ornata* (Kubota 2010).

Dentro de una especie, tanto el tipo de origen como las estructuras morfológicas que exhiben fluorescencia fueron generalmente consistentes cuando se examinaron más de un individuo. Solo se observaron diferencias intraespecíficas en 2 especies y probablemente se debieron al estado de desarrollo, ya que las gónadas se observaron comúnmente como estructuras fluorescentes en taxones maduros, y la falta de tejido desarrollado puede causar un patrón diferente o falta de fluorescencia en especímenes juveniles. En la limnomedusa *L. tetraphylla*, se ha informado que las etapas de desarrollo temprano muestran fluorescencia en varias partes del cuerpo, pero no en la región oral (Kubota 2010), lo que sugiere que los patrones de fluorescencia pueden cambiar durante el crecimiento o variar entre regiones geográficas.

No encontramos variación dentro de las etapas de vida (i.e., pólipo y medusa) para las estructuras correspondientes en la misma especie y género, aunque solo observamos ambas etapas de pólipo y medusa en *T. dohrnii* y *Clytia* spp. en este estudio. En el caso de *T. dohrnii*, no hubo fluorescencia en absoluto en ninguna de las etapas de pólipo o medusa. Observamos varias especies de medusas y pólipos de *Clytia* también exhibiendo fluorescencia mixta, lo que puede indicar que el género expresa el mismo tipo de fluorescencia entre especies y entre etapas de vida. Cabe destacar que diferentes genes endógenos de GFP se expresan en *C. hemisphaerica*, dependiendo del tipo de tejido y etapa de vida (Fourrage et al. 2014).

Color de la fluorescencia

Todos los especímenes observados que mostraron fluorescencia exhibieron fluorescencia verde, excepto por *Corymorpha gracilis*, que mostró componentes fluorescentes verdes y amarillos (Fig. 3, E-Q). La mayoría de la fluorescencia verde observada probablemente se deba a proteínas tipo GFP o GFP. En *C. gracilis*, la coloración amarilla dentro de los canales radiales y como manchas en otras partes del cuerpo indica una adquisición de compuestos fluorescentes de su fuente de alimento. Por ejemplo, la fluorescencia de color amarillo puede originarse a partir del homólogo de GFP, la proteína fluorescente amarilla, o puede estar presente en ciertas vitaminas (Yang et al. 2016) o bacterias (Petushkov et al. 1995). Estudios previos en hidrozooos observaron

fluorescencia multicolor en los leptomedusas *Obelia* sp. (Aglyamova et al. 2011) y *Phialidium* sp. (Pakhomov y Martynov 2011).

Se encontró una fluorescencia de tonalidad roja en la base de los pólipos de *Z. warreni*, que probablemente sea causada por algas simbióticas que emiten fluorescencia (600-700 nm) a partir de la clorofila de las algas (e.g., Suggett et al. 2010). Esta es la primera vez que se encuentra una relación entre las algas y esta especie, aunque *Z. warreni* ha sido asociada con esponjas, sustrato preferido (De Campos et al. 2012). No se observaron otros tonos en este estudio.

Posibles roles ecológicos de la fluorescencia

La funcionalidad y el significado ecológico de la fluorescencia en general siguen siendo objeto de especulación y teorías por el momento. Se ha sugerido que la variación de color intrínseca puede ser utilizada en la comunicación, como por ejemplo para la señalización interespecífica (Shagin et al. 2004), como señuelo (e.g., Haddock et al. 2005, Haddock y Dunn 2015), para alterar el color de la bioluminiscencia, o como disuasivo contra depredadores. La coloración extrínseca, como se observó en *C. gracilis* en este estudio, también puede tener funciones ecológicas específicas. La fluorescencia amarilla podría ser un subproducto de las fuentes de alimento de la medusa (e.g., Francis et al. 2016), o la medusa podría seleccionar activamente presas específicas para adquirir este color particular de fluorescencia. Aquí informamos por primera vez de una banda bucal fluorescente distinta (en *L. tetraphylla*), la cual podría tener un papel ecológico como un rasgo que ayuda en el comportamiento de atracción o señalización.

Utilidad de los patrones de fluorescencia como herramienta diagnóstica

Identificación de especies

Los patrones de fluorescencia podrían ser una valiosa herramienta diagnóstica complementaria para varias disciplinas biológicas, incluyendo evaluaciones de biodiversidad marina. Observar los patrones de fluorescencia puede ayudar en la identificación de especies o de niveles superiores debido a la alta consistencia de estructuras morfológicas fluorescentes específicas y partes del cuerpo dentro de los taxones examinados (Kubota et al. 2008, Patry et al. 2014). Aunque la fluorescencia como característica única generalmente no puede identificar un espécimen a nivel de especie, puede ayudar en la identificación y en la resolución de los desafíos encontrados al diagnosticar pequeños invertebrados marinos como los hidrozooos. De hecho, los hidrozooos a menudo carecen de características diagnósticas distintivas que se puedan utilizar para la identificación de especies, e incluir la fluorescencia como un rasgo adicional puede ayudar a superar este desafío.

Monitoreo y estudios de biodiversidad

La utilización de propiedades fluorescentes puede mejorar los esfuerzos para monitorear y estudiar los hidrozooos y otros invertebrados marinos fluorescentes. Al detectar la fluorescencia, especialmente en especímenes altamente transparentes y pequeños, se puede reducir considerablemente el tiempo de procesamiento. El uso de luz azul o UV puede hacer visibles a las medusas o pequeños pólipos en grandes muestras de plancton o paneles de asentamiento. Sin embargo, no se puede utilizar como un método cuantitativo ya que los especímenes no fluorescentes serán ignorados. Por ejemplo, los pólipos de la especie de hidrozoo *Olindias formosus* fueron detectados por primera vez utilizando la fluorescencia de los brotes de medusa en hidroides (Patry et al. 2014). Además, la fluorescencia intrínseca se ha utilizado con éxito para detectar reclutas de Porifera y Anthozoa en paneles de asentamiento (Steyaert et al. 2022). Nuestros hallazgos enfatizan que los patrones de fluorescencia también pueden ser una herramienta útil para los estudios marinos pelágicos y deberían ser desarrollados aún más como un método para detectar taxones comúnmente pasados por alto como los hidrozooos.

Una pista para las interacciones ecológicas

Visualizar las propiedades de fluorescencia, que generalmente no son evidentes a simple vista sin equipos específicos, también puede ayudar a detectar interacciones ecológicas. Por ejemplo, pudimos mostrar algunas relaciones ecológicas aún desconocidas, como las algas fluorescentes en la base de los pólipos de *Z. warreni*. Además, las diferencias en los patrones extrínsecos, como se observó para *Corymorpha*, pueden indicar desviaciones en la ingesta de alimentos entre diferentes etapas de desarrollo. La alta prevalencia de patrones extrínsecos también subraya la probable fuerte interacción entre simbiosis y la presencia de captación de fluorescencia presa-depredador.

Limitaciones

Aunque los patrones de fluorescencia pueden contener información notable sobre la identidad de las especies, la ecología y el desarrollo, el estudio de esta propiedad conlleva desafíos y limitaciones. Aquí, la falta de información sobre la cobertura y diversidad de especies, el conocimiento limitado sobre las relaciones filogenéticas y la fragilidad de los especímenes limitan conclusiones adicionales sobre la prevalencia de los patrones de fluorescencia y su valor diagnóstico. Debido a la falta de información sobre las distribuciones de especies en la costa caribeña de Panamá, muchos especímenes fueron identificados solo a niveles taxonómicos de género o superiores (27 de 45). Además, el debate en curso sobre las relaciones filogenéticas dentro de las hidromedusas dificulta las inferencias sistemáticas. Una filogenia de hidrozooos mejor

resuelta podría aclarar los orígenes evolutivos y la diversificación de los patrones de fluorescencia en este grupo.

En este estudio, proporcionamos nuevas ideas sobre la diversidad de los patrones de fluorescencia en los hidrozooos y exploramos su valor como herramienta diagnóstica. Observamos una amplia gama de patrones de fluorescencia en 5 órdenes de hidrozooos e identificamos algunas características fluorescentes específicas del taxón consistentes en ciertas partes del cuerpo. Nuestros hallazgos sugieren que la relevancia ecológica de las interacciones de fluorescencia en los hidrozooos es más fuerte de lo que se conocía anteriormente, dada la alta variación en los patrones de fluorescencia intrínseca y extrínseca entre especies y estructuras anatómicas. Sin embargo, se necesita más investigación para comprender los mecanismos precisos que impulsan estos patrones y su significado ecológico y evolutivo. Para abordar estas preguntas, recomendamos realizar encuestas integradas de biodiversidad de plancton y aguas azules, especialmente en regiones menos estudiadas como Panamá, incorporando rasgos morfológicos clásicos y análisis genéticos. Una filogenia de hidrozooos mejor resuelta también ayudaría a comprender el contexto evolutivo de estos rasgos. Estudios futuros podrían explorar los vínculos entre la fluorescencia y otros aspectos de la biología de los hidrozooos, como la historia de vida, el comportamiento y las interacciones ecológicas. Finalmente, destacamos que la fluorescencia puede ser un rasgo útil al analizar grupos de invertebrados marinos más allá de los hidrozooos y debería investigarse más a fondo. Nuestro estudio subraya la necesidad de un enfoque más integral para evaluar y monitorear la biodiversidad marina en general, y sugiere los patrones de fluorescencia como una herramienta adicional potencial para arrojar luz sobre rasgos informativos que han sido pasados por alto previamente.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Oficina de Ciencia e Ingeniería Internacional (OISE) de la Fundación Nacional de Ciencias por el apoyo brindado a este proyecto a través del programa “IRES Track II: Entrenamiento Internacional para Comprender las Relaciones de los Animales No Bilaterales” (OISE-1828949). Agradecemos al personal de la Estación de Investigación Smithsonian en Bocas del Toro, especialmente a P. Góndola, M. Madrid y U. González, así como a los capitanes de barco S. Castillo, A. Espinoza, F. Caito y B. Smith. Los autores agradecen a los instructores del curso Rachel Collin, Erik V. Thuesen, Otto M. P. Oliveira y Maria Pia Miglietta por su experiencia, asistencia y apoyo durante el curso de Sistemática y Biología de Ctenóforos y Medusozoos de 2022. También agradecemos a los compañeros del curso Anabelle Klovzra, Juliana Giraldo, Kaden Muffett, Marta Mammone, Sara Siwiecki y Valentina Cardona por su ayuda durante el trabajo de campo y la recolección de muestras.

Traducido por los autores.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

El material suplementario de este trabajo se puede descargar de: <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarinas/article/view/3409/420421051>, <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarinas/article/view/3409/420421052> y <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarinas/article/view/3409/420421053>.

REFERENCIAS

- Aglyamova GV, Hunt ME, Modi CK, Matz MV. 2011. Multi-colored homologs of the green fluorescent protein from hydromedusa *Obelia* sp. *Photochem Photobiol Sci.* 10:1303-1309. <https://doi.org/10.1039/c1pp05068k>
- Alieva NO, Konzen KA, Field SF, Meleshkevitch EA, Hunt ME, Beltran-Ramirez V, Miller DJ, Wiedenmann J, Salih A, Matz MV. 2008. Diversity and evolution of coral fluorescent proteins. *PLOS ONE.* 3(7):e2680. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002680>
- Alvariño A. 1974. Distribution of siphonophores in the regions adjacent to the Suez and Panama canals. *Fish Bull.* 72.
- Bentlage B, Collins AG. 2021. Tackling the phylogenetic conundrum of Hydrozoa (Cnidaria: Medusozoa: Hydrozoa) by assessing competing tree topologies with targeted high-throughput sequencing. *PeerJ* 9:e12104. <https://doi.org/10.7717/peerj.12104>
- Boero F, Bouillon J, Gravili C, Miglietta MP, Parsons T, Piraino S. 2008. Gelatinous plankton: irregularities rule the world (sometimes). *Mar Ecol Prog Ser.* 356:299-310. <https://doi.org/10.3354/meps07368>
- Bomati EK, Manning G, Deheyn DD. 2009. *Amphioxus* encodes the largest known family of green fluorescent proteins, which have diversified into distinct functional classes. *BMC Evol Biol.* 9:77. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-77>
- Calder DR. 2019. On a collection of hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) from the southwest coast of Florida, USA. *Zootaxa.* 4689(1):1-141. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4689.1.1>
- Chudakov DM, Matz MV, Lukyanov S, Lukyanov KA. 2010. Fluorescent proteins and their applications in imaging living cells and tissues. *Physiol Rev.* 90:1103-1163. <https://doi.org/10.1152/physrev.00038.2009>
- Cornelius PFS. 1995. North-West European Thecate Hydroids and Their Medusae. *Synopsis of the British Fauna 50: Linnean Society of London.* 347 p.
- Cunha AF, Maronna MM, Marques AC. 2016. Variability on microevolutionary and macroevolutionary scales: a review on patterns of morphological variation in Cnidaria Medusozoa. *Organisms Diversity & Evolution.* 16:431-442. <https://doi.org/10.1007/s13127-016-0276-4>
- De Campos CJA, Migotto AE, Pinheiro U, Marques AC. 2012. Sponges as substrata and early life history of the tubulariid *Zyzyzus warreni* (Cnidaria: Hydrozoa) in the São Sebastião Channel, Brazil. *Mar Biol Res.* 8:573-583. <https://doi.org/10.1080/17451000.2011.638641>
- Fourrage C, Swann K, Gonzalez-Garcia JR, Campbell AK, Houlston E. 2014. An endogenous green fluorescent protein-photoprotein pair in *Clytia hemisphaerica* eggs shows co-targeting to mitochondria and efficient bioluminescence energy transfer. *Open Biology.* 4:130206. <https://doi.org/10.1098/rsob.130206>
- Francis WR, Christianson LM, Powers ML, Schnitzler CE, Haddock SHD. 2016. Non-excitable fluorescent protein orthologs found in ctenophores. *BMC Evol Biol.* 16:167. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0738-5>
- Global Biodiversity Information Facility [GBIF]. 2023. GBIF Home Page: GBIF; [accessed 2023 Sept 15]. <https://www.gbif.org>.
- Gravili C. 2016. Zoogeography of Hydrozoa: Past, Present and a Look to the Future. In: Goffredo S, Dubinsky Z (eds.), *The Cnidaria, Past, Present and Future: The World of Medusa and Her Sisters.* Cham (Switzerland): Springer International Publishing. p. 95-107. https://doi.org/10.1007/978-3-319-31305-4_7
- Gravili C, Boero F, Alifano P, Stabili L. 2012. Association between luminous bacteria and Hydrozoa in the northern Ionian Sea. *J Mar Biol Assoc UK.* 92:1317-1324. <https://doi.org/10.1017/S0025315411001408>
- Gruber DF, Kao H-T, Janoschka S, Tsai J, Pieribone VA. 2008. Patterns of fluorescent protein expression in Scleractinian corals. *Biol Bull.* 215:143-154. <https://doi.org/10.2307/25470695>
- Haddock SHD, Dunn CW. 2015. Fluorescent proteins function as a prey attractant: experimental evidence from the hydromedusa *Olindias formosus* and other marine organisms. *Biology Open.* 4:1094-1104. <https://doi.org/10.1242/bio.012138>
- Haddock SHD, Dunn CW, Pugh PR, Schnitzler CE. 2005. Bioluminescent and red-fluorescent lures in a deep-sea siphonophore. *Science.* 309:263. <https://doi.org/10.1126/science.1110441>
- Hunt ME, Modi CK, Aglyamova GV, Ravikant DVS, Meyer E, Matz MV. 2012. Multi-domain GFP-like proteins from two species of marine hydrozoans. *Photochem Photobiol Sci.* 11:637-644. <https://doi.org/10.1039/c1pp05238a>
- [Invertebrate STRI] Smithsonian Tropical Research Institute. 2023. STRI Symbiota Portal: STRI; [accessed 2018 Aug 01]. <https://invertebrate.org/stri/>.
- Kramp PL. 1959. The hydromedusae of the Atlantic Ocean and adjacent waters. *Dana Report.* 46:1-283.
- Kubota. 2010. Various distribution patterns of green fluorescence in small hydromedusae. *Kuroshio Biosphere.* 6:11-14.
- Kubota, Shin, Gravili, Cinzia. 2011. Rare distribution of green fluorescent protein (GFP) in hydroids from Porto Cesareo, Lecce, Italy, with reference to biological meaning of this rarity. *Biogeography.* 13:9-11.
- Kubota S, Pagliara P, Gravili C. 2008. Fluorescence distribution pattern allows to distinguish two species of *Eugymnanthea* (Leptomedusae: Eirenidae). *J Mar Biol Assoc UK.* 88:1743-1746. <https://doi.org/10.1017/S0025315408002580>
- Labas YA, Gurskaya NG, Yanushevich YG, Fradkov AF, Lukyanov KA, Lukyanov SA, Matz MV. 2002. Diversity and evolution of the green fluorescent protein family. *PNAS.* 99:4256-4261. <https://doi.org/10.1073/pnas.062552299>
- Lakowicz JR. 2006. Instrumentation for Fluorescence Spectroscopy. In: Lakowicz JR (ed.), *Principles of Fluorescence Spectroscopy.* Boston (USA): Springer US. p. 27-61. https://doi.org/10.1007/978-0-387-46312-4_2
- Lamb JY, Davis MP. 2020. Salamanders and other amphibians are aglow with biofluorescence. *Sci Rep.* 10:2821. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59528-9>
- Lim MLM, Land MF, Li D. 2007. Sex-specific UV and fluorescence signals in jumping spiders. *Science.* 315:481. <https://doi.org/10.1126/science.1134254>

- Macel M-L, Ristoratore F, Locascio A, Spagnuolo A, Sordino P, D'Aniello S. 2020. Sea as a color palette: the ecology and evolution of fluorescence. *Zoological Letters*. 6:9. <https://doi.org/10.1186/s40851-020-00161-9>
- Maggioni D, Montano S, Seveso D, Galli P. 2016. Molecular evidence for cryptic species in *Pteroclava krempfi* (Hydrozoa, Cladocorynidae) living in association with alcyonaceans. *Systematics Biodivers*. 14:484-493. <https://doi.org/10.1080/14772000.2016.1170735>
- Maggioni D, Saponari L, Seveso D, Galli P, Schiavo A, Ostrovsky AN, Montano S. 2020. Green fluorescence patterns in closely related symbiotic species of *Zanclaea* (Hydrozoa, Capitata). *Diversity*. 12:78. <https://doi.org/10.3390/d12020078>
- Marshall J, Johnsen S. 2017. Fluorescence as a means of colour signal enhancement. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*. 372:20160335. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0335>
- Masuda H, Takenaka Y, Yamaguchi A, Nishikawa S, Mizuno H. 2006. A novel yellowish-green fluorescent protein from the marine copepod, *Chiridius poppei*, and its use as a reporter protein in HeLa cells. *Gene*. 372:18-25. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2005.11.031>
- Matz MV, Fradkov AF, Labas YA, Savitsky AP, Zaraty AG, Markelov ML, Lukyanov SA. 1999. Fluorescent proteins from nonbioluminescent Anthozoa species. *Nat Biotechnol*. 17:969-973. <https://doi.org/10.1038/13657>
- Mazel CH, Cronin TW, Caldwell RL, Marshall NJ. 2004. Fluorescent enhancement of signaling in a mantis shrimp. *Science*. 303:51. <https://doi.org/10.1126/science.1089803>
- Mazel CH, Lesser MP, Gorbunov MY, Barry TM, Farrell JH, Wyman KD, Falkowski PG. 2003. Green-fluorescent proteins in Caribbean corals. *Limnol Oceanogr*. 48:402-411. https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.1_part_2.0402
- Miglietta MP, Piraino S, Pruski S, Alpizar-Gonzalez M, Castellanos-Iglesias S, Jerónimo-Aguilar S, Lawley JW, Maggioni D, Martell L, Matsumoto Y, et al. 2018. An integrative identification guide to the Hydrozoa (Cnidaria) of Bocas del Toro, Panama. *Neotropical Biodiversity*. 4:103-113. <https://doi.org/10.1080/23766808.2018.1488656>
- Montenegro J, Collins AG, Hopcroft RR, Questel JM, Thuesen EV, Bachtel TS, Bergman LA, Sangekar MN, Drazen JC, Lindsay DJ. 2023. Heterogeneity in diagnostic characters across ecoregions: A case study with *Botrynema* (Hydrozoa: Trachylina: Halicreatidae). *Front Mar Sci*. 9. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.1101699>
- Oliveira OMP, Miranda TP, Araujo EM, Ayón P, Cedeño-Posso CM, Cepeda-Mercado AA, Córdova P, Cunha AF, Genzano GN, Haddad MA, et al. 2016. Census of Cnidaria (Medusozoa) and Ctenophora from South American marine waters. *Zootaxa*. 4194(1):1-256. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4194.1.1>
- Oswald F, Schmitt F, Leutenegger A, Ivanchenko S, D'Angelo C, Salih A, Maslakova S, Bulina M, Schirmbeck R, Nienhaus GU, et al. 2007. Contributions of host and symbiont pigments to the coloration of reef corals. *FEBS J*. 274:1102-1109. <https://doi.org/10.1111/j.1742-4658.2007.05661.x>
- Pakhomov AA, Martynov VI. 2011. Probing the structural determinants of yellow fluorescence of a protein from *Phialidium* sp. *Biochem Biophys Res Commun*. 407:230-235. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2011.03.004>
- Patry W, Knowles T, Christianson L, Howard M. 2014. The hydroid and early medusa stage of *Olindias formosus* (Cnidaria, Hydrozoa, Limnomedusae). *J Mar Biol Assoc UK*. 94:1409-1415. <https://doi.org/10.1017/s0025315414000691>
- Petushkov VN, Gibson BG, Lee J. 1995. The yellow bioluminescence bacterium, *Vibrio fischeri* Y1, contains a bioluminescence active riboflavin protein in addition to the yellow fluorescence FMN protein. *Biochem Biophys Res Commun*. 211:774-779. <https://doi.org/10.1006/bbrc.1995.1880>
- Pugh PR, Haddock SHD. 2010. Three new species of resomiid siphonophore (Siphonophora: Physonectae). *J Mar Biol Assoc UK*. 90:1119-1143. <https://doi.org/10.1017/S0025315409990543>
- Rodríguez CS, Pujol MG, Mianzan HW, Genzano GN. 2014. First record of the invasive stinging medusa *Gonionemus vertens* in the southern hemisphere (Mar del Plata, Argentina). *Lat Am J Aquat Res*. 42:653-657. <https://doi.org/10.3856/vol42-issue3-fulltext-23>
- Schnitzler CE, Keenan RJ, McCord R, Matysik A, Christianson LM, Haddock SHD. 2008. Spectral diversity of fluorescent proteins from the anthozoan *Corynactis californica*. *Mar Biotechnol*. 10:328-342. <https://doi.org/10.1007/s10126-007-9072-7>
- Schuchert P. 2012. North-West European athecate hydroids and their medusae: keys and notes for the identification of the species: Field Studies Council. Report No. 59.
- Schuchert P, Collins R. 2021. Hydromedusae observed during night dives in the Gulf Stream. *Revue suisse de Zoologie*. 128:237-356. <https://doi.org/10.35929/RSZ.0049>
- Shagin DA, Barsova EV, Yanushevich YG, Fradkov AF, Lukyanov KA, Labas YA, Semenova TN, Ugalde JA, Meyers A, Nunez JM, et al. 2004. GFP-like proteins as ubiquitous metazoan superfamily: evolution of functional features and structural complexity. *Mol Biol Evol*. 21:841-850. <https://doi.org/10.1093/molbev/msh079>
- Shimomura O. 2005. The discovery of aequorin and green fluorescent protein. *J Microsc*. 217:1-15. <https://doi.org/10.1111/j.0022-2720.2005.01441.x>
- Steyaert M, Mogg A, Dunn N, Dowell R, Head CEI. 2022. Observations of coral and cryptobenthic sponge fluorescence and recruitment on autonomous reef monitoring structures (ARMS). *Coral Reefs*. 41:877-883. <https://doi.org/10.1007/s00338-022-02283-2>
- Suggett DJ, Borowitzka MA, Prášil O. 2010. Chlorophyll a Fluorescence in Aquatic Sciences: Methods and Applications: Springer Science & Business Media. 332 p. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-9268-7>
- Yang H, Xiao X, Zhao XS, Hu L, Xue XF, Ye JS. 2016. Study on fluorescence spectra of thiamine and riboflavin. *MATEC Web of Conferences*. 63:03013. <https://doi.org/10.1051/mateconf/20166303013>
- Yentsch CS, Phinney DA. 1985. Spectral fluorescence: an ataxonomic tool for studying the structure of phytoplankton populations. *J Plankton Research*. 7:617-632. <https://doi.org/10.1093/plankt/7.5.617>