

PHOTOBACTERIUM: UN SIMBIONTE PECULIAR

PHOTOBACTERIUM: A PECULIAR SYMBIONT

por ALEJANDRO LABELLA Y JUAN J. BORREGO

DEPARTAMENTO DE MICROBIOLOGÍA - FACULTAD DE CIENCIAS - MÁLAGA (ESPAÑA)

AMLABELLA@UMA.ES

Palabras clave: *Photobacterium*, simbiosis, fotóforos, bioluminiscencia

Keywords: *Photobacterium*, symbiosis, photophores, bioluminescence

Enviado: 5 julio 2018

Aceptado: 20 julio 2018

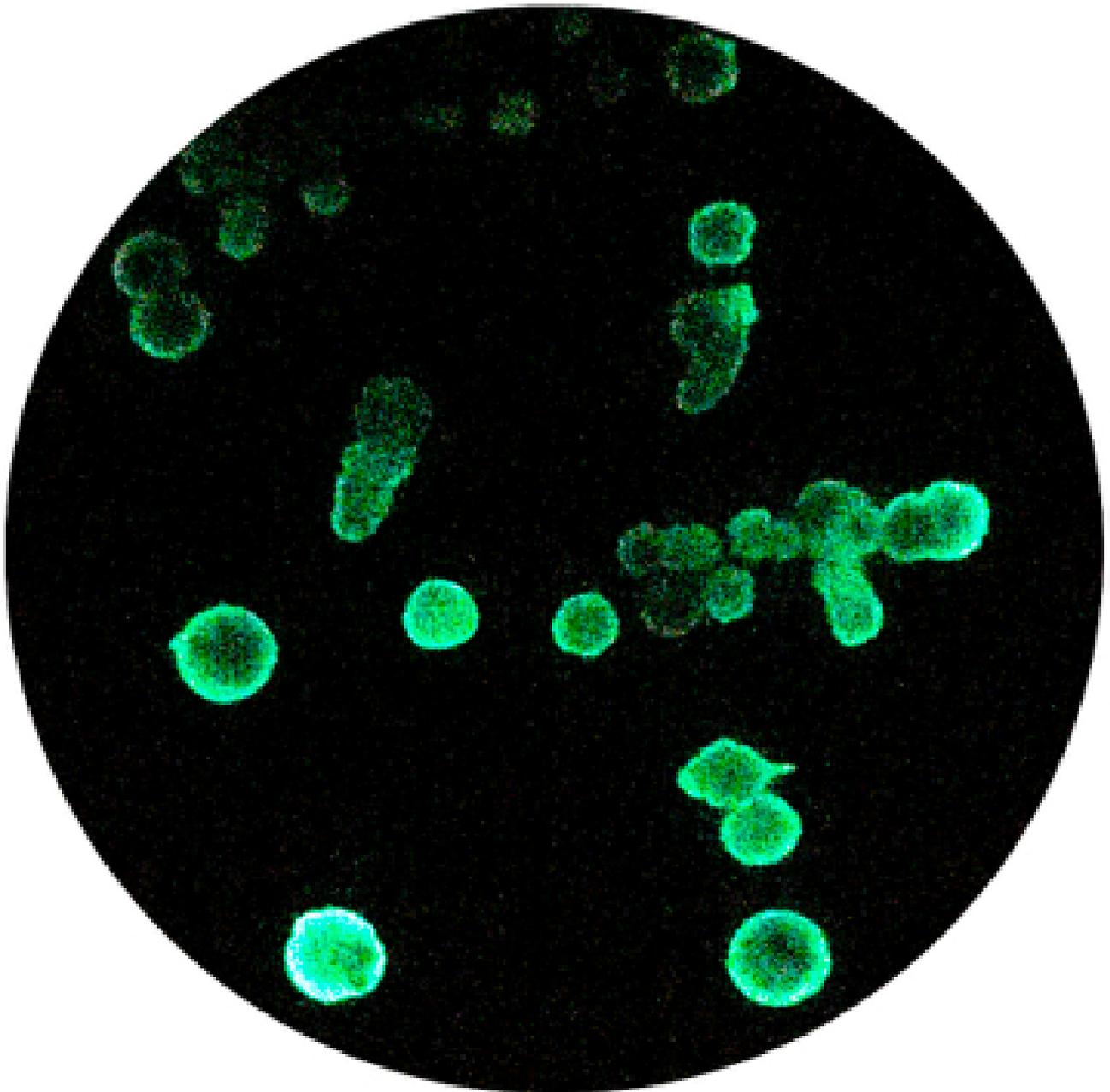
El género *Photobacterium* incluye diferentes especies capaces de producir bioluminiscencia. Algunos representantes de este género establecen una relación simbiótica con animales marinos en unos órganos especializados denominados fotóforos. Sin embargo, la simbiosis bioluminiscente de fotobacterias parece representar un paradigma de simbiosis que difiere significativamente de las asociaciones realizadas por simbioses obligados y que se transmite verticalmente. Por tanto, las fotobacterias luminiscentes parecen ser colonizadores oportunistas, capaces de persistir en los fotóforos como también en otros hábitats en los que estén adaptados.

Photobacterium genus includes several species characterized by the ability to produce bioluminescence. Some of these species establish a symbiotic relationship with several marine organisms in specialized organs named photophores. However, bioluminescent symbiosis of photobacteria appears to represent a paradigm of symbiosis that differs fundamentally from associations involving obligate, intracellularly transferred symbionts. Therefore, luminous bacteria seem to be opportunistic colonizers, able to persist in animal light-organs as well as in a variety of other habitats to which they are adapted.

Photobacterium (del griego Photo: luz y Bakterion: bacilo corto) significa bacteria productora de luz. La capacidad de ciertas bacterias para producir luz fue reconocida por primera vez hace 130 años por el microbiólogo holandés Beijerinck, quien agrupó todas las bacterias luminiscentes en el género *Photobacterium*. Las especies de este género que poseen cepas bioluminiscentes pertenecen a *P. angustum*, *P. aquimaris*, *P. damsela*, *P. ganghwense*, *P. kishitanii*, *P. leiognathi*, *P. phosphoreum* y *P. piscicola*. De ellas, *P. kishitanii* y *P. leiognathi* establecen simbiosis bioluminiscentes con peces y moluscos marinos. Estas asociaciones son típicamente específicas tanto a nivel de familia del animal como de la especie bacteriana: *P. leiognathi* se asocia con las familias de peces Leiognathidae, Acropomatidae y Apogonidae (Perciformes), y con Moridae (Gadiformes); mientras que *P. kishitanii* lo hace con las familias piscícolas Chlorophtslmidae (Acilopiformes), Macrouridae, Sleindachneriidae y Moridae (Gadiformes), Trachichthyidae (Beryciformes), Opisthoprectidae (Gemeriformes) y Acropomatidae (Perciformes). Los animales acumulan grandes poblaciones de bacterias luminiscentes en unos tejidos complejos glandulares denominados fotóforos, proporcionándoles nutrientes y oxígeno para su crecimiento y producción de luz. La luminiscencia bacteriana es utilizada por los animales simbióticos para diferentes funciones: señalización sexual, evitar depredación, localización y atracción de presas, por comentar algunas. La bacteria simbiote no tiene una dependencia

obligatoria del hospedador para su división, pero parece que existe cierta especificidad con su hospedador. Los animales que establecen una asociación con *P. leiognathi* como simbiote de los fotóforos suelen encontrarse en aguas superficiales, mientras que los peces que la establecen con *P. kishitanii* presentan un hábitat de aguas más profundas. Esta aparente especificidad, que posiblemente tenga una base genética, se piensa que es el resultado de un proceso de selección bacteriana por parte del pez o molusco, y además los animales poseen mecanismos que previenen la colonización de sus fotóforos por otras especies bacterianas. Se ha propuesto que la simbiosis bioluminiscente pueda implicar interacciones co-evolutivas, debido a la dependencia de la luminiscencia bacteriana del animal, la especialización anatómica del fotóforo para acumular bacterias, y a la especificidad de hospedación de la bacteria. Aunque aparentemente las asociaciones bioluminiscentes parecen ser muy específicas, en algunos casos pueden estar presentes en los fotóforos individuales dos especies diferentes de *Photobacterium*, representando un fenómeno denominado co-simbiosis. Además, diferentes especies de la misma familia piscícola a veces portan diferentes especies de *Photobacterium* o incluso otras bacterias de diferentes géneros, como *Aliivibrio* o *Vibrio*. Curiosamente, cepas diferentes de una misma especie bacteriana pueden detectarse en los fotóforos tanto en los peces adultos como en sus larvas. Esta variación a nivel de especie y cepa demuestra la carencia de una

estricta especificidad en la simbiosis bioluminiscente. La simbiosis bioluminiscente de peces y moluscos con bacterias luminiscentes aparentemente no presenta co-divergencia (coespecialización), ya que las filogenias del hospedador y del simbiote no poseen congruencia topológica. Los modelos de simbiosis bioluminiscentes observados en la naturaleza parecen que no surgen de interacciones coevolutivas. Sin embargo, la ausencia de bacterias no-luminiscentes en los fotóforos de los peces y moluscos indica que alguna clase de selección debe existir, como por ejemplo congruencia en el mismo hábitat. La congruencia entre la distribución medioambiental de una especie predominante de bacteria luminiscente y la etapa de desarrollo en la que es receptivo el fotóforo para la colonización bacteriana, determina a la postre las especies y cepas que establecen la simbiosis. Algunos factores medioambientales, como la temperatura, influyen en la abundancia de las diferentes especies de bacterias luminiscentes en el medio marino. Las bajas temperaturas de las aguas abisales favorecen la prevalencia de especies psicrotrópicas como *P. kishitani*, que es el principal simbiote en estas aguas. Por el contrario, aguas más templadas favorecen el crecimiento de las especies mesófilas de *Photobacterium*, como es el caso de *P. leiognathi*, siendo las larvas de peces más receptivas a recibir esta especie en sus fotóforos. La simbiosis bioluminiscente difiere completamente de otras asociaciones endosimbióticas, en las que existen relaciones mutualistas obligadas que hacen que la bacteria viva intracelularmente y se transmita verticalmente. Las bacterias luminiscentes se encuentran en una localización extracelular, y en la mayoría de los casos no tienen dependencia del hospedador para su división celular. A diferencia de una bacteria intracelular obligada, las bacterias simbióticas luminiscentes colonizan una gran variedad de otros hábitats marinos, tales como los tractos intestinales, piel y fluidos corporales de los animales, los sedimentos y el agua de mar. En estos hábitats estas bacterias coexisten y compiten con otras muchas clases de microorganismos. Una segunda e importante diferencia con las asociaciones endosimbióticas es que las bacterias luminiscentes simbióticas son captadas del medio ambiente en cada nueva generación de hospedador, en vez de ser transferidas verticalmente a través de los mecanismos de reproducción de peces y moluscos. A diferencia de la endosimbiosis, la asociación establecida entre fotobacterias y animales acuáticos en los fotóforos, no presenta evidencias de estar basada en una co-especialización. Se asume que la endosimbiosis implica interacciones co-evolutivas, es decir, cambios genéticos recíprocos en el hospedador y en el simbiote que resulta de la dependencia mutua y obligada de ambos organismos. Las filogenias de peces y moluscos son muy diferentes de las de sus bacterias simbióticas en sus fotóforos. Esta falta de relación filogenética demuestra que la divergencia evolutiva de las bacterias luminiscentes ocurre independientemente de la divergencia evolutiva de sus animales hospedadores. La simbiosis bioluminiscente parece representar un paradigma de simbiosis que difiere fundamentalmente de asociaciones producidas por simbioses obligados transferidos intracelularmente. Mientras que los peces y moluscos son ecológicamente dependientes de las bacterias luminiscentes, estos microorganismos no dependen obligadamente de su hospedador. Las adaptaciones evolutivas para la simbiosis bioluminiscente, por ejemplo presencia de fotóforo, tejidos accesorios para el control, difusión y forma de emisión de la luz, y comportamiento asociado con la emisión de luz, son todos propios del animal. No se ha identificado ninguna adaptación genética en las bacterias que sean necesarias y específicas para los fotóforos en comparación con las cepas de estas bacterias que colonizan otros hábitats. Por tanto, las bacterias luminiscentes parecen ser colonizadores oportunistas, capaces de persistir en los fotóforos de animales marinos. Otro aspecto sin resolver es respecto al beneficio de la luminiscencia para las fotobacterias no-simbióticas. Para esta cuestión, aún no resuelta, se han planteado diversas hipótesis. Una de las más aceptadas es que la bioluminiscencia aumenta la diseminación y transmisión de las bacterias al atraer a peces y otros animales marinos para el consumo de material luminoso. Esta hipótesis se basa en la mayor prevalencia de las bacterias luminiscentes en el tracto intestinal de peces, aunque no se ha corroborado en base a los datos experimentales obtenidos. Se ha establecido que el zooplancton que contacta y se alimenta de *P. leiognathi* comienza a brillar, y los individuos brillantes son más vulnerables a la depredación en la oscuridad por peces. Las fotobacterias consumidas por los animales marinos (peces y zooplancton), si superan la degradación por la digestión, consiguen medios eficientes para su crecimiento y diseminación. En conclusión, la presencia de la bioluminiscencia parece ser una propiedad muy beneficiosa para las bacterias marinas, especialmente en áreas oligotróficas de zonas abisales oceánicas.



Fotografía de colonias bioluminiscentes de *P. aquimaris*. LMG 26951 Foto cedida por Pedro A. Pérez-Ferrer, Depto. Microbiología, UMA